# LA PRIMATOLOGÍA EN LATINOAMÉRICA 2
# A PRIMATOLOGIA NA AMERICA LATINA 2

## Tomo II Costa Rica-Venezuela

**Editores**

**Bernardo Urbani**

**Martín Kowalewski**

**Rogério Grassetto Teixeira da Cunha**

**Stella de la Torre**

**Liliana Cortés-Ortiz**

**Consejo Directivo**
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)

**Director**
Eloy Sira

**Subdirector**
Alexander Briceño

**Representante del Ministerio del Poder Popular para Educación Universitaria, Ciencia y Tecnología**
Guillermo Barreto

**Gerencia General**
Dori Mujica

**Comisión Editorial**
**Coordinador**
Eloy Sira

Horacio Biord
Jesús Eloy Conde
María Teresa Curcio
Pamela Navarro
Héctor Suárez
Erika Wagner

©Ediciones IVIC
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas
RIF G-20004206-0

**La Primatología en Latinoamérica 2**
**A Primatologia na America Latina 2**
**Tomo II Costa Rica-Venezuela**
Bernardo Urbani, Martín Kowalewski, Rogério Grassetto Teixeira da Cunha
Stella de la Torre y Liliana Cortés-Ortiz
Editores

Coordinación General: Pamela Navarro
Coordinación Editorial: María Teresa Curcio,
Valentina Romero-Silva y Pamela Navarro
Colaboradoras: Marinel Bello y Mariel Cabrujas
Diseño y arte final: Pascual Estrada
Fotografía de portada: Bernardo Urbani.
Mono capuchino amarillo (*Sapajus flavius*). Paraíba, Brasil.

Depósito legal: DC20188000817
ISBN: 978-980-261-186-7

Altos de Pipe - Venezuela
2018

**Cita recomendada/Suggested citation**:

Para la obra completa:
Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) (2018) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. 360 pp.

Para un artículo:
Albuja L, Moreno P & MF Solórzano (2018) Aspectos taxonómicos y ecológicos del capuchino ecuatoriano *Cebus albifrons aequatorialis* (Primates: Cebidae) en el Ecuador. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 411-425.

# La Primatología en Latinoamérica 2

# A Primatologia na America Latina 2

## Tomo II
### Costa Rica-Venezuela

Bernardo Urbani (Venezuela)
Martín Kowalewski (Argentina)
Rogério Grassetto Teixeira da Cunha (Brasil)
Stella de la Torre (Ecuador)
Liliana Cortés-Ortiz (México)

Editores

**Ediciones IVIC**

# Índice


## Apresentação 12

**A integração dos primatologistas latino-americanos** 13
Milton Thiago de Mello

## Introducción 16

**La primatología en Latinoamérica: una introducción** 17
Bernardo Urbani, Martín Kowalewski, Rogério Grassetto Teixeira da Cunha, Stella de la Torre, Liliana Cortés-Ortiz

## Tomo I

## Argentina

**Origen e historia evolutiva de los primates platirrinos: nuevas evidencias** 27
Marcelo F. Tejedor y Nelson M. Novo

**Phylogenetic structure in mandible morphometric data of platyrrhine monkeys (Infraorder Platyrrhini): Implications for phylogenetic inference among fossil species** 39
Guido Rocatti, Leandro Arístide and S. Ivan Perez

**La identidad de la Primatología argentina: un análisis preliminar** 47
Mariela Nieves, Ana Liza Tropea y Marta Dolores Mudry

**Entendiendo los monos nocturnos (*Aotus azarae*) en la Argentina: veinte años de aportes científicos del Proyecto Mirikiná** 57
Alba García de la Chica y Eduardo Fernández-Duque

**Sintopía de *Alouatta caraya* y *Alouatta guariba* en Argentina** 69
Ingrid Holzmann, Ilaria Agostini y Mario Di Bitetti

**Ecología alimentaria de *Alouatta caraya* en Argentina: patrones de selección del alimento, ¿Una cuestión de métodos?** 83
Vanina A. Fernández y Martín M. Kowalewski

**Ontogenia del comportamiento de infantes de *Alouatta caraya* en el noreste de Argentina** 95
Romina Pavé, Gabriel E. Zunino, Martin Kowalewski y M. Amparo Pérez-Rueda

**Abrazos entre machos de *Alouatta caraya* como ejemplo de comportamientos afiliativos** 109
Martin M. Kowalewski, Mariana Raño y Sol Gennuso

## Barbados

**Barbados Primate Research Center And Wildlife Reserve: A 35-Year Perspective on Sustainable Operations and Monkey Crop Damage Control Program** 119
Jean Baulu

## Bolivia

***Alouatta sara* en Bolivia: aportes sobre su demografía, ecología y estado de conservación** 135
Denisse A. Goffard-Meier, Luis F. Aguirre y Damián I. Rumiz

**The ecology of *Callimico goeldii*: Insights from mixed species groups with tamarins (*Saguinus labiatus* and *Leontocebus weddelli*) in Brazil and Bolivia** 149
Leila M. Porter and Jennifer A. Rehg

## Brasil

**Conservação de primatas no Brasil: perspectivas e desafios** 161
Leandro Jerusalinsky e Fabiano Rodrigues de Melo

**Conservação de *Saguinus bicolor* (Callitrichidae) em paisagens fragmentadas na Amazônia Central, Brasil** 187
Luis Coelho, Sara Barr, Laynara Santos, Fabio Röhe, Benedito Monteiro, Marcelo Raseira, Diogo Lagroteria e Marcelo Gordo

**Diet and foraging behavior of *Chiropotes albinasus* at two sites in south-eastern Brazilian Amazonia** 199
Liliam Patricia Pinto, Rafaela Fátima Soares da Silva, Ana Cristina Mendes Oliveira, Adrian A. Barnett, Liza Maria Veiga† and Eleonore Z.F. Setz

**A ecologia do uacari-de-costas-douradas (*Cacajao ouakary)* (Pitheciidae) na bacia amazônica brasileira** 219
Adrian A. Barnett, Pavel Tománek e Lucy M. Todd

**The foraging ecology of male and female squirrel monkeys (*Saimiri collinsi*) in Eastern Amazonia, Brazil** 229
Anita I. Stone

**Proximate causes of tool use in feeding in the genus *Sapajus*** 239
Patrícia Izar, Briseida D. de Resende and Renata G. Ferreira

**Comportamento alimentar do *Callithrix jacchus* (Linnaeus, [1758]) (Primates: Callitrichidae) em um fragmento de Floresta Atlântica no nordeste, Brasil** 251
Gustavo André Fernandes Silveira e Carla Soraia Soares de Castro

**Ranging behavior of black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in an anthropogenic habitat patch in southern Brazil** 259
Helissandra Mattjie Pratest†, Gabriela Pacheco Hass and Júlio César Bicca-Marques

**Las voces de los primates neotropicales: ¿qué dicen?** 267
Christini Barbosa Caselli, Valéria Romano, Carlos Ramón Ruiz-Miranda y Rogerio Grassetto Teixeira da Cunha

## Colombia

**Estudio y conservación de primates en Colombia: avances, retos y el papel del Sistema de Parques Nacionales Naturales** 283
Diana C. Guzmán Caro, Sergio A. Vargas, Sasha Cárdenas, Jeisson D. Castro y Pablo R. Stevenson

**Dinámica demográfica de los monos araña café (*Ateles hybridus*) en un hábitat fragmentado en San Juan de Carare, Colombia** 295
Andrés Link, Sebastian Ramírez-Amaya, Andrés Montes-Rojas, Ana Gabriela De Luna y Anthony Di Fiore

**Efectos de la pérdida de hábitat y fragmentación sobre las comunidades de primates: un caso de estudio de los Llanos orientales colombianos** 309
Xyomara Carretero-Pinzón

**Retos para la conservación de primates en la frontera entre Colombia y Perú: el caso de los monos nocturnos (*Aotus* spp.)** 321
Angela María Maldonado

AUTORES 333

# Tomo II

## Costa Rica

**Aspectos morfométricos del mono carablanca *Cebus imitator* y del mono ardilla *Saimiri oerstedii* (Primates: Cebidae) de Costa Rica** 367
Rónald Sánchez-Porras, Misael Chinchilla-Carmona, Idalia Valerio-Campos y Juan C. Vanegas

**Análisis morfométrico del mono araña, *Ateles geoffroyi* (Primates: Cebidae) de Costa Rica** 377
Ronald Sánchez-Porras, Misael Chinchilla-Carmona, Idalia Valerio-Campos, Juan C. Vanegas

**Importancia de los bosques secundarios para el mono tití centroamericano (*Saimiri oerstedii oerstedii*) en la península de Osa, Costa Rica** 385
Daniela Solano Rojas

## Cuba

**Uso de primates no humanos para la evaluación de vacunas terapéuticas contra el cáncer: una experiencia cubana** 397
Yanelys Morera, Mónica Bequet, Pedro Puente Pérez, Jorge Castro, Javier Sánchez, José Suárez Alba, Julio Ancízar, Humberto Lamdan, Karelia Cosme, Lincidio Peréz, Jorge V Gavilondo y Marta Ayala

## Ecuador

**Aspectos taxonómicos y ecológicos del capuchino ecuatoriano *Cebus albifrons aequatorialis* (Primates: Cebidae) en el Ecuador** 411
Luis Albuja V., Pablo Moreno C. y María Fernanda Solórzano A.

**Una revisión sobre la presencia y distribución de la familia Callitrichidae (Primates) en el Ecuador** 427
Diego G. Tirira

**Distribución actual, ecología y estrategias para la conservación de un primate críticamente amenazado (*Ateles fusciceps fusciceps*) en el Ecuador** 441
Citlalli Morelos-Juárez, Andrea Tapia, Laura Cervera, Felipe Alfonso-Cortes, Nathalia Fuentes, Edison Araguillin, Galo Zapata-Ríos, Denise Spaan y Mika R. Peck

**Ecología de la alimentación y comportamiento reproductivo de *Cebuella pygmaea* en Ecuador** 453
Stella de la Torre, Pablo Yépez, Alfredo Payaguaje y Hernán Payaguaje

## El Salvador

**Potential feeding resources for the spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) of El Salvador** 463
Karenina Morales Hernández

## Guatemala

**Dispersión de semillas por monos (*Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*) y escarabajos coprófagos en la Selva Maya de Guatemala y México** 471
Gabriela Ponce-Santizo y Ellen Andresen

**Estado de conservación de *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi* en el Paisaje de los Bosques Lluviosos Ancestrales, Guatemala** 481
Marleny Rosales-Meda y María Susana Hermes

## Guyana Francesa

**From Overprotection of Habitats to Uncontrolled Overharvesting: Paradoxal Conservation Strategies and Success for Primates in French Guiana** 493
Benoit de Thoisy

## México

**Conservation emerging from awareness: local communities are the key to saving the Mexican black howler monkey (*Alouatta pigra*)** 505
Francisca Vidal-García and Juan Carlos Serio-Silva

**Maternal condition determines infant sex in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in Mexico** 519
Pedro Américo D. Dias, Alejandro Coyohua-Fuentes, Domingo Canales-Espinosa and Ariadna Rangel-Negrín

**Ecología, comportamiento y conservación de los monos araña (*Ateles geoffroyi*): 20 años de estudio en Punta Laguna, México** 531
Gabriel Ramos-Fernández, Filippo Aureli, Colleen M. Schaffner y Laura G. Vick

**Estudio de la coerción sexual en babuinos hamadríades (*Papio hamadryas*) en cautiverio** 545
Celina Anaya-Huertas

## Nicaragua

**Comportamiento del mono araña (*Ateles geoffroyi*) en el bosque seco tropical altamente fragmentado de Nicaragua** 555
Kimberly Williams-Guillén y Stephanie Spehar

## Panamá

**Análisis de conectividad y resiliencia del mono ardilla (*Saimiri oerstedii*) en Panamá** 569
Ariel Rodríguez-Vargas

## Paraguay

**Estado de conservación de los primates en Paraguay** 583
José L. Cartes, Marianela Velilla, Nilsa González-Brítez y Jeffrey J. Thompson

## Perú

**Impacto de factores antropogénicos en la abundancia de primates al norte de la Amazonía peruana** 597
Pedro E. Pérez-Peña, Pedro Mayor, María S. Riveros, Miguel Antúnez, Mark Bowler, Lourdes Ruck, Pablo E. Puertas y Richard E. Bodmer

**Ecología alimenticia y dispersión de semillas de *Lagothrix lagothricha tschudii* en el Parque Nacional Yanachaga Chemillén, Perú** 611
Vanessa Luna-Celino y Pablo R. Stevenson

**Importancia del monitoreo postliberación de monos araña (*Ateles chamek*) reintroducidos en el sureste de la Amazonia peruana** 625
Raúl Bello, Fernando Rosemberg, Stuart Timson y Wendy Escate

## Puerto Rico

**Historia y estado actual de los primates no humanos introducidos en Puerto Rico** 639
Janis González-Martínez

## Uruguay

**Estudios de comportamiento maternal en babuinos *Papio hamadryas hamadryas* residentes en el zoológico del Parque Lecocq (Montevideo, Uruguay)** 651
Sylvia Corte

## Venezuela

**Uso del hábitat y conservación del mono de Margarita (*Sapajus apella margaritae*), isla de Margarita, Venezuela** 663
Natalia Ceballos-Mago

**Consideraciones sobre la distribución y estado de conservación de los primates de la Guayana venezolana** 677
Bernardo Urbani y Carlos Portillo-Quintero

AUTORES 691

# Aspectos morfométricos del mono carablanca *Cebus imitator* y del mono ardilla *Saimiri oerstedii* (Primates: Cebidae) de Costa Rica

Rónald Sánchez-Porras[1], Misael Chinchilla-Carmona[2]*, Idalia Valerio-Campos[2] y Juan C. Vanegas[2]

[1]*Sección de Biología, Sede de Occidente, Universidad de Costa Rica, Alajuela, Costa Rica.*

[2]*Departamento de Investigación, Cátedra de Parasitología, Universidad de Ciencias Médicas (UCIMED), San José, Costa Rica.*

*chinchillacm@ucimed.com

**Resumen**

Se estudiaron aspectos morfométricos de 75 monos carablanca y 40 monos ardilla, la mayoría capturados en su hábitat silvestre, de 6 regiones geográficas de Costa Rica: Chorotega (bosque húmedo tropical [BHT] y bosque seco tropical [BST]), Huetar Norte (BHT y BST), Pacífico Central (BHT), Central (BHT), Huetar Atlántica (BHT) y Brunca (BHT), todos los monos ardilla fueron capturados en esta última región. Se analizó el peso, longitud del cuerpo, cola, pata delantera y pata trasera derechas, y los perímetros de cuello, pecho y cintura de cada individuo. Existieron algunas diferencias en el peso y en la longitud tanto del cuerpo como de la cola entre las regiones, que en algunos casos fueron estadísticamente significativas. No se encontraron diferencias estadísticas significativas entre las regiones en cuanto a las medidas de pata delantera y pata trasera, así como en los perímetros de cuello, pecho y cintura. Se sugiere la importancia de los datos presentados en cuanto al aporte sobre el conocimiento de la biología de estos monos, que permiten contar con un récord más completo acerca de su morfometría. Esta información servirá como base en el futuro, para establecer cualquier diferencia morfométrica debido a los cambios en el clima, condiciones ambientales y fuentes de alimentación.

**Abstract**

**Morphometric changes in white face monkeys (*Cebus imitator*) and squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) (Primates: Cebidae) of Costa Rica.**

We carried out morphometric analyses of 75 white face monkeys and 40 squirrel monkeys. White face monkeys were captured in 6 regions of Costa Rica: Chorotega (tropical rain forest [TRF] and tropical dry forest [TDF]), North Huetar (TRF and TDF), Central Pacific (TRF), Central (TRF), Atlantic Huetar (Montane TRF) and Brunca (TRF). All squirrel monkeys were captured in the Brunca Region. We registered for each individual body weight and length of body, tail, right foreleg and hind leg, as well as circumferences of neck, chest and waist. Body weight, body length and tail length measurement averages showed differences between regions and some of those measures were statistical significant. Regarding to the other body measures, there

**Palabras clave** *Cebus imitator, Saimiri oerstedii,* morfometría, Costa Rica

**Key words** *Cebus imitator, Saimiri oerstedii,* morphometry, Costa Rica

Sánchez-Porras R, Chinchilla-Carmona M, Valerio-Campos I, Vanegas JC (2018) Aspectos morfométricos del mono carablanca *Cebus imitator* y del mono ardilla *Saimiri oerstedii* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 367-375.

were not significant differences between animals of any region. We suggest that the importance of these data for the knowledge of the biology of these monkeys is to have a more complete record about the morphometry; these data will be important in the future, in order to compare differences due to changes in climatic and environment conditions as well as in food resources.

## INTRODUCCIÓN

El número de ejemplares de mono carablanca, como se le llama en Costa Rica a la especie *Cebus imitator* (Thomas, [1903]), así como el mono ardilla o tití, *Saimiri oerstedii* (Voigt, [1831]) se ha venido reduciendo en forma notoria, al igual que el colorado o mono araña, *Ateles geoffroyi* (Kuhl [1820]) y el mono congo o aullador, *Alouatta palliata* (Gray, [1849]) (Sánchez 1991; Dirzo *et al*. 2013; Rodríguez-Matamoros *et al*. 2012). Tal hecho se comprueba con las observaciones secuenciales de las diferentes áreas boscosas, en algunas de las cuales hasta han desaparecido varias de esas especies. Esta es una peligrosa señal de que estas especies, al igual que muchas otras, pueden estar en peligro de extinción (Zaldivar *et al*. 2004). Muchos esfuerzos se vienen llevando a cabo en Costa Rica en aras de mantener los bosques, a través del establecimiento de parques y zonas protegidas, tanto públicas como privadas (Obando 2009). Sin embargo, a la par de estas actividades, por necesidades económicas o sociales, se desarrolla en el ámbito internacional y nacional un proceso de deforestación imparable, fundamentalmente para solucionar problemas de vivienda, por medio de la construcción de grandes complejos habitacionales (Solórzano & Rodríguez 2010). Por lo tanto los primates no-humanos, al igual que otros animales, han sido desplazados de sus hábitats naturales y se han visto obligados a vivir en espacios muy limitados, carentes de la flora adecuada para el mantenimiento de las poblaciones (Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2006). Con la invasión del bosque por parte del ser humano, se han eliminado árboles cuyos frutos, flores y hojas son fuente importante para la subsistencia de estos animales (Milton 1981; Milton & May 1976; Boinski 1997; Arauz 1993; Wong 1990). Estos aspectos aunados al cambio climático, el incremento de las lluvias o las grandes sequías, afectan los procesos fenológicos de las plantas que le sirven de alimento a estos primates, así como a las mismas rutas fenológicas que tienen para su alimentación. Esto da como consecuencia un desbalance en la adquisición del alimento diario, lo que ocasiona «un aumento en el ámbito de distribución de las especies en busca de fuentes alimentarias o que se mantengan en áreas pequeñas para seleccionar especies de bajo valor nutritivo» (Sánchez 1991).

Los monos de la especie *Saimiri oerstedii*, que también sufren los problemas antes mencionados, se localizan en Costa Rica únicamente en dos lugares, en la región Brunca y en una pequeña porción de la región Pacífico Central, desde la frontera con Panamá hasta el río Grande de Terraba se encuentra al *S. oesrtedeii* protegido dentro del Parque Nacional Corcovado y del río Grande de Térraba hasta el río Tulín en el cantón de Garabito protegido dentro del Parque Nacional Manuel Antonio (Arauz 1993; Cuarón *et al*. 2008). Algunos primates pueden adaptarse a estas dificultades de carencia de alimentos fundamentales (Clarke *et al*. 2002), pero de alguna manera podrían ser afectados en lo que respecta a su desarrollo corporal. El hecho que este trabajo incluya áreas biológicas muy variadas (deforestadas, medianamente conservadas y conservadas) indujo a pensar en la posibilidad de comparar las características morfométricas de las especies estudiadas en las diferentes regiones. Los pocos ejemplos conocidos sobre investigaciones similares en este sentido, específicamente en cuanto al peso y medidas generales de monos de Costa Rica, son los trabajos de Zucker *et al*. (2001), llevados a cabo en la Hacienda La Pacífica y los desarrollados por Glander (2006) con *A. palliata*. Tomando en cuenta todo lo anteriormente expuesto y aprovechando un estudio en el cual se analizó el parasitismo sanguíneo e intestinal de un buen número de ejemplares, 75 individuos de *C. imitator* (Chinchilla *et al*. 2007) y 40 de *S. oerstedii*, (Chinchilla *et al*. 2010a, 2010b), se decidió dedicar los esfuerzos en determinar sus características morfométricas más importantes.

Figura 1. Mapa de Costa Rica con la división entre regiones, fotos de los primates a) *Cebus capucinus* y b) *Saimiri oerstedii.*

## MATERIALES Y MÉTODOS

Empleando métodos previamente descritos Chinchilla et al. 2007, 2010a); Sánchez *et al*. 2014) se estudiaron 75 monos carablanca y 40 monos ardilla en diversas regiones de Costa Rica (Figura 1). La distribución de la especie *C. imitator*, según las regiones estudiadas, fue la siguiente: Central (n=27), Brunca (n=24), Chorotega (n=12), Huetar Norte (n=6) y Pacífico Central (n=6). Todos los ejemplares de *S. oerstedii* fueron capturados en la región Brunca. El proceso de captura de los animales en su hábitat silvestre, ha sido descrito previamente (Chinchilla *et al*. 2005) pero en resumen, los ejemplares fueron capturados usando dardos que contenían compuestos anestésicos, siguiendo la metodología estándar descrita por Glander *et al*. (1991) y las recomendaciones indicadas previamente (Swam 1992, IACUC 1998). Las capturas en las diferentes regiones se realizaron en los periodos de mayor estabilidad para las tropas de acuerdo con la época del año, con el fin de evitar un sesgo (escases de alimento o periodos reproductivos). Después de recibir a los primates con una red sostenida por 4 personas, lo cual evita los golpes por efecto de caída, fueron pesados y luego se tomaron las siguientes medidas: longitud del cuerpo, desde la parte superior de la cabeza hasta el final de la cola, así como la cola misma, el largo de la pata delantera y de la pata trasera derechas, y también los perímetros de cuello, pecho y cintura. De igual manera, se procedió con los monos que estaban en cautiverio. Todos los datos se tomaron con el objetivo de completar información poco establecida en los estudios de morfometría. Una vez concluido este proceso, además de tomarle varias muestras para examinarlas en el laboratorio y así determinar el estado de salud de estos individuos, se colocaron en lugares adecuados para su recuperación total; luego de recobrar su movimiento natural, fueron liberados en los mismos sitios de captura, cerciorándonos de que quedaran totalmente a salvo en los árboles. Con los datos obtenidos se hizo el análisis correspondiente para establecer posibles diferencias entre los animales de ambos sexos capturados en cada región. Los análisis estadísticos se basaron en un muestreo aleatorio de los lugares y regiones de captura. Para los estudios comparativos realizados en este trabajo, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis y si la misma era significativa, se aplicó la prueba de Wilcoxon para la diferencia entre grupos. El coeficiente de correlación no paramétrica de Spearman se usó para medir las correlaciones entre las variables antropométricas

(Siegel & Castellan 1995; Wayne 2004). Para la realización de esta investigación se contó con los permisos del Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) de Costa Rica y de las respectivas vicerrectorías de las universidades participantes, el permiso de la Vicerrectoria de Investigación de la Universidad de Costa Rica (UCR) en el que se encuentra inscrito el proyecto es el VI-III-A1-105 y el permiso de la Universidad de Ciencias Médicas (UCIMED) es el 803-A1-745. Se valoró la experiencia de los investigadores con más de 15 años de estudios en primates y 1500 capturas en estado silvestre.

## RESULTADOS

El 73,3 % (n=55) de los monos carablanca fueron capturados en su hábitat (silvestre), los demás en cautiverio en las regiones Brunca, Chorotega y Pacífico Central (ninguno de los ejemplares registrados estaba en cautiverio), en la región Central hubo solamente 18 y en la de Huetar Norte otros 2.

En cuanto al sexo de los animales capturados, el número por región se expresa a continuación, indicando el de hembras primero: Brunca (n=7-17), Central (n=10-17), Chorotega (n=4-8), Huetar Norte (n=1-5), Pacífico Central (n=0-6).

Al analizar el peso de las hembras, se encontró que las de la zona de Chorotega (4 ejemplares) son las que tienen en promedio más peso (2,4 ± 0,4 kg) y las menos pesadas se encontraron en el área Central (1,5 ± 0,5 kg). Existen diferencias estadísticamente significativas entre los pesos medianos de los monos según sitio de captura o cautiverio (p = 0,01). Estas diferencias se presentaron entre los ejemplares de Chorotega y Central (p = 0,01) y entre los de Central y Brunca (p = 0,04); porcentaje de no registro 0,0 %. En cuanto a los machos, los de la zona de Brunca (16 individuos) son los que en promedio tienen mayor peso (2,5 ± 0,7 kg) y los de menor peso (1,4 ± 0,8 kg) eran los 4 individuos de Huetar Norte. En este caso no existen diferencias estadísticamente significativas entre los pesos medianos según región de captura o cautiverio (p = 0,42); porcentaje de no registro 3,8 % (2 individuos) (Figura 2).

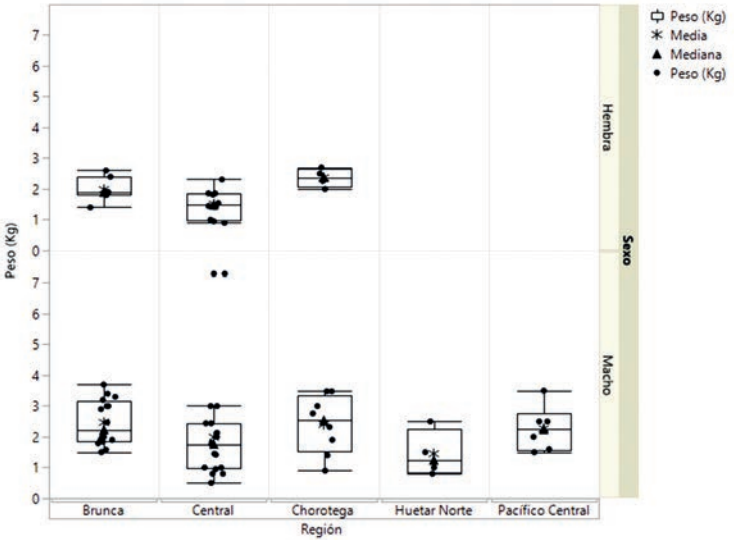


Figura 2. Estadísticas descriptivas del peso (kg) de los monos *Cebus capucinus*, según región de cautiverio o captura y sexo.

La longitud promedio del cuerpo de las hembras de Chorotega fue la más grande (41,5 ± 3,7 cm) y las de Central tienen el cuerpo más pequeño (34.9 ± 3.4 cm). Existen diferencias significativas estadísticamente entre las medianas de la longitud del cuerpo de estos primates de una región a otra (p = 0,04); porcentaje de no registro 0,0 %. Las diferencias entre las longitudes de los cuerpos de las hembras se presentan entre las de el área Central y Chorotega (p = 0,02) (Figura 3).

Las hembras de Central son las que en promedio tienen la cola más corta (39,5 ± 11,8 cm) y las de Brunca las que la tienen más larga (48,6 ± 1,7 cm), pero existen diferencias estadísticamente significativas entre las longitudes medianas de la cola de los *C. imitator*, según sitio de captura o cautiverio (p = 0,03); porcentaje de no registro 0,0 %. Las diferencias se presentaron entre los monos de Central y los de Brunca (p = 0,01). Los machos de Central son los que en promedio tienen la cola más corta (43,4 ± 3,9 cm) y los de Brunca los que la tienen más larga (47,2 ± 4,4 cm), no existiendo diferencias estadísticamente significativas entre las medianas de la cola por regiones (p = 0,13); porcentaje de no registro 3,8 % (2 individuos) (Figura 4).

La longitud de la pata delantera de las hembras en estos animales es, en promedio, mayor en Brunca (26,8 ± 1,6 cm) y más corta en las de Chorotega (23,9 ± 4,1 cm). No existen diferencias significativas estadísticamente entre regiones de las medianas de la longitud de la

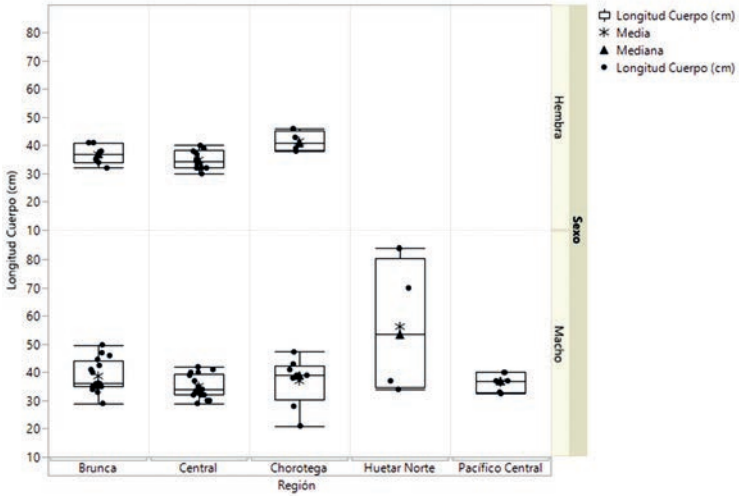


Figura 3. Estadísticas descriptivas de la longitud del cuerpo (cm) de los monos *Cebus capucinus*, según región de cautiverio o captura.

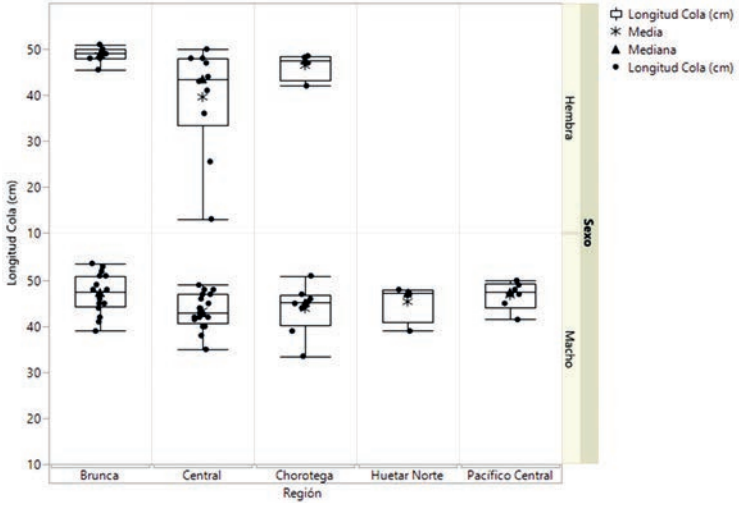


Figura 4. Estadísticas descriptivas de la longitud de la cola (cm) de los monos *Cebus capucinus*, según región de cautiverio o captura y sexo.

pata delantera (p = 0,46); porcentaje de no registro 4,5 % (1 individuo). En los machos la longitud de la pata delantera es mayor en Pacífico Central (27,8 ± 5,3 cm) y menor en los de Central (25,9 ± 3,6 cm); no existen diferencias significativas estadísticamente entre las medianas de las patas delanteras por región (p = 0,66); porcentaje de no registro 7,5 % (4 individuos).

En cuanto a la pata trasera de las hembras, tampoco se observaron diferencias significativas estadísticamente entre las medianas de la longitud de la pierna de los monos entre regiones (p = 0,61). La longitud promedio mayor la presentan los de Brunca (35,6 ± 1.4 cm) y en Chorotega están aquellos con promedio de longitud de pata trasera menor (30,5 ± 7,5 cm); porcentaje de no registro 0,0 %. En los machos esa longitud es mayor en Pacífico Central (36,9 ± 2,9 cm) y en Central están los primates con menor promedio de longitud (34,2 ± 4,6 cm). En este sexo tampoco existen diferencias significativas estadísticamente (p = 0,59); porcentaje de no registro 3,80 % (2 individuos).

El perímetro promedio de cuello más delgado lo tienen las hembras de Chorotega (12,9 ± 5,6 cm) y las de cuello más grueso en promedio son las de Brunca (16,9 ± 2,0 cm), no existen diferencias estadísticamente significativas entre regiones en este parámetro (p = 0,07); porcentaje de no registro 0,0 %. Igualmente, para los machos tampoco se observaron diferencias estadísticamente significativas (p = 0,19) y en cuanto a la extensión de tal perímetro, esta fue menor en los de Huetar Norte (12,9 ± 1,9 cm) y mayor en los de Brunca (16,5 ± 2,9 cm); porcentaje de no registro 3,8 % (2 individuos).

Las hembras de Pacífico Central son las que en promedio tienen el perímetro de pecho más pequeño (23,1 ± 3,2 cm) y las de Brunca tienen el perímetro de pecho más grande (27,2 ± 1,6 cm), observándose diferencias significativas estadísticamente entre regiones, en las medianas calculadas (p = 0,0432); porcentaje de no registro 0,0 %. Estas diferencias se presentan entre los monos de Central y de Brunca (p = 0,03). En los machos, el perímetro de pecho más pequeño (22,5 ± 3,7 cm) se encuentra en los de Huetar Norte y el más grande en Brunca (26,4 ± 3,9 cm). No existen diferencias significativas estadísticamente entre las medianas del perímetro de pecho entre regiones (p = 0,0740); porcentaje de no registro 3,8 % (2 individuos).

En Central se encuentran las hembras de estas especies que tienen, en promedio, el perímetro de cintura más pequeño (18,4 ± 3,4 cm) y en Brunca las que presentan el perímetro de cintura más grande (22,8 ± 3,8 cm), existen diferencias significativas estadísticamente entre las medianas de las regiones (p = 0,01); porcentaje de no registro 4,5 % (1 individuo). Tales diferencias se presentan entre los monos de Brunca y los de las regiones Chorotega (p = 0,0294) y Central (p = 0,01). En los machos, por el contrario, los de Central son los que en promedio tienen el perímetro de cintura más pequeño

(17,0 ± 2,1 cm) y los de Pacífico Central los que tienen el perímetro de cintura más grande (21,0 ± 2,0 cm). También, en este caso, existen diferencias significativas estadísticamente entre las medianas de algunas regiones (p = 0,01); porcentaje de no registro 3,8 % (2 individuos). Las diferencias se presentan entre los monos de Central con los de las regiones Pacífico Central (p = 0,01) y la Brunca (p = 0,01).

En cuanto a la especie *S. oerstedii* que se conoce en Costa Rica como mono ardilla, se registraron 40 ejemplares, todos de la zona de Brunca, por lo que no se hizo ningún análisis comparativo por regiones. En su defecto, se presentan las medidas promedio comparando lo observado en ambos sexos. El número de animales es pequeño porque las poblaciones son limitadas, no solo en cuanto a región sino también en cuanto a ejemplares. Además, los primates estudiados de esta especie eran principalmente silvestres (92,5 % n=37), por lo que tampoco aplicaba ningún análisis por procedencia. La distribución por sexo fue 72,5 % (29 individuos) machos y el resto hembras.

El peso promedio de las hembras fue de 1,0 ± 0,8 kg, el de los machos fue de 1,3 ± 1,0 kg y no existen diferencias estadísticamente significativas entre los pesos medianos según sexo (p = 0,30); porcentaje de no registro 0,0 %. Estos datos se mantuvieron aun cuando se eliminaron los valores extremos.

La longitud promedio del cuerpo de las hembras fue de 29,6 ± 4,2 cm, el de los machos fue de 28,5 ± 4,7 cm. Tampoco existen diferencias estadísticamente significativas entre las longitudes medianas del cuerpo de los monos *Saimiri*, según sexo (p = 0,54); porcentaje de no registro 0,0 %.

La longitud promedio de la cola de las hembras fue de 38,2 ± 2,8 cm, el de los machos fue de 38,7 ± 3,4 cm. No existen diferencias estadísticamente significativas entre las longitudes medianas de la cola, según sexo (p = 0,42); estas condiciones se mantienen aunque se eliminen los valores extremos encontrados.

La longitud promedio de la pata delantera de las hembras fue de 15,0 ± 3,0 cm, el de los machos de 17,3 ± 3,3 cm y en este caso si existen diferencias estadísticamente significativas entre las longitudes medianas de esta extremidad, según sexo (p = 0,02); porcentaje de no registro 0,0 %. Los valores extremos no influyeron en estos resultados.

La longitud promedio de la pata trasera de las hembras es de 20,4 ± 3,9 cm, el de los machos de 22,5 ± 3,6 cm, sin que existieran diferencias estadísticamente significativas entre las longitudes medianas, según sexo (p = 0,0757); porcentaje de no registro 0,0 %.

El perímetro promedio del cuello de los monos *Saimiri* hembras fue de 10,0 ± 1,9 cm, el de los machos fue de 11,6 ± 2,2 cm, con diferencias estadísticamente significativas entre los perímetros medianos, según sexo (p = 0,03); porcentaje de no registro 0,0 %. En cuanto al perímetro promedio del pecho en las hembras fue de 15,4 ± 1,4 cm, el de los machos fue de 16,8 ± 2,2 cm, encontrándose diferencias estadísticamente significativas entre los perímetros medianos, según sexo. (p = 0,04); porcentaje de no registro 0,0 %. Por último, la longitud promedio del perímetro de cintura de las hembras fue de 11,7 ± 1,3 cm, el de los machos fue de 13,1 ± 1,9 cm, sin que existieran diferencias estadísticamente significativas entre los perímetros medianos, según sexo (p = 0,06); porcentaje de no registro 0,0 %.

La longitud del palmar (cm) y la longitud del plantar (cm) también realizadas en algunos primates, no se analizaron debido a que más del 20 % de los casos son valores perdidos; las demás variables tienen por encima del 40 % de casos perdidos. Se aclara que los datos no se obtuvieron debido a dos razones fundamentales. En primer lugar, este trabajo es parte de todo un programa de investigación de los monos de Costa Rica, en el cual lo inicial y primario era el análisis de la salud de estos animales. Superficialmente se revisaban para buscar ectoparásitos, también se tomaban muestras de sangre y heces en búsqueda de endoparásitos, y se tomaban fluidos bucales y vaginales para determinar la presencia de bacterias y virus. Con la sangre y algunos de los fluidos también se realizaron estudios genéticos. Este proceso, al final del cual se obtenían todas las medidas corporales, llevaba mucho tiempo y los ejemplares, en algunos casos, empezaban a despertarse del anestesiado; resulta peligroso administrar nueva anestesia inmediatamente, lo que obligaba a liberarlos antes de tomar los datos morfométricos.

En Costa Rica, existen muy pocos trabajos de este tipo que abarquen las diferentes especies de primates (Glander 2006; Jones 2003, 2006), específicamente para *C. imitator* existe aún menos información (Fragaszy *et al*. 1989; Fragaszy 2004) en cuanto a la morfometría. En esos trabajos los animales estudiados provenían de lugares específicos puntuales, mientras que los datos que se presentan en esta investigación, provienen

de monos capturados en casi todo el país, como se puede ver por la distribución zonal de los mismos.

En cuanto al peso, el tamaño total del cuerpo y el de la cola existieron diferencias estadísticas entre la región Central y las de Chorotega y Brunca. En estas dos últimas, y aún más en Brunca, en que las especies muestran ser de mayor tamaño y de mayor peso, existe abundancia de bosques con mejores fuentes de alimentación comparado con la zona central del país, con un alto porcentaje de tierras urbanizadas, en donde los recursos alimentarios son más limitados; esta podría ser una de las razones de las diferencias encontradas en la mayoría de los parámetros considerados. Por ejemplo, Long (2009) establece que en esa región los monos carablanca se alimentan de frutas en un 50 a 80 % del tiempo y de otras partes de las plantas en un 10 % y el otro 10 % de mamíferos, aves, anfibios, reptiles e insectos; lo que indica la importancia de la flora en la nutrición de *C imitator*. Este mismo autor menciona que los ejemplares presentes en el Parque Nacional Santa Rosa (que pertenece a Chorotega) ingieren material de 63 especies de plantas, no existen tantas opciones en la zona Central. Además, en Chorotega, hay presencia del bosque seco tropical, muy bien definido en sus dos estaciones, 6 meses secos y 6 lluviosos, lo que hace que los monos carablanca se vean afectados en su dieta, peso y composición física; ya que en el periodo seco el ámbito de acción en busca de alimento aumenta significativamente y los pesos decaen (Sánchez 1991). Por otro lado, varios autores concuerdan en que debido a la fragmentación de su hábitat, por ser zonas que han modificado su paisaje de acuerdo a los diferentes usos del suelo que presentan, como por ejemplo el avance urbanístico, provoca que se eliminen plantas con frutos que sirven de sustento natural a estos primates, lo cual puede reflejarse en las diferencias del peso y tamaño (Milton & May 1976; Cristóbal & Arroyo 2007; Milton 2008).

Por otra parte, los animales son muy plásticos a la hora de buscar alternativas en su composición de dieta, salvo que desaparezcan todas ellas. Si esto ya está estudiado y demostrado, es buena razón para pensar que puede causar variaciones morfométricas. Sin embargo, pueden haber otros factores de confusión, por ejemplo, si las capturas son hechas en algunas especies durante momentos en que los alimentos son menores, o el clima afecta en alguna medida (más que nada para el peso), o el estado reproductivo varía en el año, o bien los ejemplares se estresan por alguna razón (*i.e* alteración del ambiente), etc. En cuanto a la región Brunca, Sánchez (2010) sugiere que posee las mejores fuentes de alimentación para los monos, en términos de hábitat potenciales como bosques primarios, secundarios, manglares, bosques de galería y plantaciones, donde los recursos alimenticos son abundantes durante todo el año, y no son afectados drásticamente por los cambios de estación como en las regiones Central y Pacifico Norte, disminuyendo así la competencia entre individuos a fuentes alimenticias. Además, Dirzo *et al*. (2013) citan varios trabajos en que se indica que los monos carablanca se alimentan incluso de insectos, mamíferos y aves recién nacidos, algunos de los cuales, no existen ya en la zona Central. Al analizar los informes de otros autores en relación con el peso y tamaño (Long 2009), se nota que con excepción de lo encontrado para los primates del área Central, los otros datos se acercan bastante a los promedios reportados previamente. Lo que llama la atención es la diferencia de nuestros resultados, más bajos, en comparación con los que se mencionan en un informe publicado 13 años atrás (Carrillo *et al*. 2002). Una posibilidad podría estar relacionada, de nuevo, con la disminución de alimento debido a los procesos inevitables de la deforestación (Calvo-Alvarado *et al*. 2009), incremento de cultivos de importancia comercial, en perjuicio de los bosques naturales de cada región, así como del comercio ilegal para mascotas (Solano 2007; Bahaa-el-din 2008, citados en Dirzo *et al*. 2013). Sin embargo, procesos genéticos derivados del *inbreeding* por la disminución de los ejemplares en las tropas, ya que en Costa Rica esta especie se considera reducida y amenazada (Dirzo *et al*. 2013); otros aspectos ambientales, genéticos, de salud animal y comportamiento deberían ser considerados, en futuras investigaciones, con el fin de conocer las causas de este proceso de disminución del número de ejemplares. Contar con un conocimiento básico de la morfometría corporal de estos monos, podría servir de información para futuros estudios, especialmente en el seguimiento de los cambios que en el tiempo, puedan incidir en el deterioro de su salud.

En este trabajo se agregan algunos parámetros no contemplados en otros, que prácticamente se limitan al peso o, en algunos casos, a la masa corporal y a la longitud del cuerpo (Long 2009; Dirzo *et al*. 2013) En realidad, las medidas de las patas y los perímetros corporales no presentan variaciones importantes entre regiones, lo que indica que las condiciones ambientales no parecen tener influencia en ellas; probablemente por eso no

existen muchas investigaciones con esta información (Jones 2003). No obstante, los datos quedan disponibles para aquellos investigadores que eventualmente realicen estudios en este campo, de gran impacto en la biodiversidad mundial.

Todos los ejemplares de la especie *S. oerstedii* estaban ubicados en la región Brunca, que se localiza en la parte sur y es considerada la zona más densa del país en cuanto a bosque primario se refiere. Por esta misma razón, es abundante en fuentes de alimentación para estos animales (Sánchez 2010). También los ejemplares de esta especie, por su belleza, son muy codiciados como mascotas y para el comercio ilegal internacional. Se unen a estos aspectos puntuales, todos los indicados para justificar el riesgo de extinción, no solo de estos monos y los carablanca también analizados en este reporte, sino para las otras especies que se encuentran en Costa Rica, como el mono aullador, *Alouatta palliata* (Sánchez *et al*. 2014) y el mono colorado o araña (*Ateles geoffroyi*). Esta especie se encuentra en una condición de riesgo, que ha sido claramente ratificada por Cuarón *et al.* (2008) al incluirla en la lista de IUCN como una de las amenazadas a desaparecer. Autores como Cropp & Boinski (2000) y Vargas (2002), esta última posteado en el año 2007 por *Biota de Panamá*, refuerzan esta percepción y en el caso de Vargas se hace un estudio histórico de cómo se ha visualizado este fenómeno de amenaza sobre la especie.

En cuanto a los parámetros de peso, longitud del cuerpo y de la cola, nuestros datos concuerdan con los datos de *S. oerstedii* que han sido reportados por varios autores (Ambrose 2002; Vargas 2002; Richardson 2006; Cuarón *et al.* 2008). Esto es entendible dado que los hábitats en donde se hicieron esos reportes, son muy similares, y en algunos casos los mismos, a aquellos en que se capturaron los primates presentados en este informe.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado en parte por el Departamento de Investigación de la Universidad de Ciencias Médicas (UCIMED) y recursos del proyecto Nro. 111-A1-015 de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica (UCR). Los autores agradecen profundamente a los estudiantes de grado y postgrado de Biología y Microbiología de la Universidad de Costa Rica, Universidad Nacional e Instituto Tecnológico por su apoyo en la captura y manejo de los animales.

## BIBLIOGRAFÍA

Ambrose T (2002) *Saimiri oerstedii*. Animal Diversity Web. http://animaldiversity.org/accounts/Saimiri_oerstedii/ (Consultado el 11-IX-2015).

Arauz J (1993) *Estado de conservación del mono tití (Saimiri oerstedii citrinellus) en su área de distribución original, Manuel Antonio, Costa Rica*. Tesis de maestría. Programa Regional de Vida Silvestre, Universidad Nacional de Costa Rica. Heredia, Costa Rica. 92 pp.

Arroyo-Rodríguez V & S Mandujano (2006) Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* 27:1079-1096.

Boinski S (1997) Uncertain conservation status of squirrel monkeys in Costa Rica, *Saimiri oerstedii oerstedii* and *Saimiri oerstedii citrinellus. Folia primatologica* 68:181-193.

Calvo-Alvarado JB, McLennan B, Sánchez-Azofeifa A & T Garvin (2009) Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. Forest Ecology and Management 258:931-940.

Carrillo E, Wong G & JC Sáenz (2002) *Mamíferos de Costa Rica*. Editorial INBio. Heredia, Costa Rica. 249 pp.

Chinchilla M, Guerrero O, Gutiérrez-Espeleta G, Sánchez R & B Rodríguez (2005) Parásitos intestinales en monos congo *Alouatta palliata* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 53:437-445.

Chinchilla M, Guerrero O, Gutiérrez-Espeleta G & I Valerio (2007) Parásitos intestinales en monos carablanca *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. *Parasitología Latinoamericana* 62:170-175.

Chinchilla M, Valerio I, Guerrero OM, Gutiérrez G & R Sánchez (2010a) Parasitismo intestinal en monos tití o ardilla *Saimiri oerstedii* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. *Revista Iberolatinamericana Parasitología* 69:106-111.

Chinchilla M, Urbani B, Valerio I & JC Vanegas (2010b) Parasitosis intestinal en monos capuchinos cariblancos *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae) de un área protegida en la provincia de Limón, noreste de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 58:1335-1346.

Clarke MR, Collins DA & EL Zucker (2002) Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology* 23:365-381.

Cropp S & S Boinski (2000) The Central American squirrel monkey (*Saimiri oerstedii*): Introduced hybrid or endemic species. *Molecular Phylogenetic Evolution* 16:350-65.

Cristobal J & V Arroyo (2007) Diet and activity patterns of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Tuxtlas, México: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology* 69:1013-1029.

Cuarón AD, Morales A, Shedden A, Rodriguez-Luna E, de Grammont PC & L Cortés-Ortiz (2008) *Ateles geoffroyi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T2279A9387270.en (Consultado el 18-IX-2015).

Dirzo R, North-Broadbent E, Almeyda-Zambrano AM, Morales-Barquer OL, Almeyda-Zambrano SL & CA Quispe-Gil (2013) Monos carablanca. Stanford University Libraries

https://Lib.Stanford.Edu/Gis/Projects (Consultado el 20-VIII-2015).

Fragaszy DM, Adams-Curtis LE, Baer JF & R Carlson-Lammers (1989) Forelimb dimensions and goniometry of the wrist and fingers in tufted capuchin monkeys (*Cebus paella*): developmental and comparative aspects. *American Journal of Primatology* 17:133-146.

Fragaszy DM (2004) *The Complete Capuchin*. Editorial Cambridge University Press. Cambridge, UK. 339 pp.

Glander KE, Fedigan LM, Fedigan L & C Chapman (1991) Field methods for capture and measurement of three monkey species in Costa Rica. *Folia of Primatology* 57:70-82.

Glander KE (2006) Average Body Weight for Mantled Howling Monkeys (*Alouatta palliata*): An Assessment of Average Values and Variability. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, L Luecke (eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates*. Editorial Springer. New York, USA. 538 pp.

IACUC (1998) IACUC Guidelines for the Care and Use of Live Vertebrate Animals. Institutional Animal Care and Use Committee Appendix. http://www.Unmc.Edu/Education/Animal/Guide/Iacuc-Guidelines.Pdf (Consultado: 11-I-2013).

Jones CB (2003) Chest circumference differs by habitat in Costa Rican mantled howler monkeys: implications for resource allocation and conservation. *Neotropical Primates* 11:22-24.

Jones CB (2006) Unpacking the variability of metrics for adult male and adult female mantled howler monkeys, *Alouatta palliata*. *Primate Laboratory Newsletter* 45:6-9.

Long J (2009) *Cebus capucinus* white-faced capuchin http://animaldiversity.org/accounts/Cebus_capucinus/ (Consultado: 20-VI-2015).

Milton K & ML May (1976) Body weight, diet and home range area in primates. *Nature* 259:459-462.

Milton K (1981) Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American Naturalist* 117:476-495.

Milton K (2008) Macronutrient patterns of 19 species of panamanian fruits form Barra Colorado Island. *Neotropical Primates* 15:1-7.

Obando V (2009) Décimo quinto informe estado de la nación en desarrollo humano sostenible. Informe final. Conservación y biodiversidad. Resultados de la gestión ambiental. http://www.Estadonacion.Or.Cr/Images/Stories/Informes/015/Docs/Armonia/Obando_200 (Consultado el 7-XII-2012).

Richardson M (2006) Red-backed squirrel monkey (*Saimiri oerstedii*) http://www.arkive.org/rimg/header/wildscreen-arkive-logo.png. (Consultado el 15-VIII-2015).

Robinson JG; Janson CH; Smuts BB (1987) Capuchins, squirrel monkeys, and atelines: socioecological convergence with Old World primates howlers: variation in group size and demography. http://www.ots.ac.cr/bnbt/1866.html (Consultado el 7-XII-2015)

Rodríguez-Matamoros J, Villalobos-Brenes F & GA Gutiérrez-Espeleta (2012) Viabilidad poblacional de *Alouatta palliata* (Primates: Atelidae) y *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 60:809-832.

Sánchez R (1991) *Utilización del hábitat, comportamiento y dieta del mono congo (Alouatta palliata) en un bosque premontano húmedo, Costa Rica*. Tesis de maestría. Pp. 79.80.

Sánchez-Porras R, Chinchilla-Carmona M, Valerio-Campos I & JC Vanegas (2014) Variaciones morfométricas de los monos congo o aulladores *Alouatta palliata* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. Pensamiento actual. *Universidad de Costa Rica* 14:65-83.

Sánchez J (2010) *Estudio regional sobre el desarrollo local de los cantones transfronterizos del Pacífico Sur de Costa Rica*. Informe del Instituto de Formación y Capacitación Municipal y de Desarrollo Local, Programa de Gestión Local, Dirección de Extensión Universitaria, Vicerrectoría de Docencia, Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica.

Siegel S & N Castellan (1995) *Estadística no paramétrica: Aplicada a las ciencias de la conducta*. Editorial Trillas México. México. 436 pp.

Solórzano B & E Rodríguez (2010) Cambios demográficos en poblaciones de primates de la región sur de los Tuxtlas, México: Análisis longitudinal 1985–2008. *Neotropical Primates* 17:1-6.

Swan GE (1992) A summary of the practical aspects of drugs commonly used for the restraint of wild animals capture and care manual http://www.Wildlifedecisionsupport.Com/Captureandcare/Sectiona/Drugs/01_Swan.Htm (Consultado el 7-XII-2012).

Vargas G (2002) Ecología de monos ardillas en un bosque aislado de Chiriquí. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Chiriquí. Chiriquí, Panamá.

https://biota.wordpress.com/2007/05/13/ecologia-del-mono-ardilla-saimiri-oerstedii/ (Consultado el 18-VIII-2015).

Wayne D (2004) *Bioestadística: Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Limusa Wiley. México. 923 pp.

Wong GR (1990) *Uso del hábitat, estimación de la composición y densidad de poblacional del mono titi (Saimiri oerstedii citrinellus) en la zona de Manuel Antonio, Quepos Costa Rica*. Tesis de maestría. Programa del Manejo en Vida Silvestre y Conservación, Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 77 pp.

Zaldívar ME, Rocha O, Glander KE, Aguilar G, Huertas AS, Sánchez R & G Wong (2004). Distribution, ecology, life history, genetic variation, and risk of extinction of nonhuman primates from Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 52:679-693.

Zucker EL, Clarke MR & KE Glander (2001) Body weights of adult female *Alouatta palliata* in Costa Rica increase with age. *Neotropical Primates* 9:93-96.

# Análisis morfométrico del mono araña, *Ateles geoffroyi* (Primates: Cebidae) de Costa Rica

Ronald Sánchez-Porras[1], Misael Chinchilla-Carmona[2]*, Idalia Valerio-Campos[2], Juan C. Vanegas[2]

[1]*Sección de Biología, Sede de Occidente, Universidad de Costa Rica, Alajuela, Costa Rica.*

[2]*Departamento de Investigación, Cátedra de Parasitología, Universidad de Ciencias Médicas (UCIMED), San José, Costa Rica.*

*chinchillacm@ucimed.com

**Resumen**

Se analizaron 65 ejemplares del mono araña *Ateles geoffroyi* de cinco regiones de Costa Rica en cuanto a su peso y el tamaño del cuerpo, de la cola y de las patas delantera y trasera, así como los perímetros de cuello, pecho y cintura. La mayoría de los animales estaban en cautiverio por lo que con excepción de lo observado para el perímetro de los machos en dos regiones, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los animales de las regiones en ningún otro de los parámetros considerados. Comparando los resultados con los que reportan otros autores, se nota que los nuestros son menores en cuanto al peso y las medidas analizadas; de nuevo, la condición de cautiverio con las diferencias obvias de alimentación, podrían ser la causa. Se agregan algunas medidas que no se toman en cuenta en otros estudios y se discute el interés que pueden tener los datos para el conocimiento de la biología de estos animales.

**Abstract**

**Morphometric analysis of the spider monkey *Ateles geoffroyi* (Primates: Cebidae) of Costa Rica**

We analyzed the body weight, length of body, tail, right foreleg and hind leg, as well as circumference of neck, chest and waist of 65 spider monkeys, *Ateles geoffroyi* from five regions of Costa Rica. Most of the animals were in captivity and, with the exception of the results observed for the chest circumference of males, we do not find statistical significant differences between regions on relation to any other parameter studied. Our results are lower as compared with those reported by other authors; the captivity and lack of an adequate feeding, could be the reason for these differences. Measures as leg size and neck, chest and waist circumferences are added in this study. Moreover it is a contribution to the knowledge of the biology of these monkeys.

**Palabras clave** *Ateles geoffoyi*, Costa Rica, monos araña, morfometría.

**Key words** *Ateles geoffroyi*, Costa Rica, morphometric, spider monkey.

Sánchez-Porras R, Chinchilla-Carmona M, Valerio-Campos I & JC Vanegas (2018) Análisis morfométrico del mono araña, *Ateles geoffroyi* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 377-383.

## INTRODUCCIÓN

Tal como sucede con las otras especies de primates que existen en Costa Rica, el mono araña o mono colorado *Ateles geoffroyi* está dentro de la lista de animales en peligro de extinción (Sánchez 1991; Zaldívar *et al*. 2004; Cuarón *et al*. 2008; Rodríguez-Matamoros *et al*. 2012; Dirzo *et al.* 2013). Esto se pone en evidencia por el hecho de que en este estudio, para contar con un número de ejemplares representativo, fue necesario recurrir a la población que existe en cautiverio en este país. Este problema parece agudizarse cada vez, porque aunque se hacen esfuerzos ingentes por mantener la fauna costarricense, incrementando el sistema de parques nacionales y zonas protegidas (Obando 2009), los factores de riesgo también crecen. En efecto, los procesos de deforestación para facilitar la producción de productos exportables como frutas, hortalizas, plantas ornamentales, entre otros, aunado a la urbanización incontenible (Solórzano & Rodríguez 2010), hacen que cada día disminuya el bosque. Esto provoca el desplazamiento de estos animales a lugares inadecuados, carentes de árboles de la altura que prefieren los monos araña (Animal Corner 2015; Toronto Zoo 2015) o productores del alimento que ellos requieren para su mantenimiento en su hábitat natural (Sánchez 1991; Milton 1981; Milton & May 1976; Clarke *et al*. 2002; Arroyo & Mandujano 2006); todos estos factores inciden en la disminución del número de animales en la naturaleza. En el caso del mono araña, el problema se intensifica porque la creencia entre los lugareños es que la carne de estos animales es de buena calidad (*Ateles geoffroyi* Biodiversidad de Costa Rica 2015) por lo que su cacería es una práctica usual (Wildscreen Arkive 2015). Los trabajos que existen en cuanto la morfometría de las especies presentes en Costa Rica (Zucker *et al*. 2001; Glander 2006), se relacionan más con el peso y el tamaño de cuerpo y cola, además de ser muy puntuales en áreas específicas. En este estudio se incluyeron ejemplares de *A. geoffroyi*, que aunque la mayoría estaban en cautiverio, los lugares de recolección estaban distribuidos prácticamente en todo el país. Por esta razón aprovechamos la oportunidad que se presentaba, al efectuar un estudio de la salud de estos monos (Chinchilla *et al.* 2010a), para documentar, además, el peso y las medidas de algunas partes del cuerpo de ellos. La información recopilada al respecto durante varios años de trabajo, ha resultado importante para conocer aspectos de la anatomía de *A. geoffroyi*, que al menos en Costa Rica, no se conocían. Dado que el peligro de extinción de esta especie es un hecho cada vez más latente, toda información que se recopile al respecto, nos ayudará en la conservación de los pocos ejemplares que todavía quedan.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizó un estudio del peso y algunas medidas corporales de 65 monos araña o colorados como se les llama en Costa Rica, de la especie *A. geoffroyi*, la mayoría de los cuales estaban en cautiverio, pero que fueron capturados en la misma región en donde estaban cautivos. Además alrededor de un 90 % de ellos eran de capturas recientes por lo que en cierto modo existía una continuidad de su propio hábitat; el estudiarlos inmediatamente después de su captura, se debe a que esta especie es la más amenazada en nuestro país, de tal manera que tan pronto se informa de una captura, se trata de rescatar a los animales, evento que nos sirvió para hacer los estudios pertinentes. Las regiones en que se encontraban los ejemplares estudiados (número entre paréntesis) eran: Huetar Norte (27), Brunca (16), Central (10), Pacífico Central (8) y Huetar Atlántica (4) (Figura 1). Los animales que estaban en cautiverio fueron inmovilizados en sus jaulas, de acuerdo con metodología previamente descrita (Chinchilla *et al* 2007; 2010b, Sánchez *et al.* 2014) y empleando el sistema de anestesiado descrito por Glander *et al*. (1991) y según las recomendaciones sobre este proceso (Swan 1992, IACUC 1998). En el caso de los pocos animales capturados en su hábitat silvestre normal incluidos en este estudio, su captura se realizó según descripción previa (Chinchilla *et al*. 2005), pero evitando causar el maltrato o dolor de los animales. Después de recibirlos anestesiados, en una red sostenida por 4 personas para evitarles golpes al caer de los árboles, se les tomaron las siguientes medidas: peso corporal, la longitud del cuerpo, desde la parte superior de la cabeza hasta el final de la cola, así como la cola misma, el largo de la pata delantera y de la pata trasera

derechas; también los perímetros de cuello, pecho y cintura. Después de este proceso, que era el final de la toma de muestras utilizadas en un estudio integral de la salud y algunas características genéticas de los monos, se les brindó toda la atención y cuidados necesarios para su recuperación, en aras de incorporarlos lo más naturalmente posible a su ambiente. Para realizar todos estos estudios se contó con la autorización gubernamental del Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE). Para la comparación de promedios de muestras independientes, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis, con un nivel de confianza del 95 %; esta prueba es válida para k muestras y el número de observaciones en cada muestra puede ser menor o igual a cinco (Siegel & Castellan 1995). En el caso de que esta prueba fuera significativa, se aplicó la prueba de Wilcoxon para la diferencia entre grupos (Wayne 2004).

## RESULTADOS

De los 65 ejemplares *Ateles geoffroyi* estudiados, de las regiones indicadas, la mayoría provenían de la región Huetar Norte (41,5 %). Además el 90,8 % (59), se encontraba en cautiverio, los 6 restantes eran silvestres; 61,9 % (39) eran hembras y 38,1 % (24 ) machos.

Con excepción de la región Huetar Norte, la cantidad de animales por región era relativamente pequeña (menor a 20) en los análisis de proporción en hembras que es mayor que la de machos.

Al estudiar su peso, observamos que las hembras de la región Brunca (2 individuos) son las que en promedio presentaron el mayor peso (8,0 ± 1,4 kg), y las de la región Pacifico Central (2 individuos) eran las de menor peso (5,0 ± 0,0 kg); no existen diferencias estadísticamente significativas de los pesos medianos entre las regiones (p = 0,42). Porcentaje de no registro 17,4 % (4 individuos). En cuanto a los machos, los de mayor peso (8,0 ± 2,0 kg) provenían de la región Pacifico Central (3 individuos), mientras que los de la región Huetar Atlántica (4 individuos) tenían el menor peso (5,3 ± 2,1 kg). En este sexo tampoco se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los pesos medianos según región de estudio (p = 0,29). Porcentaje de no registro 23,7 % (9 individuos) (Figura 2).

Los ejemplares hembra más pequeños de esta especie (36,0 ± 1,4 cm), fueron los de la región Pacífico Central. Los que presentaron, en promedio, la mayor longitud del cuerpo (44,4 ± 3,8 cm), estaban en la región Huetar Norte; no se encontraron diferencias significati-

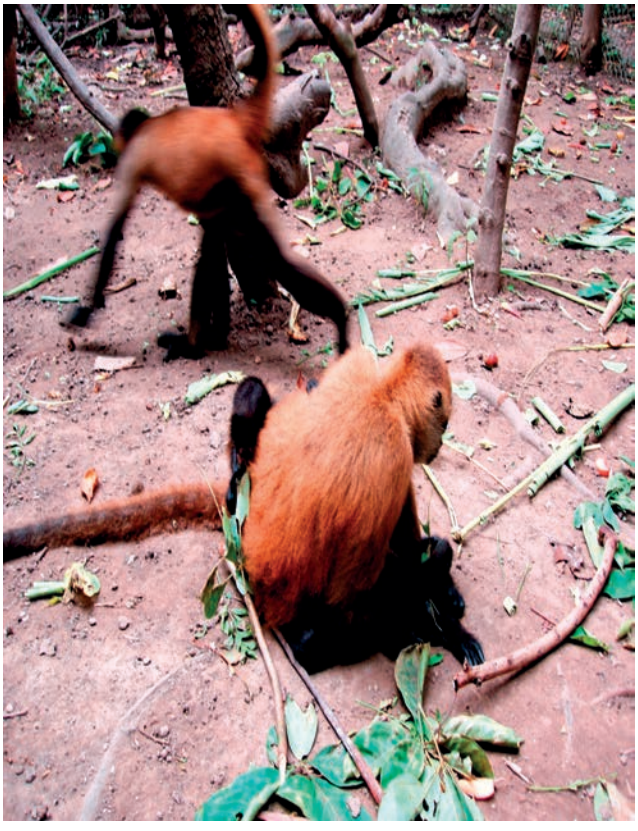

Figura 1. Mapa de las regiones socioeconómicas de Costa Rica y ejemplar de *Ateles geoffroy*i.

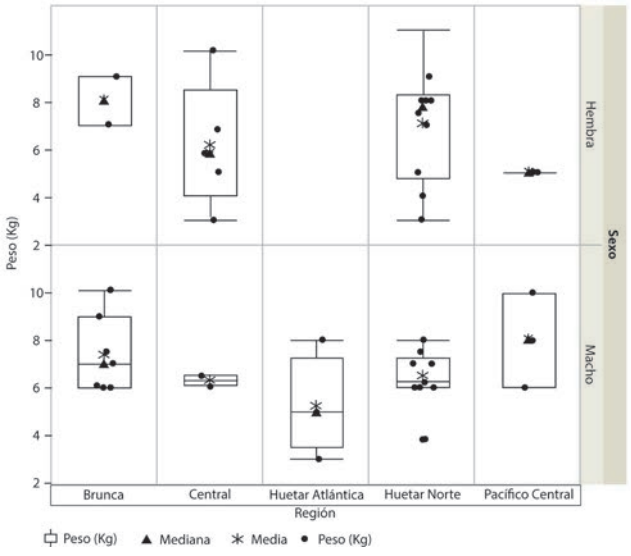


Figura 2. Estadísticas descriptivas del peso (kg) de los monos *Ateles*, según región de cautiverio y captura y sexo. Costa Rica 2007.

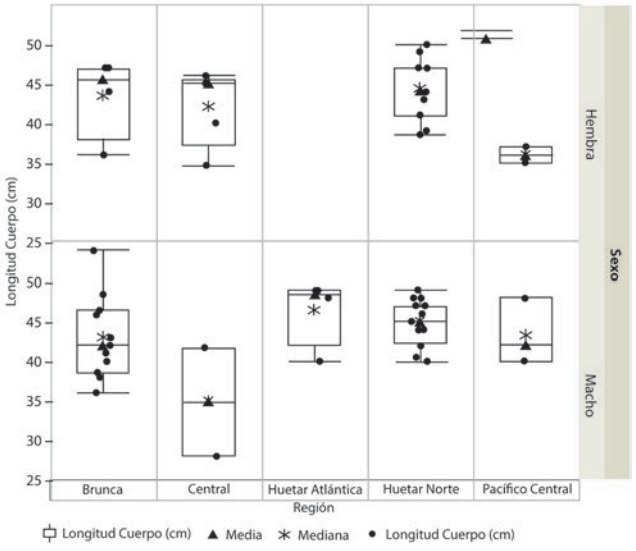


Figura 3. Estadísticas descriptivas de la longitud del cuerpo (cm) de los monos *Ateles*, según región de cautiverio y captura y sexo.

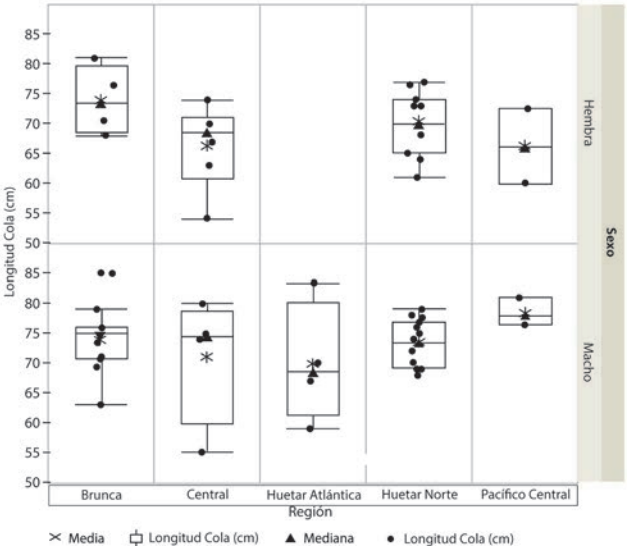


Figura 4. Estadísticas descriptivas de la longitud de la cola (cm) de los monos *Ateles*, según región de cautiverio y captura y sexo.

vas estadísticamente entre las medianas de la longitud del cuerpo de los monos entre regiones (p = 0,20). Porcentaje de no registro 4,3 % (1 individuo). En cuanto a los machos los más pequeños (34,9 ± 9,7 cm) estaban en la región Central y los de mayor longitud de cuerpo (46,5 ± 4,4 cm) en la región Huetar Atlántica, no existiendo diferencias significativas estadísticamente entre las regiones (p = 0,19). Porcentaje de no registro 5,3 % (2 individuo) (Figura 3).

En la medida de la cola no se encontró diferencias estadísticamente significativas entre las hembras (p = 0,29), porcentaje de no registro 4,2 % (1 individuo) ni los machos (p = 0,29), porcentaje de no registro 0,0 % entre las regiones. Las hembras de la región Central y Pacífico Central son los que en promedio tienen la cola más corta (66,3 ± 7,1 cm) y los de la región Brunca los que la tienen más larga (74,0 ± 5,9 cm). Por otro lado los machos con cola más corta (69,9 ± 10,2 cm) estaban en la región Huetar Atlántica y los de la región Pacífico Central los que la tienen más larga (73,9 ± 5,6 cm) (Figura 4).

La longitud de la pata delantera de las hembra es en promedio mayor en la región Brunca (52,7 ± 4,2 cm) y la más corta la presentan los de la región Pacífico Central (39,1 ± 14,3 cm). No existen diferencias significativas estadísticamente entre las medianas de la longitud del brazo de los monos entre regiones. (p = 0,46). Porcentaje de no registro 4,2 % (1 individuo). (Gráfico 9) (Cuadro 13). En los machos esa longitud es en promedio mayor en la región Brunca (52,7 ± 4,2 cm) y menor en los de la región Pacífico Central. (39,1 ± 14,3 cm), sin que existan diferencias significativas estadísticamente entre regiones. (p = 0,41). Porcentaje de no registro 0,0 %.

La longitud de la pata trasera en las hembras estudiadas, es en promedio mayor en la región Brunca (51,7 ± 3,0 cm) y menor (47,7 ± 2,5 cm) en la región Pacífico Central. No existen diferencias significativas estadísticamente entre las medianas de esta longitud, entre regiones (p = 0,62). Porcentaje de no registro 4,2 % (1 individuo). En cuanto a los machos esa longitud es mayor en la región Brunca (53,5 ± 4,0 cm) y menor (49,6 ± 4,7 cm) en la región Huetar Atlántica. Tampoco en este sexo existen diferencias significativas estadísticamente entre regiones (p = 0,43). Porcentaje de no registro 0,0 %.

Al analizar el perímetro promedio de cuello observamos que las medidas en las hembras (18,3 ± 1,9 cm) y en los machos (16,1 ± 2,2 cm) representan un cuello más delgado en los monos de la región Central, mientras que el cuello más grueso se observan en las hembras (22,3 ± 4,6 cm) y en los machos (19,7 ± 1,5 cm) de la región Pacífico Central. No existen diferencias estadísticamente significativas entre regiones en este parámetro ni en las hembras (p = 0,51). Porcentaje de no registro 4,2 % (1 individuo), ni en los machos (p = 0,33). Porcentaje de no registro 2,6 % (1 individuo).

Al estudiar el perímetro de pecho de las hembras de los monos de la región Pacífico Central se nota que presentan en promedio el tamaño menor (34,5 ± 0,7

cm) siendo los de la región Huetar Norte los que tienen un perímetro de pecho mayor (37,8 ± 5,9 cm); no existen diferencias significativas estadísticamente de las medianas entre regiones. (p = 0,49). Porcentaje de no registro 4,2 % (1 individuo). En el caso de los machos al analizarlos mediante el método de Wilcoxon, si se observaron diferencias significativas estadísticamente entre regiones (p = 0,04), específicamente entre los monos de la región Huetar Norte y la Brunca (p = 0,03). Porcentaje de no registro 0,0 %.

En cuanto al perímetro de cintura, al igual que en caso anterior las medidas más pequeñas se observan en las hembras (18,3 ± 1,9 cm) y los machos (16,1 ± 2,2 cm) de la región Central. Por el contrario las medidas mayores se encuentran en las hembras (22,3 ± 4,6 cm) y los machos (19,7 ± 1,5 cm) de la región Pacífico Central. No existen diferencias significativas estadísticamente en las hembras (p = 0,23), porcentaje de no registro 4,2 % (1 individuo) ni en los machos (p = 0,11). Porcentaje de no registro 0,0 %.

## DISCUSIÓN

Con la excepción puramente circunstancial de la medida del perímetro del pecho de los monos macho de esta especie, en que se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las regiones Brunca y Huetar Norte, tal efecto no se encontró en ninguno de los otros parámetros. Era de esperar que los animales de las regiones más ricas en zona boscosa y por lo tanto con mayores fuentes de alimentación, tales como la región Brunca (Sánchez 2010), presentaran diferencias representativas con relación a otras zonas de menor vegetación. La explicación de que esto no ocurriera, parece ser el hecho de que la gran mayoría de los monos incluidos en este estudio estaban en cautiverio. Reportamos la procedencia de ellos por el lugar del país en donde estaban cautivos, usualmente en instalaciones de rescate; sin embargo por lo pequeño del país, no se puede garantizar a ciencia cierta que los animales presentes en cada instalación sean todos de una sola región. En efecto las leyes de Costa Rica autorizan a ciertas organizaciones o personas para el mencionado rescate de la fauna silvestre a las cuales designan animales lesionados, enfermos o mantenidos como mascotas en malas condiciones (La Gaceta 2005). Aunque la reglamentación es bastante exigente, esta designación es usualmente al azar dependiendo de la disposición y capacidad instalada de los centros de acopio y no necesariamente respetando el posible lugar de origen silvestre. Al respecto es posible que surja la pregunta de por qué no se investigó un poco más sobre la procedencia real. Las razones: este estudio es parte de un análisis integral de la salud de los monos de Costa Rica (Chinchilla *et al*. 2010 a o b? ) y en segundo lugar, en la mayoría de los casos, los animales ya tenían bastante tiempo de estar en cautiverio; la vivencia silvestre ya no era real para ellos. La predominancia en este estudio de monos araña en cautiverio se debe en parte a las pocas regiones en que se encuentran en estado silvestre y que en estas, se dificulta su captura porque se desplazan a gran altura ya que prefieren los árboles más altos, tal y como ha sido reportado por varios autores (Animal Corner 2015; Toronto Zoo 2015). Como indicamos en material y métodos si bien los animales estaban en cautiverio, la gran mayoría eran capturados en la propia región de permanencia, y de reciente captura por las razones antes explicadas. Por lo tanto, los datos obtenidos nos parecieron comparables y tomando en cuenta que esta población es la más cercana a su extinción, consideramos sumamente importante obtener toda la información posible en aras de contar con herramientas para protegerla. Al comparar nuestros datos con los reportados por varios autores para estos monos (Animal Corner 2015; Toronto Zoo 2015, *Ateles geoffroyi* Biodiversidad de Costa Rica 2015, Wildscreen Arkive 2015), se nota una ligera tendencia a que, tanto el peso como el tamaño de cuerpo y la cola, sean menores para los ejemplares incluidos en nuestro estudio. La explicación más lógica para que exista esta diferencia es suponer que los animales en cautiverio, por diversas razones, son alimentados en forma menos natural y probablemente con alimentos más pobres en los requerimientos nutricionales que ellos sí obtienen en su hábitat silvestre (Sánchez 1991; Milton 1981; Milton & May 1976; Clarke *et al*. 2002; Arroyo & Mandujano 2006). Esta conclusión es interesante y además alarmante. Pero sobre todo, habría que ver si los datos provenientes de otros lugares no representan animales con sobrepeso.

Finalmente creemos que el aporte de este estudio es indicar, para los monos araña o colorados de Costa

Rica, algunos datos del peso y de las medidas de cuerpo, de cola, tres parámetros que han sido considerados en la mayoría de los reportes similares previamente citados, además de otros (medidas de las patas delantera y trasera, así como los perímetros de cuello, pecho y cintura), que normalmente no se encuentran en la literatura. Aunque estos datos son en su mayoría para animales en cautiverio, de reciente captura, la información podría servir para futuros estudios comparativos con ejemplares provenientes de su hábitat natural. Por lo tanto esta publicación pretende contribuir al conocimiento de la biología de estos primates, añadiéndola a los estudios de su salud previamente publicados, (Chinchilla *et al.* 2010 a o b?) otorgando así, una colaboración en el intento mundial de rescatar y preservar la cada vez más amenazada Biodiversidad del planeta. Dado que las variaciones propias del cambio climático, así como las actividades tendientes a incrementar los índices de deforestación son una realidad, es obvio esperar que cada día el número de estos animales tienda a disminuir ostensiblemente. Por lo tanto esperamos que en futuros estudios, se profundice más en los factores que están afectando esta especie, algunos conocidos y otros por estudiar, con el fin de detener este proceso de extinción. Algunos trabajos en este contexto están en proceso.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado en parte por el Departamento de Investigación de la Universidad de Ciencias Médicas (UCIMED) y recursos del proyecto No. 111-A1-015 de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica. Los autores agradecen profundamente a los estudiantes de grado y posgrado de Biología y Microbiología de la Universidad de Costa Rica, Universidad Nacional e Instituto Tecnológico por su apoyo en la captura y manejo de los animales.

## BIBLIOGRAFÍA

Animal Corner, Toronto Zoo (2015) http://www.torontozoo.com/ExploreTheZoo/AnimalDetails.asp?pg=386 (consultado 20-IX-2015).

Arroyo-Rodríguez V & S Mandujano (2006) Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* 27:1079-1096.

*Ateles geoffroyi* Biodiversidad de Costa Rica. http://www.crbio.cr:8080/neoportal-web/species/Ateles%20geoffroyi (consultado: 20-IX-2015).

Chinchilla M, Guerrero O, Gutiérrez-Espeleta G, Sánchez R & B Rodríguez (2005) Parásitos intestinales en mono congo *Alouatta palliata* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 53:437-445.

Chinchilla M, Guerrero O, Gutiérrez-Espeleta G & I Valerio (2007) Parásitos intestinales en monos carablanca *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. *Parasitología Latinoamericana* 62:170-175.

Chinchilla M, Valerio I, Guerrero OM, Gutiérrez G & R Sánchez (2010a) Parasitismo intestinal en monos tití o ardilla *Saimiri oerstedii* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. *Revista Ibero-Latinamericana de Parasitología* 69:106-111.

Chinchilla M, Urbani B, Valerio I & JC Vanegas (2010b) Parasitosis intestinal en monos capuchinos cariblancos *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae) de un área protegida en la provincia de Limón, noreste de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 58:1335-1346.

Clarke MR, Collins DA & EL Zucker (2002) Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology* 23:365-381.

Cuarón AD, Morales A, Shedden A, Rodriguez-Luna E, PC de Grammont & L Cortés-Ortiz (2008) *Ateles geoffroyi*. The IUCN Red list of threatened species 2008. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T2279A9387270.en. (Consultado: 18-IX-2015)

Dirzo R, North-Broadbent E, Almeyda-Zambrano AM, Morales-Barquer OL, Almeyda-Zambrano SL, & Ca. Quispe-Gil (2013) Monos Carablanca Inogo.Stanford.Edu Https://Lib.Stanford.Edu/Gis/Projects (Consultado: 20-VIII-2015).

Glander KE, Fedigan LM, Fedigan L & C Chapman (1991) Field methods for capture and measurement of three monkey species in Costa Rica. *Folia of Primatology* 57:70-82.

Glander KE (2006) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates*, Average body weight for mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*): an assessment of average values and variability. Editorial Springer, New York 538.

IACUC 1998. IACUC Guidelines for the care and use of live vertebrate animals. Institutional animal care and use committee appendix Http://Www.Unmc.Edu/Education/Animal/Guide/Iacuc-Guidelines.Pdf (Consultado: 11-I-2013).

Milton K & ML May (1976) Body weight, diet and home range area in primates. *Nature* 259:459-462.

Milton K (1981) Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American Naturalist* 117:476-495.

MINAE (2005) Reglamentan Ley De Conservación De La Vida Silvestre La Gaceta, 2005. http://www.sirefor.go.cr/Documentos/Legislacion/32663.pdf (Consultado: 21-IX-2015).

Obando V (2009) Décimo quinto informe estado de la nación en desarrollo humano sostenible. Informe final. Conservación y biodiversidad. Resultados de la gestión ambiental. http://www.Estadonacion.Or.Cr/Images/Stories/Informes/015/Docs/Armonia/Obando_200 (Consultado: 7-XII-2012)

Rodríguez-Matamoros J, Villalobos-Brenes F & GA Gutiérrez-Espeleta (2012) Viabilidad poblacional de *Alouatta palliata* (Primates: Atelidae) y *Cebus capucinus* (Primates:

Cebidae) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 60:809-832.

Sánchez R (1991) *Utilización del hábitat, comportamiento y dieta del mono congo (Alouatta palliata) en un bosque premontano húmedo, Costa Rica*. Tesis de maestría en conservación y manejo de vida silvestre.

Sánchez J (2010) Estudio regional sobre el desarrollo local de los cantones transfronterizos del Pacífico Sur de Costa Rica. Informe del Instituto de formación y capacitación municipal y de desarrollo local, Programa de gestión local, Dirección de extensión universitaria, Vicerrectoría de Docencia, Universidad Estatal a Distancia. San José, Costa Rica.

Sánchez-Porras R, Chinchilla-Carmona M, Valerio-Campos I & JC Vanegas (2014) Variaciones morfométricas de los monos congo o aulladores *Alouatta palliata* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. *Pensamiento actual* 14:65-83.

Siegel S & N Castellan (1995) *Estadística no paramétrica: aplicada a las ciencias de la conducta*. Trillas. México. 436 pp.

Solórzano B & E Rodríguez (2010) Cambios demográficos en poblaciones de primates de la región sur de los Tuxtlas, México: Análisis Longitudinal 1985–2008. *Neotropical Primates* 17:1-6.

Spider Monkey. https://animalcorner.co.uk/animals/spider-monkey/. (Consultado: 20-IX-2015).

Swan GE (1992) A summary of the practical aspects of drugs commonly used for the restraint of wild animals capture and care manual Http://Www.Wildlifedecisionsupport.Com/Captureandcare/Sectiona/Drugs/01_Swan.Htm (Consultado: 7-XII-2012).

Toronto Zoo Black-handed spider monkey. http://www.torontozoo.com/explorethezoo/AnimalDetails.asp?pg=386. (Consultado: 22-IX-2015).

Wayne D (2004*) Bioestadística: Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Limusa Wiley. Mexico 923 pp.

Wildscreen Arkive 2015 Black spider monkey http://www.arkive.org/black-spider-monkey/ateles-paniscus/ (Consultado: 22-XI-2015)

Zaldívar ME, Rocha O, Glander KE, Aguilar G, Huertas AS, Sánchez R & G Wong (2004). Distribution, ecology, life history, genetic variation, and risk of extinction of nonhuman primates from Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 52:679-693.

Zucker EL, Clarke MR & KE Glander (2001) Body weights of adult female *Alouatta palliata* in Costa Rica increase with age. *Neotropical Primates* 9:93-96.

# Importancia de los bosques secundarios para el mono tití centroamericano (*Saimiri oerstedii oerstedii*) en la península de Osa, Costa Rica

Daniela Solano Rojas

*Fundación Saimiri de Costa Rica, península de Osa, Puerto Jiménez, Costa Rica.*

dsolano@fundacionsaimiri.org

**Resumen**

Se evaluó la importancia del bosque secundario para el mono tití fuera del Parque Nacional Corcovado (PNC) en la península de Osa, Costa Rica, en un área total de 25 443 ha, durante los meses de setiembre del 2005 a mayo 2006. Se realizaron entrevistas informales a informantes claves para buscar lugares con presencia de tropas de mono tití. Se escogió y verificó la presencia de monos tití en 22 localidades entre el río Rincón y el río Carate. Allí se establecieron parcelas para el muestreo de vegetación de 20 x 50 m (0,1 ha) en las cuales se determinó la composición florística y su estructura horizontal. Para cada localidad se calculó el número de árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 5 cm, la riqueza de especies arbóreas (S), la diversidad florística (PH), la diversidad de la altura del follaje (FHD), el área basal por hectárea (G), la diversidad de DAP (DH). En total, se establecieron 63 parcelas, distribuidas en los 22 bosques muestreados. Se midió un total de 4416 árboles de 354 especies diferentes. Los bosques ubicados cerca del poblado de La Palma fueron los más diversos. Todos los bosques estudiados tuvieron una estructura discetánea, donde la mayoría de individuos poseyeron un DAP menor a 35 cm. y la mayoría se encuentran en el rango de los 5 a 10 metros de altura. Las especies más abundantes dentro del total, fueron el peine'e Mico (*Apeiba tibourbou)* (161), el *Croton shideanus* (100), el Guácimo (*Guazuma ulmifolia)* (107), la Guaba de mono o Guabilla (*Inga thibaudiana)* (137), el Guácimo Colorado (*Luehea seemani)* (148) y el Jobo (*Spondias mombin)* (129), estas especies son comunes en bosques secundarios y los frutos de algunos de ellos son consumidos por los monos tití. Se identificó 25 especies utilizadas por el mono tití. Es importante conservar los bosques secundarios fuera de áreas protegidas. Los mismos son hábitat del mono tití y resguardan una composición florística diferente entre sí en las distintas localidades con especies vegetales en peligro de extinción o vedadas de manera comercial debido a lo escaso de sus poblaciones.

**Abstract**

**Importance of Second-Growth Forests for Squirrel Monkeys (*Saimiri oerstedii oerstedii*) in the Osa Peninsula, Costa Rica**

The importance of secondary growth forest for squirrel monkey's conservation outside of Corcovado National Park (CNP) in the Osa Peninsula was

**Palabras clave** Biodiversidad, conservación, hábitat, primates.
**Key words** Biodiverstiy, conservation, habitat, primates.

Solano Rojas, D (2018) Importancia de los bosques secundarios para el mono tití centroamericano (*Saimiri oerstedii oerstedii*) en la península de Osa, Costa Rica. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha, RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 385-395.

evaluated, in a total area of 25443 ha, during the months of September 2005 until May 2006. Informal interview to key informers were done to establish forested sites with squirrel monkey's presence. A total of 22 forested sites were chosen and surveyed between Rincon and Carate River. In each site, vegetation plots of 20 x 50 m (0.1 ha) were established to determine the floristic composition and horizontal structure. Total of trees with a DBH of 5 cm. or more, trees species richness (S), foliage height diversity (FHD), basal area by hectare (G), DBH diversity (DH), and the diversity of trees (PH) were calculated. A total of 63 vegetation plots were established among the 22 forested sites, were 354 different species of trees were found. The most diverse forested sites are located near of La Palma village. All the forested sites had a structure of secondary forest, where the majority of trees had a DHB less than 35 cm. and a height between 5 to 10 meters. The most abundant species were *Apeiba tibourbou* (161), *Croton shideanus* (100), *Guazuma ulmifolia* (107), *Inga thibaudiana* (137), *Luehea seemani* (148) and *Spondias mombin* (129), trees commonly found in secondary forest and some of them are part of squirrel monkeys's diet. Twenty-five species of trees were identify as used by Squirrel Monkeys. It is very important to conserve the secondary growth forests outside protected areas. They are Squirrel Monkeys' habitat as well as they protect different flora composition among sites, including endangered species or species that have commercial importance but has been protected due to their scarcity in the area.

## INTRODUCCIÓN

En el neotrópico, una gran parte de la biodiversidad global está amenazada por la pérdida de hábitat y la fragmentación (Daily *et al.* 2003). En Costa Rica y en la península de Osa, estas son las principales amenazas a la biodiversidad, a pesar de que, contradictoriamente, esta última resguarda entre el 30 y 50 por ciento de la biodiversidad del país (Rosero-Bixby *et al.* 2002). En la mayoría de las áreas tropicales, resultado de la fragmentación del hábitat y la deforestación, se crea un agropaisaje, o sea, áreas con cultivos, plantaciones, y actividades dominadas por humanos con áreas de bosques remanentes, lo cuales son hábitat potencial para muchos animales (Kapelle *et al.* 2002; Daily *et al.* 2003; Marsh 2003; Rodríguez-Toledo *et al.* 2003; Chapman *et al.* 2003). En la península de Osa, en este agropaisaje habita el mono tití centroamericano (*Saimiri o. oerstedii*). Esta especie es endémica de Costa Rica y Panamá (Reid 2009). En Costa Rica existen dos subespecies: *S. o. citrinellus*, subespecie endémica del Pacífico Central y *S. o. oerstedii*, que se distribuye del río Sierpe hasta la frontera sureste con Panamá en la península de Burica y en la península de Osa, y se encuentra desde los 0 hasta los 800 m s. n. m. (Rodríguez 1999; Sierra *et al.* 2003; Morera 2007; Daily *et al*. 2003).

El hábitat óptimo para el mono tití, según diferentes autores (Boinski 1987; Wong 1990 a,b) es aquel donde existe mezcla de diferentes etapas de bosque en sucesión, o sea, bosques secundarios. En la península de Osa, este tipo de hábitat se encuentra precisamente en el área entre el río Rincón y el río Carate, en tierras privadas de la franja costera. Estas tierras son más vulnerables a la fragmentación de hábitat y deforestación, debido a que no poseen protección estatal formal, o sea, se encuentran fuera de áreas protegidas, y pertenecen principalmente a campesinos y extranjeros. La conservación del hábitat depende del uso que sus propietarios le den y el cual puede resultar en impactos ecológicos negativos para los monos tití y otras especies de interés (Chapman *et al.* 2003).

Además, los bosques cercanos a la carretera que va del río Rincón hacia Puerto Jiménez, a tierras privadas, empresas agrícolas, campesinos con tierra y asen-

tamientos adjudicados por el Instituto de Desarrollo Rural, y presentan alta vulnerabilidad ante la deforestación y fragmentación (Rosero-Bixby *et al.* 2002). Solo en el período entre 1940 y 1995, el bosque se redujo de 81 % a 55 %, es decir, hubo una pérdida de 40 000 ha de bosque y se originaron remanentes de bosque en una matriz agrícola. De estos remanentes boscosos, solo el 14 % se encontraban entre Rincón y Puerto Jiménez para el 2002 (Rosero-Bixby *et al.* 2002; Joyce 2006), lo que denota la vulnerabilidad de los remanentes de bosque y la biodiversidad que protegen en esta área de la península de Osa.

Es por esto vital determinar la importancia de los bosques secundarios que se ubican fuera de áreas protegidas y las especies vegetales que dentro de estos bosques son esenciales para el desarrollo óptimo y la conservación a largo plazo de los monos tití centroamericanos.

El objetivo de este trabajo es determinar el tipo de bosque que utilizan los monos tití, determinar la riqueza de especies vegetales en los lugares estudiados así como su importancia para la conservación de los monos tití.

Este trabajo de investigación plantea dos hipótesis (I y II) y las respectivas predicciones:

I. Las tropas de monos tití utilizarán diversos tipos de cobertura vegetal, principalmente bosques secundarios debido a sus hábitos forrajeros.
- Estos primates prefieren hábitat de sucesión temprana y hábitat modificados en comparación con el bosque primario (Janzen & Schoener 1968; Wong 1990 a,b) debido a su dieta en Costa Rica (artrópodos fitófagos, pequeñas bayas y frutas cultivadas cuando están disponibles).
Por lo tanto: a) Las tropas de monos tití ocuparán bosques con una estructura vegetal que semeja una «J» invertida (mayor cantidad de árboles en las primeras clases diamétricas) y la mayor parte de los árboles con alturas bajas. La estructura de los bosques secundarios se describe mediante la distribución del número de árboles por clase diamétrica, siendo una estructura discetánea, donde los individuos arbóreos del bosque se encuentran distribuidos en varias clases de tamaños, que se representa en la distribución de jota (J) invertida (Louman *et al.* 2002) y que posee una mayor diversidad en la altura del follaje (F.H.D) (capas de herbáceas, troncos leñosos, sotobosque, entre otros) (MacArthur & MacArthur 1961 en MacArthur 1972) y por lo tanto ofrece mayor cantidad de sustrato para insectos y frutos, principal componente de la dieta los monos tití (Boinski 1987).

II. El número de individuos por tropa será influenciada por la calidad del hábitat (abundancia de especies arbóreas importantes para la especie) en cada bosque muestreado debido a que el tamaño de las tropas de monos tití está asociado a la calidad y el tipo de hábitat usado (Baldwin & Baldwin 1981; Wong 1990b; Rodríguez 1999). Por lo tanto:
a) El tamaño de las tropas de mono tití será mayor en parches o remanentes boscoso donde existe mayor porcentaje de cobertura boscosa en diferentes etapas sucesionales y de especies arbóreas utilizadas por el mono tití.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio se realizó del 01 de setiembre del 2005 hasta el 17 de mayo de 2006, en remanentes de bosque ubicados en la franja costera este de la península de Osa (Figura 1), iniciando en la boca del río Rincón hasta la boca del río Carate, colindando con la Reserva Forestal Golfo Dulce y el Refugio Nacional Mixto Pejeperrito, en la península de Osa, cantón de Golfito, provincia de Puntarenas, sobre el Pacífico Sur de Costa Rica.

Se evaluó el hábitat utilizado por los monos tití para lo cual se escogieron lugares con cobertura boscosa. Estos sitios se definieron como aquellos bosques utilizados por los monos tití para realizar actividades como forrajeo, desplazamiento o descanso. Algunas de estas áreas fueron bosques secundarios contiguos a bosques primarios, pero utilizados por los monos tití principalmente en el área evaluada (bosque secundario); otros fueron parches o fragmentos de bosque aislados por coberturas como pastos o cultivos de agricultura y/u otras actividades humanas.

El número de sitios a evaluar se escogió según la probabilidad de hallar al menos una tropa de mono tití. Para este fin se realizaron previamente entrevistas informales con informantes claves (Ander-Egg 1987), quienes mencionaron localidades donde observaron monos tití con frecuencia. Finalmente, del total de lugares visitados y mencionados en las entrevistas informales, se

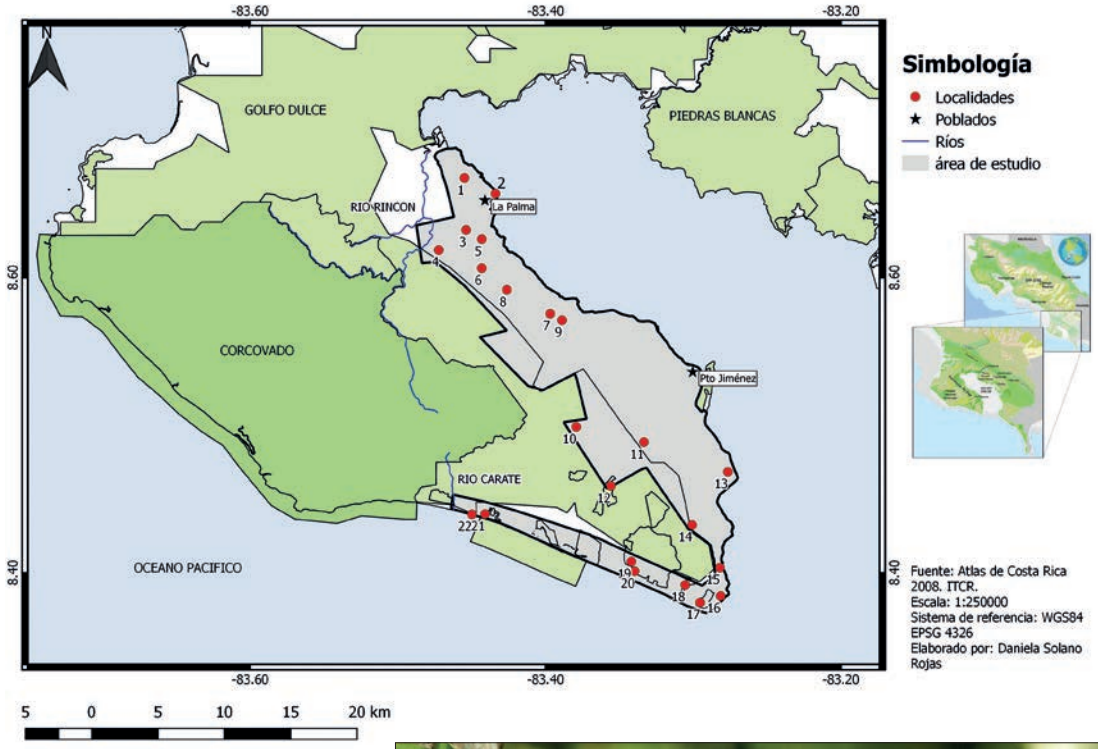

Figura 1. Arriba: Área de Estudio. De la boca del río Rincón a río Carate. Se aprecia el Parque Nacional Corcovado y el Parque Nacional Piedras Blancas, así como la Reserva Forestal Golfo Dulce. Abajo: Hembra adulta de Saimiri oerstedii oerstedii con su cría de semanas en la localidad de Piro, península de Osa, Costa Rica

escogieron 22 localidades cuando en la primera visita a ese bosque se detectó a una tropa de monos tití.

Posteriormente, se establecieron parcelas al azar para caracterizar la vegetación (composición florística y estructura horizontal). En cada localidad se muestrearon entre 2 y 11 parcelas de 20 x 50 m (0,1 ha). El número de parcelas realizadas dentro de cada sitio dependió del largo de la trayectoria recorrida por los monos tití y el área boscosa. En áreas donde el bosque cubría menos de 50 ha y la ruta o trayectoria era menor a 1 km, se realizaron como mínimo 2 parcelas de muestreo dejando al menos entre 50 y 100 m entre cada parcela. La línea central de la parcela se colocó siguiendo la trayectoria de la tropa de monos tití, la misma fue determinada en la primera visita al lugar de muestreo. De esta manera se trató de evaluar la mayor cantidad de área de vegetación utilizada por los monos tití en sus actividades diarias.

Dentro de cada parcela se evaluó la estructura horizontal de la vegetación (Clases Diamétricas, Diversidad de las Clases Diamétricas, Clases de Altura, Diversidad de las Clases de Altura [FDH], área basal [G]) y la composición florística. Para este fin se contabilizaron solo el número de árboles mayores a 5 cm de Diámetro a la Altu-

ra del Pecho (DAP), debido a que estos son los árboles potencialmente usados por los monos titís.

El DAP fue medido con una cinta diamétrica (± 0,50 cm.) y la altura fue estimada visualmente en metros (± 1 m). Los árboles y arbustos se identificaron hasta especie con las guías disponibles para Costa Rica y la península de Osa (Quesada *et al.* 1997; Zamora & Pennington 2001). Aquellos árboles que no pudieron ser identificados *in situ*, se recolectaron y se herborizaron, algunos especímenes fueron identificados en el Herbario del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO) o con la colaboración del botánico Reinaldo Aguilar. Los árboles que por su altura u otro factor no pudieron ser recolectados o que siendo recolectados no fue posible identificar, se catalogaron como no identificados. Para cada localidad, se determinó el número de árboles y se calculó la riqueza de especies (S) en 0,2 ha, la diversidad de la altura del follaje (FHD), el área basal por hectárea (G), la diversidad de DAP (DH), así como la diversidad alfa (H) de árboles.

Además, durante los seguimientos en cada zona estudiada se tomaron datos *ad libitum* para crear una lista parcial de especies vegetales consumidas por los monos tití y por lo tanto importantes para ellos. Se anotó la especie vegetal así como la parte consumida. También se anotó el usó de especies vegetales para otras actividades como dormideros u otros.

Para determinar el tamaño de cada una de las tropas de monos tití se contó a la totalidad de los miembros de la tropa por avistamientos directos (Rudran *et al.* 1996), aprovechando los momentos en que los individuos se trasladan de un árbol a otro y en la primera visita al sitio así como cuando se realizaron los muestreos de las parcelas establecidas en el sitio.

### Análisis de datos

En cada localidad la diversidad florística (H) se calculó por parcela usando el Índice de Shannon-Wiener, el cual a su vez se promedió entre las diferentes parcelas de cada área. Esta estandarización permitió comparar los sitios muestreados, los cuales poseen diferente números de parcelas debido a su mayor o menor tamaño. Se utilizó el programa *Species Diversity and Richness* 3.02 (Henderson & Seaby 2002) para el cálculo de la diversidad. El número de individuos y especies de árboles por sitio se estandarizó a 0,2 ha para poder realizar comparaciones y por ser esta el área mínima evaluada en cada bosque estudiado. Para la estimación de la Diversidad de la Altura del Follaje (FDH) y de la Diversidad de Clases Diamétricas (DH) por localidad se utilizó el Índice de Shannon-Wiener con el programa *Species Diversity and Richness* 3.02 (Henderson & Seaby 2002). Además, las alturas estimadas de cada árbol se agruparon en 7 clases de la siguiente manera: Clases: 1= 0 a 5 m; 2=5,1 a 10 m; 3=10,1 a 15; 4= 15,1 a 20; 5=20,1 a 25 m; 6=25,1 a 30 m; 7= >30 m y los DAP de cada individuo se agruparon en 6 clases de la siguiente manera: Clases: 1: 5-14,9; 2: 15- 24,9; 3: 25- 34,9; 4: 35-44,9; 5: 45-54,9; 6: > 55, esto para cada sitio estudiado.

## RESULTADOS

Se estableció un total de 63 parcelas distribuidas en los 22 bosques a lo largo de la franja costera comprendida entre los ríos Rincón y Carate. Dentro de ellas, se identificaron un total de 354 especies de árboles y 69 (19 %) árboles fueron clasificados como no identificados. Los bosques ubicados cerca del poblado de La Palma fueron los más diversos dentro del total de 22 sitios (Tabla 1). «Cabinas Tití» obtuvo el mayor número de especies (S=69 en 0,2 hectareas) y la diversidad florística (H) más alta H=3,46 (Tabla 1). Se midieron un total de 4416 árboles y sus fustes en las 22 localidades estudiadas. Se encontró que la estructura de la vegetación de los sitios fue muy similar, no así la composición de especies. Todos los bosques evaluados poseen una estructura de «jota» invertida, estructura discetánea, donde la mayoría de los individuos medidos dentro de la parcela se encuentran distribuidos en las primeras clases diamétricas (91,64 % ± 4,08 DE), o sea, tuvieron un DAP menor a 35 cm. Lo mismo ocurre con la altura de los árboles. Para el total de sitios muestreados, el mayor porcentaje de individuos se encontró entre los 5 a 10 metros de altura (43,14 % ± 9,96 DE).

Se encontró un promedio de 144 árboles (DE=34) por 0,2 ha para todos los bosques estudiados (n=22). La localidad con mayor número de individuos fue «Bosque del Cabo» (234), de los cuales la mayoría de árboles fueron botarrama (*Vochysia guatemalensis,* 33).

Tabla 1. Variables de hábitat y tamaño de tropa de monos tití (*S. o. oerstedii*) para las 22 localidades evaluadas. S: Riqueza de especies vegetales en 0,2 hectares. DH: Diversidad de Clases Diamétricas. FDH: Diversidad de Clases de Altura. H: Diversidad Florística. N: número de individuos por tropa.

| Sitio | Variables | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | S | DH (6) Índice H' | FHD(7) Índice H' | H ÍndiceH' | Tropa (N) |
| Puerto Escondido | 30 | 0,9884 | 1,295 | 2,81 | 22 |
| Playa Colibrí | 35 | 1,248 | 1,309 | 2,84 | 9 |
| Osa Palmas | 47 | 1,351 | 1,568 | 3,14 | 21 |
| Danta Lodge | 54 | 1,283 | 1,664 | 3,32 | 20 |
| Fela | **63** | 1,169 | 1,383 | 3,32 | 23 |
| Köbö | 57 | 1,062 | 1,544 | 3,25 | 16 |
| Monterrey | 54 | 0,965 | 1,454 | 3,31 | 16 |
| Cabinas Tití | **69** | 1,078 | 1,343 | 3,46 | **28** |
| Agujas | 46 | 1,297 | 1,562 | 3,04 | 16 |
| Río Tigre | 35 | 0,982 | 1,325 | 2,63 | 20 |
| El Bambú | 36 | 0,955 | 1,462 | 2,72 | 18 |
| Río Nuevo | 32 | 0,678 | 1,154 | 2,3 | 25 |
| Quebrada Tigre | 24 | 0,971 | 1,39 | 1,88 | 17 |
| Ojo de Agua | 59 | 1,301 | 1,496 | 3,29 | 20 |
| Lapa Ríos | 32 | 1,035 | 1,175 | 2,24 | 20 |
| Osa Vida | 33 | 1,253 | 1,416 | 2,63 | 18 |
| Bosque Cabo | 36 | 1,06 | 1,574 | 2,61 | 19 |
| Pitosa | 27 | 0,568 | 1,2 | 2,52 | 11 |
| Piro | 32 | 0,951 | 1,341 | 2,68 | 15 |
| Piro FOO | 29 | 1,306 | 1,523 | 2,44 | 20 |
| Laguna | 20 | 1,045 | 1,639 | 2,29 | **28** |
| Jungle Camp | 21 | 0,952 | 1,325 | 2,63 | **28** |

Tabla 2. Porcentaje de ocurrencia por localidad de las especies de árboles más abundantes encontradas en el Area de estudio, en la Península de Osa.

| Especie Vegetal | Localidad (Porcentaje) |
|---|---|
| *Alchornea costarricensis* | Laguna (48,5) |
| *Apeiba tibourbou* | Bosque Cabo (24,8) |
| *Castilla tunu* | Bosque Cabo (26,8) |
| *Cecropia obtusifolia* | Laguna (27,2) |
| *Cordia alliodora* | Quebrada Tigre (65,5) |
| *Faramea occidentale* | Jungle Camp (61,9) |
| *Guazuma ulmifolia* | Lapa Ríos (54,2) |
| *Inga punctata* | Jungle Camp (60,5) |
| *Inga thibaudiana* | Piro Piro (32,8) |
| *Lonchocarpus* sp. | Quebrada Tigre (49,4) |
| *Luehea seemani* | Piro FOO (31,1) |
| *Miconia argentea* | Jungle Camp (31,8) |
| *Piper* sp. | Bosque Cabo (44,4) |
| *Psidium guajava* | Pitosa (55,6) |
| *Spondias mombim* | Piro Foo (25,6) |
| *Trichlospermum galeotti* | Jungle Camp (43,6) |
| *Virola sebifera* | Bosque Cabo (37,2) |

Por otro lado, el sitio con mayor Área Basal (G) fue el sitio «El Bambú», cerca del poblado Puerto Jiménez (G=46,8).

Las especies arbóreas más abundantes en toda el área evaluada fueron: «Peine'e Mico» (*Apeiba tibourbou,* N=161), *Croton shiedeanus* (N=100), el «Guácimo» (*Guazuma ulmifolia,* N=107), la «Guaba de mono» o «Guabilla» (*Inga thibaudiana,* N=137), el «Guácimo Colorado» (*Luehea seemani,* N=148) y el «Jobo» (*Spondias mombin,* N= 129). Sin embargo, algunas de estas especies fueron más abundantes en unos sitios que otros (Tabla 2). En algunas localidades, árboles frutales utilizados normalmente en cultivos como la guayaba (*Psidium guajava)* fueron también abundantes (Tabla 1) y utilizados por los monos tití como alimento cuando sus frutos estuvieron disponibles (Tabla 3). Se encontró 25 especies vegetales utilizadas por los monos tití (*S. o. oerstedii*), ya sea para el consumo de alguna de sus partes vegetales o como dormidero (Tabla 3). La mayoría de estas especies consumidas coinciden con las especies más abundantes dentro del área evaluada (Tabla 2 y 3).

Los bosques ubicados cerca del poblado de La Palma, al norte del área de estudio, son similares en su composición florística, con la excepción de Playa Colibrí. En «Playa Colibrí» existen 9 especies de árboles (20 %) que no se encontraron en otros sitios, pero son característicos de lugares modificados por el ser humano, por ejemplo, el marañón (*Anacardium occidentale),* el achiote (*Bixa orellana)* y el mamón chino (*Nephelium lappaceum*), los frutos de este último son consumidos por los monos tití (Tabla 3). Además, allí se encontró el menor número de árboles por 0,2 ha (83) y un número menor de árboles de la clase diamétrica de 15 a 24,9 cm comparado con los demás bosques.

Otros sectores de la península de Osa también poseen un alto valor de conservación. En la zona de Cabo Matapalo, al este de la península, se encontró una especie que a la fecha del estudio no había sido reportada con anterioridad, el árbol *Barnebydenron reidelly* (anteriormente *Phyllocarpus reidelly*). Esta especie se localizó en «Osa Vida», sitio con los mayores porcentajes de especies de bosque que no se encontraron en ninguna otra localidad (18 %).

Durante el estudio también se documentó el uso de palmas como dormideros (Tabla 3), muchos de los cuales aún en la actualidad están en uso (obs. pers.). Algunas tropas intercalaban los árboles a utilizar para dormir durante las diferentes épocas del año, lo cual también realizan en la actualidad (obs. pers.).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La cuenca del río Rincón, cerca del poblado de La Palma, al norte del área de estudio posee un alto grado de endemismo y diversidad de especies de árboles en la península de Osa (Quesada *et al.* 1997; Maldonado 1997; Aguilar com. Pers.). Por esta razón, los bosques estudiados en esta área poseen una mayor riqueza florística. En contraste, esta zona es también la más vulnerable a la fragmentación por su cercanía a actividades antropogénicas como la agricultura, ganadería e infraestructura, y el cambio del uso del suelo que estas actividades implican (Rosero-Bixby *et al.* 2002; Barrantes & Lobo 2005).

La presencia de relictos de bosque primario y bosques riparios que han permanecido a pesar de la deforestación de la década de los 40, y que se encuentran en los bosques muestreados utilizados por los monos tití, puede ser fuente de especies arbóreas menos comunes en bosques en regeneración y aumentar la diversidad encontrada en algunos bosques, como es el caso de «Cabinas Tití», en el cual se encontró la mayor riqueza de árboles. Además, este sitio conlinda con bosques primarios de gran extensión ubicados dentro de la Reserva Forestal Golfo Dulce. Esto permite la presencia de primates entre ellos el mono tití, y otros mamíferos como murciélagos, considerados jardineros del bosque y que cumplen una función ecológica muy importante como dispersores de semillas. Esto finalmente influye en la distribución y composición de árboles (Marsh 2003) y por lo tanto propicia la riqueza de los sitios estudiados.

Tabla 3. Lista parcial de especies de árboles utilizadas por los monos tití (*S. o. oerstedii*) como recurso alimenticio o dormideros, en la Península de Osa

| Familia | Especie | Parte consumida | Estado silvestre (obs. pers.) |
|---|---|---|---|
| Araceae | *Syngonium* sp. | Infrutescencia | Abundante |
| Arecaceae | *Astrocaryum standleyanum* | Dormidero | Escaso |
| Arecaceae | *Attalea rostrata* | Dormidero | Escaso |
| Arecaceae | *Elaeis guineensis* | Dormidero | Cultivo exótico |
| Caesalpinaceae | *Dialium guianense* | Fruto | Poco común |
| Cecropiaceae | *Cecropia obstusifolia* | Infrutescencia | Abundante |
| Flacourtiaceae | *Casearia* sp. | Fruto | Poco común |
| Melastomataceae | *Clidemia capitelata* | Fruto | Abundante |
| Melastomataceae | *Conostegia subcrustulata* | Fruto | Abundante |
| Melastomataceae | *Miconia argentea* | Fruto | Abundante |
| Melastomataceae | *Miconia schlimii* | Fruto | Abundante |
| Mimosaceae | *Inga oerstediana* | Fruto | Abundante |
| Mimosaceae | *Inga punctata* | Fruto | Abundante |
| Mimosaceae | *Inga thibaudiana* | Fruto | Abundante |
| Mimosaceae | *Inga vera* | Fruto | Abundante |
| Moraceae | *Castilla tunu* | Fruto | Abundante |
| Moraceae | *Ficus obtusifolia* | Fruto | Abundante |
| Moraceae | *Ficus* sp. | Fruto | Común |
| Musaceae | *Musa paradisiaca* | Fruto | Cultivo |
| Myrtaceae | *Psidium guajava* | Fruto | Cultivo |
| Passifloracea | *Passiflora vitifolia* | Néctar | Abundante |
| Piperaceae | *Piper* sp. | Infrutescencia | Abundante |
| Rubiaceae | *Faramea occidentalis* | Fruto | Abundante |
| Rubiaceae | *Palicourea guianensis* | Fruto | Abundante |
| Sapindaceae | *Nephelium lappaceum* | Fruto | Cultivo exótico |
| Verbenaceae | *Vitex cooperi* | Fruto | Escaso, en peligro |

La estructura horizontal de los 22 bosques evaluados, descrita mediante la distribución del número de árboles por clase diamétrica, es una estructura discetánea, donde los individuos arbóreos del bosque se encuentran distribuidos en las primeras clases diamétrica, que se representa en la distribución de jota (J) invertida (Louman *et al.* 2002). Esto coincide con la estructura que poseen los bosques secundarios por definición e implica que las 22 localidades estudiadas han sido modificadas por el ser humano y se encuentran en proceso de regeneración, tipo de bosque preferido por los monos tití (Boinski 1987; Wong 1990 a,b; Arauz 1993), lo que a su vez puede explicar la presencia de los mismos en estos sitios.

«Playa Colibrí» fue el lugar más modificado o alterado, con mayor influencia humana. Lo evidencia la presencia de especies únicas características de zonas usadas por el ser humano como el achiote (*B. orellana),* la palma africana (*E. guineensis)* y el marañón (*A. occidentale),* entre otros. Además, el bajo número de individuos en la clase diamétrica de 15 a 24,9 cm, indica que se ha dado una explotación forestal mayor que en todos los demás sitios. En esta área se detectó la tropa de monos tití más pequeña (Solano 2007), producto de la baja calidad de este hábitat (Baldwin & Baldwin 1981; Wong 1990b; Rodríguez 1999). Por otro lado, «Playa Colibri» se conectaba por medio de 186 ha de una plantación abandonada de melina (*Gmelina arborea)* con «Puerto Escondido» y esto permitió la conexión con la tropa de monos tití de ese sitio. La tropa de monos detectada en «Puerto Escondido» fue observada en «Playa Colibri» en algunas ocasiones. Además, la plantación de melina fue utilizada por ambas tropas de monos tití para desplazarse de un sitio a otro, así como para ocasionalmente alimentarse de los insectos existentes entre las hojas de melina y los frutos de los árboles que forman pequeños remanentes de bosque ripario en medio de la plantación. Asimismo, las 186 ha que constituyen la plantación de melina proveen conectividad con otros bosques. Estas características podrían contribuir con la sobrevivencia de la tropa de monos tití de «Playa Colibrí», a pesar de la baja calidad del hábitat y por lo tanto, esta conexión es crítica. Otros autores (Sierra *et al.* 2003) han documentado también monos tití usando plantaciones forestales como conexión entre fragmentos de bosque, sin embargo, su importancia dentro del paisaje se ve amenazada por la susceptibilidad a los efectos antropogénicos y debido a que la conservación de este hábitat depende del uso que el propietario le quiera dar, por ser establecida desde su inicio para el aprovechamiento maderable.

Los bosques jóvenes en regeneración, como los evaluados en este estudio, se caracterizaron por un gran número de árboles medianos en altura y área basal. Este tipo de bosque es preferido por los monos tití en comparación con el bosque primario (Wong 1990 a,b). Según varios autores (Cowlishaw 1997; Ostro *et al.* 2000; Li 2004; Wong *et al.* 2006), la abundancia de alimento es uno de los principales factores que influencia la preferencia de primates por un determinado hábitat. También, los bosques en regeneración, tienen una mayor abundancia de artrópodos dado que existe mayor proporción de biomasa foliar comparados con bosques primarios (Janzen & Schoener 1968; Wong 1990 a,b) y a que la diversidad en la altura del follaje (F.H.D; capas de herbáceas, troncos leñosos, sotobosque, entre otros) (MacArthur & MacArthur 1961 en MacArthur, 1972) que caracteriza a los bosques secundarios, ofrece mayor cantidad de sustrato para insectos y frutos, parte de la alimentación de los monos tití, lo que puede explicar la ocurrencia de los mismos en este tipo de hábitat.

El bosque primario es utilizado por los monos tití como conexión entre parches de bosques en regeneración, o estacionalmente, cuando la disponibilidad de alimento como artrópodos, frutos y flores es muy baja en los bosques secundarios (Boinski 1986) y los monos aprovechan frutos de especies que se desarrollan en el bosque primario (Wong 1990a). Diferencias en el uso de un hábitat dependiendo de la estacionalidad de la disponibilidad de alimento se ha encontrado en estudios anteriores con otros primates neotropicales también (Ostro *et al.* 1999). Esto evidencia la importancia de estudiar también los bosques primarios como hábitat potencial para lo monos tití, a pesar que su uso podría ser solo estacional.

El número de especies comestibles en cada sitio podría ser una variable importante que influye en su uso por parte de las tropas de monos tití. En varios estudios se mencionan como frutos favoritos los encontrados en los árboles de guarumo (*Cecropia* spp.), guabas (*Inga* spp.), lauráceas, rubiáceas, piperáceas, moráceas, anonáceas y anacardiáceas (Boinski 1987; Wong 1990 a,b; Wainwright 2007). Especies arbóreas de estas familias fueron las más abundantes en el área evaluada, sin embargo, la presencia de las tropas de mono tití en los bosque no puede explicarse solo por la presencia de estas especies comestibles (Wong *et al.* 2006). Es necesario considerar, además, todo el espectro de la dieta de los monos tití (insectos) y variables biofísicas como la distancia a otros bosques y la conexión entre los mismos, variables que aumentan la probabilidad de encontrar tropas de monos tití en un lugar determinado (Sáenz & Sáenz 2007), y que no fueron medidas directamente y cuantitativamente en este estudio. Solano (2007) también encontró que la densidad de bordes, es decir, la mayor diversidad de diferentes tipos de coberturas árboreas rodeando los sitios que utilizan los monos tití así como el porcentaje de bosques en diferentes estapas de sucesión son determinantes en el tamaño de las tropas. En este sentido, es

necesario realizar investigaciones dirigidas a encontrar estas variables claves para así poder propiciar tropas con total de individuos más saludables.

Todos los bosques evaluados pueden ser clasificados por su estructura como bosques secundarios, sin embargo, son diferentes en su riqueza y composición florística, esto denota la importancia de conservar los bosques localizados en la franja costera de la península de Osa, fuera de las áreas protegidas. Chapman (2003) menciona la abundancia de plantas de bosque secundario y el aumento de insectos en los fragmentos de bosque como una variable que podría permitir la supervivencia de primates en hábitat fragmentado, en este caso, también, en toda el área de estudio la abundancia de especies arbóreas fuente de alimento para los monos tití fue importante.

Otras investigaciones con primates apoyan de igual manera estos resultados, por ejemplo, Ostro *et al.* (2000) encontraron que zonas con árboles más grandes y mayor cobertura relativa de las principales especies consumidas son utilizadas 5 veces más por monos congos (*Allouata pigra),* incluso cuando estos bosques tienen una diversidad y riqueza total menor en comparación con otros sitios con presencia de estos primates. Oates (1977) también encontró que la composición entre bosques donde habita *Colobus guereza* era diferente, pero especies de bosque secundario y especies de borde eran comunes, lo que permitía a estos primates explotar incluso hábitat de bosque primario. Wong *et al.* (2006) también encontraron que *C. vellerosus* es capaz de ajustarse a ciertas especies arbóreas en su dieta para acomodarse a las diferencias en composición de especies de flora en los diferentes fragmentos de bosque que utiliza.

En el bosque denominado «Laguna», donde se encontró la tropa con mayor número de monos tití y se determinó la menor riqueza de especies arbóreas, se obtuvo un alto porcentaje de especies consumidas por los monos tití como la guabilla (*Inga vera)* y el sotobosque fue dominado por un arbusto (*Alchornea costarricensis)* descrito como hospedero de larvas de mariposas (DeVries 1987). Las larvas de mariposas son ricas en proteínas y son utilizadas como alimento por estos primates (Boinski 1986; Wong 1990b). Se debe tener en cuenta que este estudio no consideró especies de insectos consumidas, ítem importante en la dieta de los monos tití en todos los bosques (obs. pers.) y que podría estar influenciando también el tamaño de tropas, y los resultados de este estudio. Además, los monos tití tanto de centro como de suramérica presentan una flexibilidad ecológica y de comportamiento que permite explotar diferentes recursos dependiendo del sitio y la época del año (Lima & Ferrari 2003) por lo que estudios a largo plazo sobre la dieta de las distintas tropas son necesarios para obtener resultados más concluyentes.

Por otro lado, Boinski *et al.* (2003) sugieren que el riesgo de depredación al cual están expuestas las tropas de mono tití influye en el número de individuos que las conforman y que la estructura de la vegetación de un determinado tipo de hábitat a su vez influye sobre el riesgo de depredación. Todos los bosque evaluados fueron utilizados en el estrato medio y bajo y sus árboles poseyeron alturas bajas entre los 5 y 15 m. El uso de estos estratos, podría estar relacionado con la protección contra aves rapaces y otros depredadores naturales existentes en la zona. Al existir mayor cantidad de obstáculos para el vuelo de las aves y el paso de depredadores. También, en los estratos medios y bajos de los bosques secundarios existe gran cantidad de árboles medianos, y existe mayor disponibilidad de alimento (insectos, murciélagos, lagartijas, entre otros) (MacArthur & MacArthur 1961 en MacArthur 1972).

Árboles más altos (mayores a 15 m) fueron usados ocasionalmente, cuando las tropas se desplazaban de un sitio de forrajeo hacia otro, o debido a la presencia de una amenaza terrestre (obs. pers.). La influencia de potenciales amenazas naturales hacia los monos tití sobre el tamaño de la tropa se debe considerar en próximos estudios también así como las amenazas antropogénicas descritas en Solano (2007).

Cabe resaltar la importancia de la identificación en este estudio de algunas especies vegetales de gran importancia para los monos tití, las cuales además poseen amenazas y sus poblaciones son escasas. Por ejemplo, el pejibaye de montaña (la palma *Astrocaryum standleyanum*) que es utilizada de dormidero, posiblemente por la protección que brindan sus espinas en el tronco y en las hojas contra depredadores potenciales como boas (*Boa constrictor*) o felinos. También, el uso de los frutos del Cuajada (*Vitex cooperi*), árbol con poblaciones reducidas debido a su uso maderable principlamente para postes de cercados de fincas al igual que el árbol conocido como" Tamarindón (*Dialium guianense*), naturalmente poco común en la zona y en todo el país.

Como conclusión, es importante conservar los bosques secundarios fuera de áreas protegidas, ya que

son hábitat fundamental utilizado por los monos tití, además, resguardan una composición florística diferente entre sí en las distintas localidades. Entre las especies identificadas se encontró el 50 % de los árboles descritos para la península de Osa. En algunos sitios incluso, existen especies vegetales en peligro de extinción o vedadas de manera comercial debido a lo escaso de sus poblaciones.

Es importante el trabajo con los habitantes locales, ya que algunas tropas de mono tití dependen no solo de la cobertura boscosa sino de tierras con diferentes usos, que permiten la conectividad de un bosque con otro y a su vez el potencial intercambio genético entre diferentes tropas, como lo son plantaciones forestales y cultivos arbolados como palma africana.

La conservación a largo plazo de los monos tití depende de la conservación de los bosques secundarios en tierras privadas, lo que implica que la conservación de los monos tití depende cada vez más de los impactos antropogénicos y por lo tanto, depende de las actividades humanas y la manera en que estas son realizadas.

Como futuras líneas de investigación se sugiere realizar un censo de las tropas de monos tití en la zona para determinar el tamaño de la población y el número de tropas totales. Algunas tropas han aumentado considerablemente de tamaño (obs. pers.), llegando a triplicar el tamaño observado en los últimos estudios reportados para la península de Osa (Solano 2007). También es importante implementar un plan para conectar las diferentes tropas entre sí por medio de coberturas arboladas que prioritariamente incluyan árboles mencionados en este estudio como importantes para los monos tití. La conectividad de los bosques usados por las tropas de estos primates son esenciales para garantizar la diversidad genética de las mismas y aumentar las posibilidades de su conservación a largo plazo, debido principalmente a la necesidad de las hembras de migrar a nuevas tropas al llegar a su etapa de fertilidad. Finalmente, con este fin, es importante trabajar con las comunidades locales ya que en sus manos está la conservación de este emblemático primate no humano.

## AGRADECIMIENTOS

A Bert Kestettler de Evergreen Foundation por el financiamiento del trabajo de campo, a través de la beca «Evergreen Fellow» bajo la supervisión de Osa Conservation. Gracias a IDEA WILD y al Ministerio de Ciencia y Tecnología (MICIT) de Costa Rica por el apoyo financiero para efectuar parte del trabajo en el campo y equipo. A la Dra. Grace Wong y el M.Sc. Joel Sáenz del Instituto de Conservación y Manejo de Vida Silvestre de la Universidad Nacional por el apoyo para realizar esta investigación. Finalmente, agradezco al botánico Reinaldo Aguilar por el apoyo en la identificación de especies vegetales y a Manuel Sánchez por el uso de la fotografía de los monos tití.

## BIBLIOGRAFÍA

Aguilar R (2017) Comunicación Personal.

Altritcher M, Fernández M, Gómez L, González J, Hernández C, Herrera H, Jiménez B, Jiménez I, López H, Milán J, Mora G, Paniagua A, Sierra C & E Tabilo (1996) Evaluación de la fragmentación del hábitat y estatus del mono tití (*Saimiri oerstedii citrinellus*) en el Pacifico Central, Costa Rica. Programa Regional de Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. Informe Técnico sin publicar. 56 pp.

Ander-Egg E (1987) Técnicas de investigación social. Editorial El Ateneo. México. Pp. 227- 235. 21. ª ed. 500 pp.

Arauz J (1993) Estado de conservación del mono tití (*Saimiri oerstedii citrinellus)* en su área de distribución original. Tesis de Grado, Maestría en Vida Silvestre. Programa Regional de Manejo de Vida Silvestre. Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 92 pp.

Baldwin J & J Baldwin (1981) The squirrel monkey, genus *Saimiri*. En: Coimbra-Filho A & R Mittermeier (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Vol. 1.* Academia Brasileira de Ciencias. 496 pp.

Barrantes G & J Lobo (2005) Conservación y deforestación. En: Lobo J & F Bolaños (eds.) *Historia Natural de Golfito*. Costa Rica. Editorial INBio, Heredia, Costa Rica. Pp. 241-253.

Boinski S (1986) *The Ecology of Squirrel Monkey in Costa Rica*. Dissertation. Presented to the Faculty of the Graduate School of The University of Texas at Austin. USA. 218 pp.

Boinski S (1987) Status of the squirrel monkey (Saimiri *oerstedii citrinellus)* in Costa Rica. *Primate Conservation* 8:67-72.

Boinski S, Kauffman L, Westoll A Stickler C, Cropp S & E Ehmke (2003) Are vigilance, risk from avian predators and group size consequences of habitat structure? A comparison of three species of Squirrel monkey (*Saimiri oerstedii, S. boliviensis, and S. sciureus). Behaviour* 140:1421-1467.

Chapman C, Lawes M, Naughton-Treves L & T Gillespie (2003) Primate survival in community-owned forest fragments: Are metapopulation models useful amidst intensive use? En: Marsh L (ed). *Primates in Fragments. Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. USA. Pp. 63-78.

Cowlishaw G (1997) Trade-offs between foraging and predation risk determine habitat use in a desert baboon population. *Animal Behaviour* 53:667–68

Daily G, Ceballos G, Pacheco J, Suzán G & A Sánchez-Azofeifa (2003) Countryside Biogeography of Neotropical Mammals: Conservation Opportunities in Agricultural Landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology* 17(6):1814-1826.

DeVries PJ (1987) *The butterflies of Costa Rica and their Natural History*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.1765 pp.

Henderson, PA & RMH, Seaby (2002) Species Diversity and Richness V3·0. Pisces Conservation Ltd, Lymington, Hants.

Janzen DH & TW Schoener (1968) Differences in Insect Abundance and Diversity Between Wetter and Drier Sites During a Tropical Dry Season. *Ecology* 49(1):96-110.

Joyce AT (2006) *Land Use Change in Costa Rica: 1996 -2006, as Influenced by Social, Economic, Political, and Environmental Factors*. Litografia e Imprenta LIL, S.A. 272 pp.

Kapelle M, Castro M, Acevedo H, González L & H Monge (2002) *Ecosistemas del Área de Conservación Osa (ACOSA*). Editorial INBIO. 566 pp.

Li Y (2004) The effect of forest clear-cutting on habitat use in Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana)* in Shennongjia Nature Reserve, China. *Primates* 45:69-72.

Lima E & S Ferrari (2003) Diet of a Free-Ranging Group of Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*) in Eastern Brazilian Amazonia. *Folia Primatologica* 74:150-158.

Louman B, Mejía A & L Nuñez (2002) Inventarios Especiales. En: Orozco L & C Brumér (eds.) *Inventarios forestales para bosques latifoliados en América Central*. CATIE. Costa Rica. Pp. 173-179.

MacArthur R (1972) *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press. New Jersey, USA. 269 pp.

Maldonado T (1997) *Uso de la tierra y fragmentación de bosques. Algunas áreas críticas en el Área de Conservación Osa, Costa Rica*. Centro de Estudios Ambientales y Políticas. Fundación Neotrópica. San José, Costa Rica. 71 pp.

Marsh LK (2003) The Nature of Fragmentation. En: Marsh LK (ed.) *Primates in Fragments Ecology and Conservation*. Kluwer/Plenum Press. New York, USA. Pp. 1-10.

Morera R (2007) Análisis de la situación del mono tití en el área de amortiguamiento del Parque Internacional La Amistad. II Simposio de Primates en Costa Rica: Estrategia Nacional para su Conservación. Libro de resúmenes. Pp. 16.

Oates JF (1977) The social life of a black-and-white colobus monkey, *Colobus guereza*. *Zeitschrift fur Tierpsychol* 45:1-60.

Ostro LET, Silver SC, Koontz FW, Young TP & RH Horwich (1999) Ranging behavior of translocated and established groups of black howler monkeys *Alouatta pigra* in Belize, Central America. *Biological Conservation* 87:181-190.

Ostro LET, Silver SC, Koontz FW & TP Young (2000) Habitat selection by translocated black howler monkeys in Belize. *Animal Conservation* (2000) 3:175-181.

Quesada FJ, Jiménez Q, Zamora N, Aguilar R & J González (1997) *Árboles de la península de Osa*. INBio-SIDA. Santo Domingo de Heredia. Costa Rica. 412 pp.

Reid FA (2009) A Field Guide to the Mammals of Central America & Southeast Mexico . 2nd ed. Oxford University Press, New York. 346 pp.

Rodríguez A (1999) Estatus de la población y hábitat del mono tití, *Saimiri oerstedii,* en Panamá. Tesis de Grado, Maestría en Vida Silvestre. Programa Regional de Manejo de Vida Silvestre. Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 104 pp.

Rodríguez-Toledo EM, Mandujano S & F García-Orduña (2003) Relationships between characteristics of forest fragments and howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in southern Veracruz, México. En: Marsh LK (ed.) *Primates in Fragments, Ecology and Conservation*. Kluwer Academic / Plenum Publishers. New York, USA. Pp. 79-97.

Rosero-Bixb L, Maldonado-Ulloa T & y R Bonilla-Carrión (2002) Bosque y población en la península de Osa, Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 50 (2):585-598.

Sierra C, Jiménez I, Altrichter M, Fernández M, Gómez G, González J, Hernández C, Herrera H, Jiménez B, López-Arévalo H, Millan J, Mora G & E Tabilo (2003) New Data on the Distribution and Abundance of *Saimiri oerstedii citrinellus*. *Primate Conservation* 19:5-9.

Solano D (2007) Evaluación del hábitat, paisaje y la población del mono tití (Cebidae, Plathyrrini: *Saimiri oerstedii oerstedii*) en la península de Osa. Costa Rica. Tesis de Maestría. Instituto Internacional de Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional. Costa Rica. 87 pp.

Wainwright M (2007) *The Mammals of Costa Rica. A Natural History and Field Guide*. Cornell Unversity Press. New York, USA. Pp 142-173.

Wong G (1990a) Ecología del mono tití (*Saimiri oerstedii citrinellus)* en el Parque Nacional Manuel Antonio, Costa Rica. Tesis de Licenciatura Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 55 pp.

Wong G (1990b) Uso de hábitat, estimación de la composición y densidad poblacional del mono tití (*Saimiri oerstedii citrinellus)* en la zona de Manuel Antonio, Quepos, Costa Rica. Tesis para optar por el grado de Maestría. Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre. Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional, Heredia Costa Rica.

Wong S, Saj T & P Sicotte (2006) Comparison of habitat quality and diet of *Colobus vellerosus* in forest fragments in Ghana. *Primates* 47:365-373.

Zamora N & TD Pennington (2001) Guabas y cuajiniquiles de Costa Rica (*Inga* spp.*)*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Heredia, Costa Rica. 200 pp.

# Uso de primates no humanos para la evaluación de vacunas terapéuticas contra el cáncer: una experiencia cubana

Yanelys Morera[1]*, Mónica Bequet[1], Pedro Puente Pérez[2], Jorge Castro[2], Javier Sánchez[1], José Suárez Alba[2], Julio Ancízar[2], Humberto Lamdan[1], Karelia Cosme[2], Lincidio Peréz[1], Jorge V Gavilondo[1] y Marta Ayala[1]

[1]*Dirección de Investigaciones Biomédicas, Laboratorio de inmunoterapia del Cáncer, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología, Apartado de Correos 6162, Playa Cubanacán, Habana 10600, Cuba.*

[2]*Dirección de Bioterio, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología, Apartado de Correos 6162, Playa Cubanacán, Habana 10600, Cuba.*

*yanelys.morera@cigb.edu.cu

**Resumen**

El CIGB-247 es una vacuna compuesta por una variante mutada del factor de crecimiento del endotelio vascular (VEGF) humano y los adyuvantes VSSP o fosfato de aluminio, que al administrarse a ratones produce efectos anti-tumorales y antimetastásicos. Este trabajo recoge nuestras experiencias en el uso de la especie *Cercopithecus aethiops sabaeus* en la evaluación de la seguridad e inmunogenicidad del CIGB-247. Los primeros acercamientos incluyeron esquemas semanales y quincenales a una dosis fija, y a estos siguieron los estudios de escalado de dosis. En esta especie el CIGB-247 indujo una respuesta inmune humoral y celular específica para el VEGF. Además se demostró que la inmunización es segura ya que no afectó los parámetros hematológicos, bioquímicos, o la histología de órganos críticos; y no provocó efectos adversos sobre la cicatrización. De conjunto estos resultados contribuyeron al diseño del primer ensayo clínico en humanos de la vacuna, y evidencian la utilidad de los primates no humanos para el avance de las investigaciones biomédicas.

**Abstract**

**Use of non-human primates for the evaluation of cancer therapeutic vaccines: a Cuban experience**

CIGB-247 is a cancer therapeutic vaccine based on recombinant modified human vascular endothelial growth factor (VEGF) as antigen, in combination with the adjuvants VSSP or alum phosphate. Our previous studies in mice showed the anti-tumoral and anti-metastatic effects of the vaccine administration. Here we review our experience in the use of *Cercopithecus aethiops sabaeus* non-human primates to test the immunogenicity and some safety features of CIGB-247 vaccine. Weekly and biweekly vaccination schemes were first explored at a fixed antigen dose, followed by antigen dose escalation schedules. Vaccination of this specie induced T-cell responses and specific IgG antibodies ex-

**Palabras clave** Angiogénesis, inmunogenicidad, inmunoterapia, VEGF.
**Key words** Angiogenesis, immunogenicity, immunotherapy, VEGF.

Morera Y, Bequet M, Puente Pérez P, Castro J, Sánchez J, Suárez Alba J, Ancízar J, Lamdan H, Cosme K, Peréz L, Gavilondo JV & M Ayala (2018) Uso de primates no humanos para la evaluación de vacunas terapéuticas contra el cáncer: una experiencia cubana. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 397-409.

hibiting VEGF/VEGF receptor blocking activity. Immunization with CIGB-247 had no effect on normal behavior, hematology, blood biochemistry, histology of critical organs and did not affect skin wound healing. Altogether, these results contributed to accelerate the clinical development of the CIGB-247 therapeutic cancer vaccine, and reinforce the value of non-human primate models for advancing fundamental knowledge in biomedical research.

## INTRODUCCIÓN

La inmunoterapia activa específica en cáncer permite estimular el sistema inmune con bajas dosis de antígeno y dirigir el ataque a los tumores a través de los distintos componentes del sistema, humoral y celular, de manera específica, con respuestas duraderas y mantenidas. En la actualidad se encuentran en evaluación numerosas vacunas en estudios clínicos en cáncer, y se han realizado más de 400 ensayos clínicos (Bilusic & Madan 2012). Este interés por la inmunoterapia activa está motivado por las múltiples evidencias científicas que demuestran la existencia de la inmunovigilancia tumoral, la posibilidad de definir y caracterizar antígenos asociados al tumor y una mejor comprensión de los mecanismos moleculares de procesamiento y presentación de antígenos, así como de la inducción de una respuesta inmune (Ko *et al.* 2003)

La descripción de la angiogénesis tumoral y otra serie de interacciones tumor-estroma como procesos esenciales para la progresión de enfermedades neoplásicas, permitió identificar un nuevo grupo de blancos potenciales hacia los cuales dirigir estas terapias (Okaji *et al.* 2006). El cáncer es probablemente el grupo de patologías mejor estudiado cuya progresión se relaciona de manera directa con la angiogénesis. Este proceso permite la expansión de la red vascular y de esta manera contribuye al crecimiento exponencial de los tumores (Bergers & Benjamin 2003). Además, resulta esencial para la formación de metástasis, al proveer un sitio de entrada a la circulación de las células tumorales, así como de oxígeno y nutrientes a la nueva masa celular en crecimiento (Ferrara 2005).

El factor de crecimiento del endotelio vascular (VEGF, del inglés "*vascular endothelial growth factor*") es el mediador clave del proceso de angiogénesis, por lo que su uso como blanco terapéutico se ha convertido en una estrategia prometedora para el tratamiento de las neoplasias. En su esfuerzo por encontrar tratamientos efectivos contra el cáncer, el Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), desarrolló el candidato vacunal CIGB-247, compuesto por una variante mutada del VEGF humano producido en *Escherichia coli* como antígeno (Morera *et al*. 2008). Esta proteína recombinante se ha combinado con proteoliposomas de muy pequeño tamaño, denominados VSSP (del inglés, "*Very Small Size Proteoliposomes"*), que contienen en su estructura el ganglíosido NAc-GM3 y vesículas de membrana externa de *Neisseria meningitidis,* con demostradas características inmunoestimuladoras (Estevez *et al.* 1999; Circe *et al*. 2004). Además, este antígeno se ha evaluado en combinación con fosfato de aluminio, que es uno de los adyuvantes inmunológicos más ampliamente utilizados en el área de la vaccinología moderna (Leroux-Roels 2010).

En experimentos preclínicos en ratones C57Bl/6 y BALB/c inoculados con diferentes líneas celulares tumorales singénicas, se ha demostrado que la vacunación con CIGB-247 produce efectos anti-tumorales y antimetastásicos. Este efecto se produce con la inducción concomitante de anticuerpos neutralizantes del VEGF autólogo y respuestas citotóxicas contra líneas tumorales de ratón que producen esta molécula (Morera *et al*. 2008; Bequet-Romero *et al*. 2012).

Históricamente los roedores son las especies más utilizadas como modelo en estas investigaciones debido a su fácil manipulación, rápida propagación, bajo costo, la variedad de líneas isogénicas existentes y la amplia diversidad de líneas tumorales singénicas disponibles (Day *et al*. 2015). Sin embargo, los elementos relacionados con las amplias diferencias entre estas especies y los humanos (Gao & Hennessy 2013) dificulta la extrapolación de los resultados a la práctica clínica (Seok *et al*. 2011). Esto implica, que para incrementar el éxito en el descubrimiento de nuevas vacunas se requiera complementar la investigación con modelos animales que permitan tener un mayor acercamiento al escenario en humanos.

Dentro de las especies de mamíferos, los primates no humanos son los más cercanos al hombre, compar-

tiendo características relacionadas con su evolución genética, anatomía, fisiología, bioquímica y sistema de órganos (Carlsson *et al.* 2004). La existencia de tumores espontáneos en esta especie, muy semejantes a los detectados en humanos, es relevante para el estudio de drogas dirigidas a la terapia del cáncer (Cianciolo & Hubbard 2005). Por ello, estas especies son útiles para la evaluación de la respuesta inmunológica y el progreso de diferentes trastornos que pueden proceder de la aplicación crónica de nuevos candidatos vacunales. Además, la respuesta detectada durante esta evaluación preclínica pudiera ser similar a aquella que se produce en los humanos, lo que permite ajustar los esquemas, dosis y vías de administración antes de llegar a su evaluación clínica.

Este trabajo recoge las experiencias de la aplicación de los modelos en primates no humanos para la evaluación del CIGB-247 como candidato a vacuna contra el cáncer. Los resultados mostrados se centran en la evaluación de diferentes esquemas de administración y dosis del antígeno base de este candidato vacunal en primates. Los hallazgos obtenidos constituyen la primera demostración de ruptura de tolerancia inmunológica a esta molécula en un modelo experimental donde la homología entre el VEGF autólogo y el antígeno es superior al 99 % (Morera *et al*. 2010; Morera *et al*. 2012; Pérez *et al*. 2015). Además, permiten evidenciar que la vacunación no produce afectaciones significativas en procesos fisiológicos relacionados con la neoangiogénesis. Finalmente, este trabajo resume una serie de elementos que avalan la utilidad de los primates no humanos para comprender mejor los fenómenos biológicos durante la evaluación de nuevos tratamientos antineoplásicos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Animales de experimentación

Se utilizaron primates no humanos de la especie *Chlorocebus aethiops sabaeus*, suministrados por el Centro Nacional para la Producción de Animales de Laboratorio (CENPALAB, Cuba). Los experimentos se realizaron en el Bioterio del CIGB de acuerdo con la Directiva Cubana de Cuidados y Uso de Animales de Laboratorio.

### Antígeno y adyuvantes

**Antígeno**: proteína recombinante p64K-$VEGF_{K-DR}$-: Compuesta por la isoforma 121 del VEGF humano mutada en aminoácidos que bloquean su unión al receptor y fusionada al extremo N-terminal de la proteína P64k de N. *meningitidis* (Morera *et al*. 2008). Obtenido en la Unidad de Desarrollo del CIGB bajo condiciones GMP.

**Adyuvantes**: VSSP (del inglés, "very small size proteoliposomes"): proteoliposoma de muy pequeña talla obtenido a partir de la combinación de componentes de la membrana externa de *N. meningitidis* y el ganglósido NAc-GM3. Se mantuvieron a 4 ºC según las indicaciones del suministrador (CIM, Cuba). Alúmina: Fosfato de aluminio

### Evaluación de la inmunogenicidad de la administración del CIGB-247 en primates no humanos

Se realizaron tres estudios donde se evaluaron dos dosis de antígeno (100 y 400 μg) en la combinación CIGB-247V (VEGF+VSSP) y la dosis de antígeno de 400 μg con la combinación CIGB-247A (VEGF+fosfato de aluminio). Como control se administró el placebo del CIGB-247 (todos los componentes de la formulación excepto el antígeno). Se realizaron un total de cuatro inmunizaciones en esquema quincenal u ocho en esquema semanal según el grupo experimental y posteriormente diez inmunizaciones con una frecuencia mensual hasta completar un año de tratamiento.

### ELISA de titulación de anticuerpos específicos al VEGF humano

Las muestras de suero de los animales inmunizados se analizaron para la presencia de anticuerpos anti-VEGF humano mediante un sistema tipo ELISA. Las placas de 96 pocillos (Costar) se recubrieron por 16 h a 4 °C con 10 μg/ml en PBS de una proteína recombinante compuesta por el VEGF humano fusionado a GST (GST-$hVEGF_{121}$) (Morera *et al*. 2006). Después de tres

lavados con 0,1 % de Tween 20 en PBS, las placas se bloquearon con leche descremada al 2 % en PBS por 1 hora a 22 °C, seguido por nuevos lavados. El suero diluido en PBS se agregó a los pocillos y la placa se incubó por 1 h a 22 °C. Las placas se lavaron tres veces y se incubaron durante una hora con un anticuerpo específico anti-Fc humano (Jackson Immunoresearch, EUA). Después de lavar la placa, la reacción enzimática se desarrolló con 100 µL de solución sustrato (5 mg de orthophenilendiamine (OPD, Sigma, EUA), 10 mL de tampón sustrato y 5 µL de peróxido de hidrógeno). La reacción se detuvo con 50 µL de ácido sulfúrico 2,5 N. Finalmente se evaluó la absorbancia a 492 nm en un lector de placas (Lab Systems Sensident scan, Finlandia). El valor de absorbancia a 492 nm correspondiente a las muestras de PBS se substrajo de todos los valores de dilución de suero. Los títulos se calcularon a partir de una interpolación de 0,3 + $DO_{492\ nm}$ del blanco en las curvas generadas al graficar los valores $DO_{492nm}$ *vs* el $\log_2$ de las diluciones empleadas. La representación de los títulos se realizó en cada caso con los valores de título independientes para cada animal así como la media y la desviación estándar de la media del grupo.

## ELISA para evaluar la capacidad de los anticuerpos inducidos por la vacunación con el CIGB- 247 de bloquear la interacción del VEGF con su receptor 2

Para determinar la calidad neutralizante de la respuesta obtenida a la inmunización se evaluó en qué medida los sueros de los animales inmunizados inhibían la unión del VEGF al VEGFR-2 acoplado a la porción Fc de una inmunoglobulina humana (KDR-Fc). Brevemente, las placas de microtitulación de 96 pozos de fondo plano (Costar) se recubrieron con 10 µg/mL de la proteína recombinante GST-$hVEGF_{121}$ diluida en PBS y se incubaron por 16 h a 4 ºC. Posteriormente las placas se bloquearon con leche descremada al 2 % (m/v) en PBS durante 1 h a 37 ºC y se lavaron con PBS-Tween 20 al 0,05 % (v/v). Se añadieron 100 µL de una dilución 1:200 de los sueros de los animales inmunizados y se incubaron por 30 min a 37 ºC. Se adicionaron 100µL de KDR-Fc a una concentración de 100 ng/mL y la incubación continuó por otros 45 minutos en las mismas condiciones. Después de lavar las placas se aplicó el conjugado anti-KDR humano biotinilado diluido en solución de dilución a 0,1 µg/mL. A continuación se incubó por 1 hora a 37 ºC. Después de lavar las placas se añadió la streptavidina peroxidasa (1: 35 000) y se incubó por 45 minutos a 37 ºC. Finalmente, las placas se lavaron y la reacción enzimática se desarrolló como se describió en el ácapite anterior. Con los datos obtenidos de la lectura se evaluó en qué medida la adición de los sueros disminuye la unión del KDR-Fc al VEGF y se expresó en términos de porcentaje de inhibición. Se calculó el % de inhibición mediante la siguiente fórmula $\%=100-(A_{492nm}$ muestra problema/$A_{492nm}$ $U_{Max})x100$ %. En la fórmula $U_{Max}$ corresponde al valor de absorbancia de los pozos a los que en lugar de muestra problema (suero de los animales inmunizados) se le adiciona solución de dilución y representa la máxima reacción de la unión del KDR-Fc al VEGF inmovilizado en la placa.

## Evaluación de los efectos antiangiogénicos de los anticuerpos anti-VEGF presentes en los sueros de los animales inmunizados con CIGB-247V

Se realizó un ensayo de formación de estructuras capilares por las células microendoteliales humanas (HMEC) en matrigel. Se adicionaron 2000 células por pocillo en medio MCDB-131 suplementado con 0,2 % de SFB y rhVEGF (Sigma, EE. UU. ) a una concentración de 7,5 ng/mL a placas recubiertas con matrigel (GeltrexTM, Gibco). Las Igs purificadas y los controles se diluyeron en medio libre de suero y se añadieron a la placa en rango de 65–0,250 µg/mL. Después de 16 horas de incubación se contó el número de capilares en cada pocillo en un microscopio de contraste de fase (Nikon), con una magnificación de 200X.

## Evaluación de la respuesta celular en primates

Una semana después de la primera re-estimulación se colectaron 5 mL de sangre por mono en presencia de anticoagulante y se aislaron las células mononucleares de sangre periférica (PBMC, del inglés *"peripheral blood mononuclear cells"*) de cada muestra mediante un gradiente de Ficoll. Las PBMC de cada mono se dividieron y un tercio de las células se incubaron en presencia de rhVEGF (Sigma) por 24 h y se marcaron con CFSE (Blancos). Posteriormente las PBMC autólogas (Efectoras) se mezclaron con las células blanco en una proporción 2:1. La citotoxicidad se evaluó por FACS. El

porcentaje de lisis se determinó por la fórmula: % de citoxicidad=100-[Efectoras+Blancos$_{CFSE+}$/Blancos $_{CFSE+}$]*100.

## Análisis clínicos, parámetros de laboratorio e histología

Se realizaron evaluaciones clínicas en los monos inmunizados con el CIGB-247 y los controles. Los animales estuvieron sujetos a observación clínica diaria. Con relación a la condición corporal o condición clínica general se evaluó: conducta, temperamento o actitud, postura, pelaje, consumo de alimento y vocalización. Para evaluar la actividad motora y el sistema nervioso central se monitoreó: locomoción, parálisis de extremidades, ataxia, temblores, prensión y precisión manual, convulsiones, nistagmus, exoftalmia, enoftalmia y ptosis palpebral. En todos los casos se estableció un puntaje para evaluar la magnitud del parámetro.

Los estudios hemoquímicos se realizaron una semana después de última inmunización de la fase de indución y con una frecuencia mensual durante la fase de mantenimiento. Los parámetros bioquímicos comprendieron la determinación de aspartato aminotransferasa, alanino aminotransferasa, creatinina, bilirrubina total, fosfatasa alcalina, albúmina y colesterol. A los 7 días después de la última inmunización se eutanizaron cuatro animales (dos tratados con CIGB-247A y dos controles). Se efectuó la observación macroscópica y pesaje de todos los órganos. Se tomaron muestras del hígado, corazón, riñón, ovario, bazo, ganglios mesentéricos, timo y sitio de administración y se fijaron en formalina al 10 % para su evaluación histológica.

## Evaluación del efecto de la vacunación con CIGB-247 sobre la cicatrización de heridas

Para dilucidar cualquier interferencia de la inmunización en la cicatrización se realizó un análisis planimétrico de la evolución del cierre de ponches en piel de 6 mm$^2$ (4 por animal) en los monos inmunizados con el CIGB-247. Los contornos de la herida se trazaron sobre una lámina de plástico y la cinética de cerrado de la herida se estudió empleando el modelo estándar para úlceras redondas (Berlanga *et al.* 2005) en los días 0, 6, 12 y 21. El porcentaje de cicatrización se calculó como % de reducción del área de la herida comparado con los valores iniciales de la herida.

## Análisis estadísticos

Para todos los análisis estadísticos, se utilizó el programa GraphPad Prism 5.0 (GraphPad Software, Inc.). En todas las muestras se comprobó la normalidad mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y la homogeneidad de varianza mediante la prueba de Bartlett. El análisis de las diferencias entre dos grupos para muestras con distribución normal, se realizó por una prueba t de Student, en caso contrario se utilizó una prueba no paramétrica (Mann-Whitney). Para la evaluación de las diferencias entre más de dos grupos, en muestras con distribución normal se utilizó un análisis de varianza de clasificación simple (ANOVA), seguido de una prueba de Bonferroni. Un resultado se consideró significativo cuando el valor de p ≤0,05

# RESULTADOS

## Evaluación de la capacidad del CIGB-247 de inducir una respuesta inmune efectiva en primates no humanos

### *Efecto de la vacunación con CIGB-247 sobre la respuesta inmune humoral*

La evaluación en primates no humanos es una de las más robustas para presentar evidencias claras de la ruptura de tolerancia para este antígeno y de la ausencia de reacciones adversas. La evaluación de variables como el esquema de administración y la dosis del inmunógeno en escenarios preclínicos aporta elementos valiosos para el diseño de una estrategia clínica de inmunoterapia activa específica. En el caso de las vacunas de cáncer, tanto el número de dosis empleadas como la frecuencia de vacunación han sido parámetros establecidos de manera empírica y se dificulta encontrar en la literatura un esquema óptimo de inmunización.

Con el objetivo de conocer el efecto del intervalo de administración y del incremento de la dosis sobre la respuesta inmune, el CIGB-247V se administró en monos verdes americanos (*Cercopithecus aethiops sabaeus*) en esquemas quincenales y semanales (Figura 1a). En esta

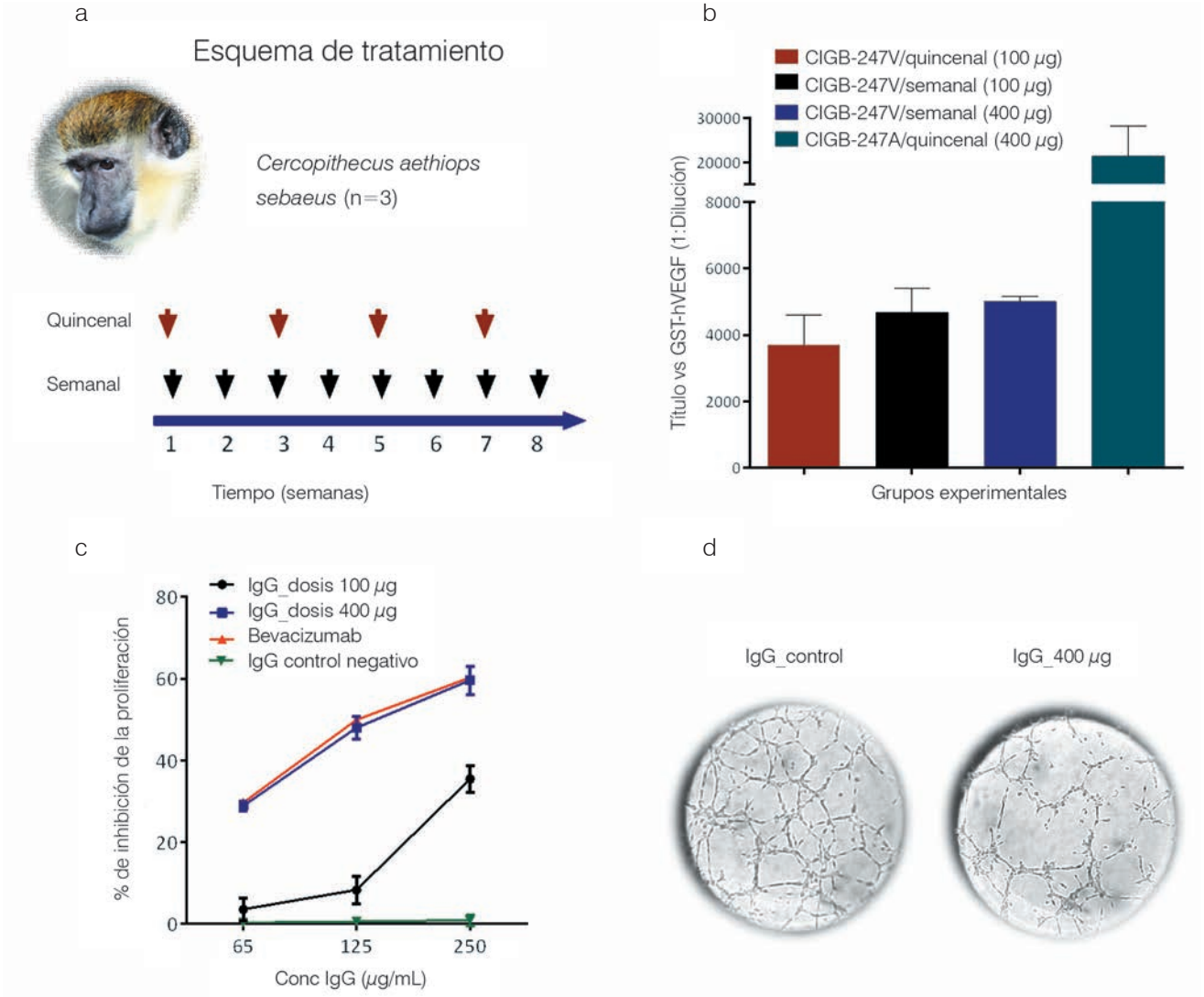


Figura 1. Evaluación de la inmunogenicidad de la administración del CIGB-247 en primates no humanos. a) Esquema de inmunización. Los primates no humanos de la especie Chlorocebus aethiops sabaeus (n=3, por cada grupo experimental) se inmunizaron con ocho dosis cada siete días (flechas negras) o con cuatro dosis cada quince días (flechas rojas). b) Evaluación de la respuesta de anticuerpos específicos al VEGF humano. Se recubrieron placas de ELISA con 10 µg/mL de GST-hVEGF$_{121}$ y se evaluaron diluciones seriadas de los sueros individuales de los animales. Las barras representan el promedio de los títulos (± SEM) correspondiente a una semana después de la cuarta (grupos con administración quincenal) o la octava inmunización (grupos con administración semanal). Se indica en la figura cada grupo experimental. c) Evaluación del efecto de la IgG purificada del suero de monos inmunizados con CIGB-247V sobre la proliferación de células HMEC en respuesta a estímulo de VEGF. Las células HMEC se incubaron con 250; 125 y 65 µg/mL de IgG purificada. Las barras del control se refieren a los valores provenientes de los pozos tratados con IgG purificada de animales no inmunizados. El número de células viables se midió mediante el ensayo de Alamar Blue y los resultados se expresan como porcentaje de la inhibición de la proliferación. d) Fotos representativas del efecto de la IgG purificada sobre la formación de estructuras capilares de HMEC en matrigel. Las inmunoglobulinas purificadas se añadieron a placas con células HMEC en matrigel en un rango final de concentraciones de 65-250 µg/mL. El número de capilares se contó en cada pocillo empleando un microscopio de contraste de fase con una magnificación de 200X.

última condición, se evaluó también la administración de dos niveles de dosis de antígeno (100 y 400 µg). Además, se incluyeron animales en los que se exploró el efecto del cambio de adyuvante por fosfato de aluminio (CIGB-247A).

En la Figura 1b se muestran los resultados correspondientes al promedio de los títulos anti-VEGF una semana después de la fase de inducción en los monos vacunados con el CIGB-247V. En el esquema de administración semanal con ambos niveles de dosis, todos los animales respondieron de manera similar a la inmunización con un aumento en los títulos de anticuerpos tipo IgG específicos para el VEGF (1:5000) después de la octava inmunización. Los monos que recibieron las dosis quincenales de CIGB-

Tabla 1. Resumen de los resultados de neutralización y respuesta celular en primates no humanos inmunizados con la vacuna CIGB-247

| Vacuna Esquema/dosis | Neutralización* | Respuesta celular** |
|---|---|---|
| CIGB-24 7V semanal (100 $\mu$g) | +++ | Citotoxicidad directa +++ DTH + |
| CIGB-24 7V quincenal (100 $\mu$g) | ++ | Citotoxicidad directa ++ DTH + |
| CIGB-24 7V semanal (400 $\mu$g) | +++ | Citotoxicidad directa +++ DTH + |
| CIGB-24 7A semanal (400 $\mu$g) | +++ | Citotoxicidad directa ++ DTH + |

Nota: *Neutralización (Capacidad de los sueros de bloquear la interacción del VEGF por su receptor 2 evaluada por ELISA) **Respuesta celular (DTH, evaluado a las 48 horas y citocixidad directa contra PBMC autólogas incubadas con el antígeno, evaluado por FACS). Los resultados se expresan de forma cualitativa, donde un mayor número de signos +, significa una respuesta positiva superior.

247V también indujeron anticuerpos del tipo IgG específicos para el VEGF que fluctuaron entre 1:2500 y 1:3800 en la fase de inducción. La capacidad de los anticuerpos presentes en los sueros de los monos de bloquear la interacción del KDR-Fc con el VEGF humano, se determinó mediante un ensayo tipo ELISA. La mayoría de los animales mostró la máxima inhibición después de la octava dosis (dato no mostrado). Los animales inmunizados bajo el esquema semanal exhibieron mayor inhibición que los vacunados con un intervalo quincenal (Tabla 1). La incorporación de fosfato de aluminio como adyuvante (CIGB-247A) indujo un incremento significativo de los anticuerpos específicos al VEGF con un título promedio de 1:21389 con respecto a los detectados con la inmunización con el CIGB-247V (Figura 1b). Sin embargo, la capacidad de neutralizar el VEGF fue similar para ambas vacunas (Tabla 1).

Con el objetivo de conocer si los anticuerpos inducidos por la inmunización con CIGB-247V tenían efectos antiangiogénicos sobre las células de origen microendotelial HMEC, estas se incubaron durante 48 horas con IgG purificada a partir de sueros provenientes de animales vacunados con diferentes dosis del antígeno del CIGB-247. La Figura 1c muestra el efecto de las IgGs purificadas a partir del suero de los monos inmunizados con CIGB 247V sobre la proliferación de células HMEC en respuesta al estímulo con VEGF. Después del tratamiento de las células HMEC con las IgGs de los grupos a los que se le administraron la dosis de 100 y 400 µg de antígeno se observó una reducción del porcentaje de proliferación a la concentración de 250 µg/mL. Las células tratadas con las IgGs purificadas a partir de los sueros del grupo al que se le administró la dosis de antígeno de 400 µg evidenciaron una inhibición de la proliferación dosis dependiente con respecto al control negativo a las concentraciones de 250 y 125 µg/mL de IgG. Se evaluó además el efecto de las IgGs purificadas sobre la formación de estructuras capilares por las células HMEC en matrigel. La Figura 1d muestra una reducción en el número de estructuras tubulares después de la incubación con las IgGs purificadas de los monos inmunizados con el CIGB-247V.

### *Efecto de la vacunación con CIGB-247 sobre la respuesta inmune celular*

La capacidad del candidato vacunal de activar la inmunidad mediada por células en primates no humanos se evaluó en primer lugar a través de la determinación de la inducción de una respuesta DTH específica. La inyección intradérmica del antígeno fue bien tolerada, sin eventos adversos tales como ampollas o úlceras. Se detectó una reacción DTH positiva al $hVEGF_{121}$ en los animales inmunizados con el CIGB-247 (Tabla 1). En los sitios donde se inyectó solución salina como control no se reportó ninguna reacción en ninguno de los grupos inmunizados. La evaluación histopatológica corroboró la existencia de una fuerte reacción tipo DTH a la inoculación del VEGF. Además, se determinó la citoxicidad directa de las PBMC aisladas de los animales independientes para cada grupo de dosis y esquema. Después de la re-estimulación las PBMC aisladas de todos los animales, independientemente de la dosis o esquema de tratamiento mostraron actividad citotóxica contra células autólogas cargadas con el antígeno (Tabla 1).

## Efecto de la vacunación con CIGB-247 sobre procesos fisiológicos dependientes del sistema VEGF/receptor

### *Análisis clínicos y parámetros de laboratorio*

Con el objetivo de detectar posibles patologías asociadas a la vacunación con CIGB-247, se realizaron un

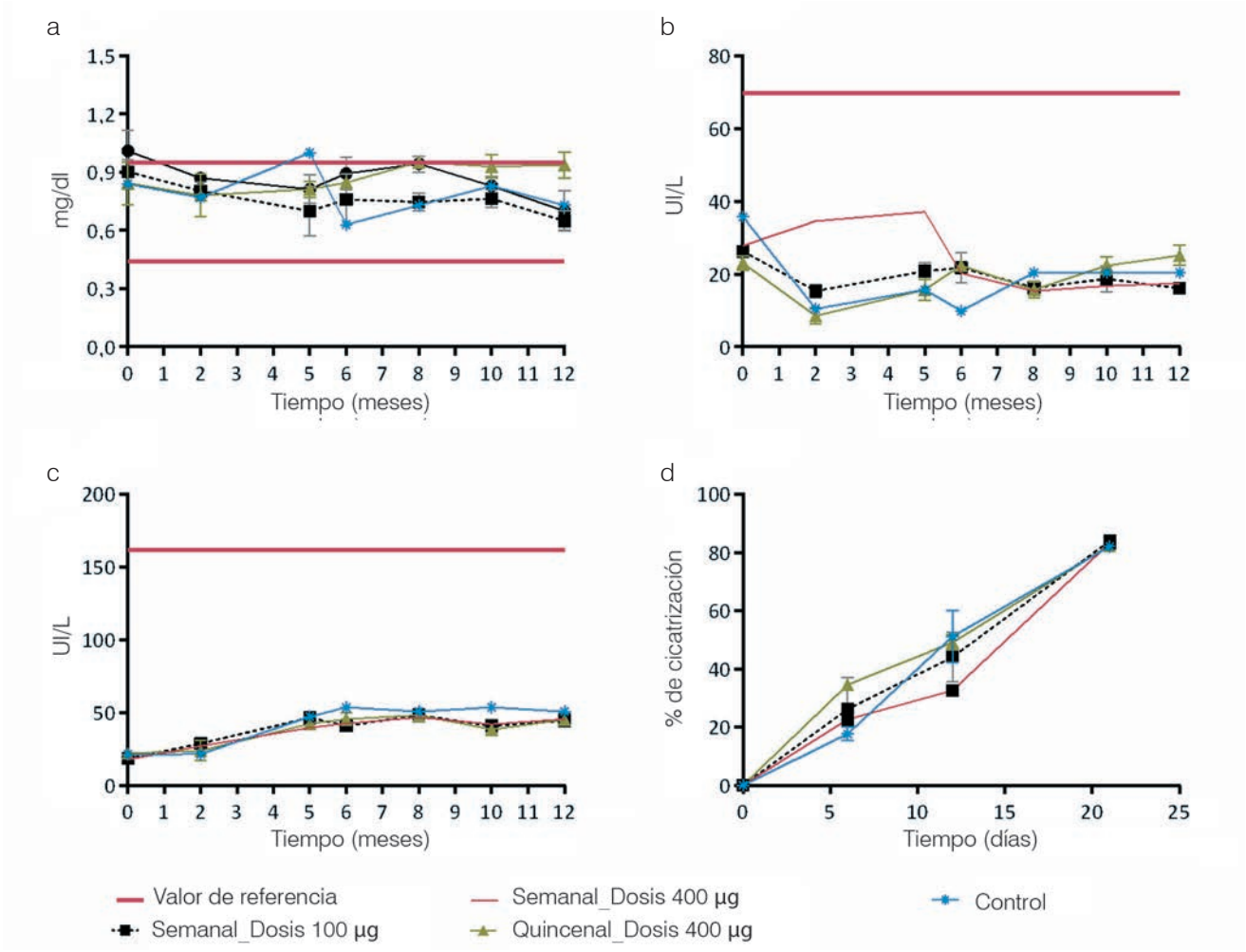


Figura 2. Evaluación del efecto de la vacunación con el CIGB-247 sobre procesos fisiológicos dependientes del sistema VEGF/receptor. Variación en el tiempo de los parámetros bioquímicos. a) Creatinina. b) ALAT y c) ASAT. Los datos se representan como el valor medio ± SEM. d)Evaluación de la cicatrización de heridas en piel de primates no humanos inmunizados con CIGB-247. Los efectos de la inmunización sobre la cicatrización en piel se evaluaron a partir del análisis de la cinética del cierre de las heridas circulares de 6 $mm^2$ que resultaron del ponche para la evaluación histopatológica de las reacciones de DTH. La dinámica del cierre de las heridas se estudió en los días 0, 6, 12 y 21.

conjunto de evaluaciones clínicas. En los primates no humanos en el transcurso de los tres estudios en los cuales se utilizó esta especie (evaluación por un año), no se detectaron diferencias entre los monos tratados y los controles respecto a las observaciones clínicas iniciales. No se detectaron cambios en el peso corporal, la temperatura rectal, o los ritmos respiratorios o cardíacos asociados a la vacunación. No aparecieron lesiones en los sitios de inoculación en los animales inmunizados. La administración de CIGB-247 no provocó efectos negativos sobre las series roja y blanca. Además, no se encontraron alteraciones en los parámetros bioquímicos evaluados, lo que evidenció la ausencia de afectaciones renales o hepáticas. En la Figura 2 se muestra el comportamiento de la concentración sérica de aspartato aminotransferasa (ASAT), alanino aminotransferasa (ALAT) y la creatinina.

### *Medición del perfil conductual, neurológico y autosómico*

Se estableció una escala de puntos para evaluar tanto la condición corporal o condición clínica general, como la actividad motora y sistema nervioso central. No hubo signos de daño neurológico en ninguno de los animales evaluados en el año de seguimiento de estos parámetros. En relación a la condición corporal no se detectaron alteraciones de la conducta, el temperamento o actitud, la postura, la apariencia del pelaje o el consumo de alimento. La vocalización fue normal.

Con respecto a la actividad motora y del sistema nervioso central, no se manifestaron afectaciones en la locomoción, la capacidad de prensión o en la precisión manual. Además, no se detectaron signos de ataxia, temblores, parálisis de extremidades, convulsiones, nistagmus, exoftalmia, enoftalmia o ptosis palpebral.

### *Evaluación del efecto de la vacunación sobre la cicatrización de heridas*

Para evaluar si la respuesta inmune inducida por la inmunización con CIGB-247 podía afectar el cierre de heridas profundas en piel, se evaluó la velocidad de cicatrización de los ponches realizados para el análisis histológico de la reacción de DTH en primates no humanos inmunizados con CIGB-247V y CIGB-247A. No se encontraron diferencias en cuanto a la velocidad de cicatrización de las heridas en la piel producidas por biopsias en los monos vacunados con respecto a los animales controles. El aumento de la dosis no tuvo un efecto significativo en la cicatrización. Además, la administración del CIGB-247 en diferentes condiciones de esquema tampoco afectó la cicatrización (Figura 2d).

## DISCUSIÓN

Las investigaciones en primates no humanos han sido un componente escencial en muchos de los avances científicos del pasado siglo. Estas especies han sido empleadas por su semejanza con los humanos con respecto a su fisiología, neuroanatomía, reproducción, desarrollo, y complejidad social (Carlsson *et al*. 2004). Debido a estas similitudes, se considera que las investigaciones en primates no humanos complementan y proveen una mayor validez a los resultados obtenidos en otras especies.

Muchos tumores están altamente conservados entre el hombre y los primates no humanos (Jayo *et al*. 1988; Uno *et al*. 1998; Cianciolo & Hubbard 2005). Sin embargo, si bien la epidemiología de los tumores en primates no humanos refleja la carcinogénesis natural, existen muchas limitaciones para estudiar los tumores espontáneos en estas especies. En primer lugar, la incidencia de tumores espontáneos en primates no humanos es muy baja. En la mayoría de los estudios solo se describen casos individuales. Es más frecuente que estos tumores se detecten accidentalmente durante la autopsia que en animales vivos. Por otra parte se han empleado diferentes compuestos químicos, biológicos (incluyendo hormonas, bacterias y virus) y carcinógenos físicos para inducir una variedad de tumores en estas especies (Seok *et al*. 2011).

El uso de primates no humanos para evaluar el efecto antitumoral de un nuevo producto está limitado porque son escasos, costosos y de gran tamaño. Además, se añaden a estas limitaciones los elementos éticos inherentes al uso de estas especies en la experimentación y solo se emplean cuando la investigación tenga una sólida justificación de que sea imprescindible el uso de los mismos (Zhou 2014). Sin embargo, los primates no humanos constituyen un invaluable modelo animal en las investigaciones de vacuna para cáncer, que nos permite entender mejor los fenómenos biológicos en el desarrollo de tratamientos para esta condición. Además, es considerado un modelo ideal para comprender los mecanismos de acción, seleccionar la dosis óptima y los esquemas de tratamientos más recomendables.

En nuestras investigaciones una vez demostrado el principio de la inducción de un efecto anti-tumoral y anti-metástasico de la vacunación con el CIGB-247 en ratones (Morera *et al*. 2008; Bequet *et al*. 2012), nos propusimos estudiar si este candidato podía activar la respuesta inmune responsable del efecto antitumoral en un modelo cercano al humano. Con este objetivo, se escogió evaluar la administración del CIGB-247 en primates no humanos *Chlorocebus aethiops sabaeus*, en los que la identidad aminoácidica del VEGF humano con el de esta especie es de un 99 %. En este contexto, la evaluación de variables como el esquema de administración y la dosis del inmunógeno en escenarios preclínicos aporta elementos valiosos para el diseño de una estrategia clínica de inmunoterapia activa específica.

El antígeno base del CIGB-247, se evaluó en primer lugar en combinación con un potente inmunoestimulador, el VSSP. Este adyuvante induce la activación de la respuesta CTL a péptidos y proteínas (Torrens *et al*. 2005; Mesa *et al*. 2006; Solares *et al*. 2011) y puede estimular la respuesta humoral de diferentes antígenos (Aguilar *et al*. 2012). Además, se han descrito las amplias propiedades inmunomoduladoras del VSSP (Mesa *et al*. 2006; Fer-

nández *et al*. 2011; Oliver *et al*. 2012) y los resultados promisorios en la evaluación clínica de vacunas que emplean este adyuvante (Fernández *et al*. 2010).

Se conoce que el intervalo óptimo de inmunización y su posible influencia en la respuesta inmune varían con cada antígeno y debe ser estudiado para cada caso en particular. En los experimentos en primates no humanos se exploró si la inmunización a intervalos quincenales podía incrementar la respuesta inmune obtenida con la administración de CIGB-247V a intervalos semanales. El espaciamiento de las inmunizaciones no produjo un efecto positivo sobre la cantidad de anticuerpos específicos para el VEGF y la calidad neutralizante de los mismos. Los resultados fueron más favorables para el esquema semanal, con la inducción de una cinética de anticuerpos más rápida con mayor actividad bloqueadora del receptor 2 del VEGF (Figura 1b, Tabla 1). Al analizar la respuesta celular se observó un comportamiento similar (Tabla 1). En este caso, los valores más elevados de citotoxicidad se detectaron para dos animales del grupo inmunizado en el esquema semanal (Morera *et al*. 2010).

En relación al efecto de la dosis de antígeno en esta especie, los niveles de anticuerpos durante la fase de inducción fueron similares en todas las dosis evaluadas (Figura 1b), y estos niveles se mantuvieron con subsecuentes inyecciones mensuales. Las IgGs purificadas a partir del suero de monos inmunizados con diferentes dosis del CIGB-247V fueron capaces de provocar efectos biológicos sobre células microendoteliales humanas (Figura 1c,d). Los resultados sugieren que la dosis de inmunógeno administrada pudiera influir cualitativamente en la respuesta humoral generada en estos animales. Este aspecto se manifiesta en el efecto superior sobre la proliferación y la capacidad de inhibir la formación de estructuras capilares de las células HMEC, de las Igs correspondientes al grupo que recibió la mayor dosis. En la literatura existen evidencias previas que demuestran que la IgG purificada de ratones inmunizados con una vacuna basada en el VEGF puede afectar la proliferación de células endoteliales (Rad *et al*. 2007). Sin embargo, nuestros resultados indican por primera vez que estos efectos antiangiogénicos pueden lograse en un modelo animal donde existe una alta identidad aminoácidica con el VEGF humano (Morera *et al*. 2012).

Para ampliar los resultados obtenidos con el CIGB-247 en combinación con VSSP, se exploró combinar el antígeno con alúmina (denominado CIGB-247A). Las sales de aluminio constituyen una alternativa atractiva debido a que este adyuvante está aprobado para su uso en humanos. Su efectividad está relacionada fundamentalmente con su capacidad de mantener el antígeno en el cuerpo por largo tiempo, mediante una lenta liberación del mismo (efecto de depósito). Este fenómeno prolonga la estimulación del sistema inmune y mejora la cinética de captura y presentación del antígeno por las células presentadoras de antígeno, permitiendo la inducción de una potente respuesta Th2 (Marrack *et al*. 2009). La administración quincenal del CIGB-247A indujo un incremento significativo de los títulos de anticuerpos específicos al VEGF, sin embargo la actividad neutralizante fue similar para ambas vacunas (Figura 1b, Tabla 1) (Pérez *et al*. 2015).

Si se tiene en cuenta la abundante produción del VEGF por las células tumorales y del estroma y que éstas presentan los péptidos del VEGF en el contexto de su MHC, la inducción de una respuesta celular que eventualmente destruya estas células pudiera ser una ventaja de la inmunoterapia activa contra este factor de crecimiento. Los resultados experimentales obtenidos previamente indicaron que la inmunidad anti-tumoral inducida por la vacunación con CIGB-247 parece estar también ligada a efectos celulares. Previamente se había demostrado que las células aisladas a partir de los bazos de los animales inmunizados con este candidato vacunal eran capaces de lisar células tumorales murinas singénicas con C57BL/6 o BALB/c que expresan altos niveles de VEGF (Morera *et al*. 2008; Bequet *et al*. 2012).

Para el ensayo de citotoxicidad se utilizaron células autólogas incubadas con el antígeno, debido a la ausencia de líneas de células tumorales singénicas con la especie de primates no humanos empleados en nuestros experimentos. La citólisis específica de células PBMC autólogas incubadas con VEGF se detectó después de la re-estimulación en todos los animales vacunados con CIGB-247V. En el contexto inflamatorio propiciado por el VSSP, y debido a su demostrada capacidad de mediar la presentación cruzada de antígenos (Mesa *et al*. 2004), el preparado vacunal puede estar activando la presentación de epitopos del VEGF en las moléculas MHC-I, con la consiguiente activación de una respuesta CTL específica por este factor de crecimiento. Por otra parte, en los animales en los que se empleó alúmina como adyuvante, también se detectó respuesta celular. Aunque este adyuvante se le ha conferido fundamentalmente la capacidad de inducir una respuesta Th2, recientemente

se ha descrito la capacidad de estimular la respuesta Th1a algunos antígenos. En particular, el antígeno base del CIGB-247 es una molécula altamente agregada, lo que puede propiciar la generación de un patrón Th1 aún en presencia de alúmina. Además, la vacunación con esta preparación también indujo una respuesta inflamatoria tipo DTH al VEGF humano, lo que evidencia que los epitopos T de la variante mutada del VEGF están siendo presentados en las moléculas MHC-II de las células presentadoras, encargadas de activar a los linfocitos T CD4+ específicos.

En su conjunto estos resultados nos permitieron obtener las primeras evidencias de la ruptura de la tolerancia B y T al VEGF en primates no humanos. Además soportaron el diseño de un esquema de vacunación para el primer ensayo clínico en humanos de la vacuna, basado en la administración semanal del CIGB-247 durante la fase de inducción, seguido por un programa mensual de mantenimiento de la dosis.

Se ha descrito que las terapias pasivas anti-VEGF –actualmente evaluadas en la clínica– pueden producir efectos adversos debido a la producción de esta proteína en tejidos normales y a su participación en diferentes procesos fisiológicos (Chen & Cleck 2009). Como la estrategia pasiva y la activa implican escenarios diferentes, existe la posibilidad de que no se introduzcan riesgos similares con la vacunación con el VEGF. Para una inmunoglobulina administrada de forma endovenosa como el Avastin, se produce un pico muy alto del anticuerpo en sangre a poco tiempo después de la inyección, y esta concentración cae de manera sostenida a partir de las horas siguientes a la administración. En contraste, con la vacunación se produce un lento incremento del nivel de los anticuerpos anti-VEGF en sangre, siempre inferior a la más alta concentración de este anticuerpo. Además, estos títulos caen progresivamente a menos que sus niveles se mantengan mediante una inmunización periódica. Cuando se comparan nuestros resultados con los estudios de farmacocinética con el Avastin en primates no humanos, los niveles de anticuerpos inducidos por la vacunación en esta especie con el CIGB-247 son inferiores en varios órdenes de magnitud (200-1000 veces) a la concentración de Avastin que se alcanza en la sangre después de la administración de esta molécula (Lin 1999). Esto podría ser un factor importante en la prevención de muchos efectos secundarios y explican cómo una vacuna puede tener a la vez un efecto terapéutico y un alto perfil de seguridad.

No obstante, el desarrollo de un candidato de este tipo impone hacer un monitoreo profundo de los efectos adversos que pudiera provocar la inmunización activa. La respuesta inducida en este tipo de inmunoterapia involucra no sólo al componente humoral sino también al componente celular de la inmunidad. En los estudios de inmunización con el CIGB-247 no se observaron signos de toxicidad en los animales y los parámetros evaluados fueron comparables con respecto a los monos controles (Figura 2). Además, no provocó efectos adversos sobre la cicatrización y no afectó funciones hepáticas o renales. La administración del CIGB-247 no afectó órganos con alta expresión del VEGF, ni produjo afectaciones en útero, ovarios o sobre la formación del cuerpo lúteo, que se han descrito durante la evaluación preclínica de otras drogas antiangiogénicas (Chen & Cleck 2009). Además, durante un año de aplicación crónica de la vacuna se evalúo la condición corporal o condición clínica general, la actividad motora y sistema nervioso central. No hubo signos de daño neurológico en ninguno de los animales evaluados en los meses de seguimiento de estos parámetros, lo que avala la seguridad de la preparación.

En resumen, este trabajo demuestra que la respuesta inmune responsable de la actividad antitumoral puede ser inducida en un modelo experimental cercano al humano con un buen perfil de seguridad. Este último aspecto es relevante y le confiere ventajas prácticas a este candidato, porque aunque la terapia pasiva y el uso de moléculas pequeñas han validado el VEGF como blanco, los eventos adversos asociados comprometen su aplicación sostenida. Esto impide en muchas ocasiones la posibilidad del tratamiento crónico con estas drogas, que es un elemento importante para sostener el efecto. La estrategia de la inmunoterapia activa con CIGB-247 puede ser una alternativa donde el balance riesgo-beneficio sea superior.

Tomando como base los resultados preclínicos se diseñó un ensayo clínico Fase I (denominado Centauro) en pacientes con tumores sólidos de diferentes localizaciones, donde se demostró la inmunogenicidad en humanos del preparado vacunal con la inducción de una respuesta humoral y celular. Además, en estos pacientes con cáncer avanzado se evidenció un excelente perfil de seguridad del CIGB-247 (Gavilondo *et al*. 2014). En este ensayo se evaluaron la mayoría de las dosis evaluadas en primates no humanos. Estos hallazgos refuerzan la relevancia de esta especie como un modelo animal valioso en la conducción de un nuevo producto hacia la

práctica clínica, con el consiguiente beneficio de la salud humana. En el contexto de ensayos clínicos en fases superiores que van a acometerse con este candidato vacunal, es muy probable que se planteen nuevas interrogantes en términos de concomitancia de tratamiento y esquemas de administración. Los resultados que se discuten en esta revisión indican que estas pudieran ensayarse en el modelo de primates no humanos permitiendo una reducción del número de variantes a estudiar humanos.

Las similitudes entre el hombre y los primates no humanos hacen que el uso de estos últimos en la experimentación siempre sea una decisión a considerar. La capacidad de estos animales de sentir dolor y estrés hace que los investigadores tengamos la obligación de diseñar y conducir las investigaciones sin causarles un sufrimiento innecesario (Zhou 2014). Debemos ser responsables al decidir en qué etapa de la investigación es conveniente utilizarlos y cumplir todas las normas éticas establecidas para el manejo de esta especie. Pero sin dudas, el uso de primates no humanos como modelo experimental resulta esencial para el avance del conocimiento en las investigaciones biomédicas.

## BIBLIOGRAFÍA


Aguilar FF, Barranco JJ, Fuentes B, Aguilera LC, Saez YL, Santana MD, Vázquez EP, Baker RB, Acosta OR, Pérez HG & GG Nieto (2012) Very Small Size Proteoliposomes (VSSP) and Montanide combination enhance the humoral immuno response in a GnRH based vaccine directed to prostate cancer. *Vaccine* 30:6595-6599.

Bequet-Romero M, Morera Y, Ayala-Ávila M, Ancizar J, Soria Y, Blanco A, Suárez-Alba J & JV Gavilondo (2012) CIGB-247: a VEGF-based therapeutic vaccine that reduces experimental and spontaneous lung metastasis of C57Bl/6 and BALB/c mouse tumors. *Vaccine* 30:1790-1799.

Bergers G & LE Benjamin (2003) Tumorigenesis and the angiogenic switch. *Nature Reviews Cancer* 3:401-403.

Berlanga J, Cibrian D, Guillen I, Freyre F, Alba JS, López-Saura P, Merino N, Aldama A, Quintela AM, Triana ME, Montequin JF, Ajamieh H, Urquiza D, Ahmed N & PJ Thornalley (2005) Methylglyoxal administration induces diabetes-like microvascular changes and perturbs the healing process of cutaneous wounds. *Clinical Science* 109:83-95.

Bilusic M & RA Madan RA (2012) Therapeutic Cancer Vaccines: The Latest Advancement in Targeted Therapy. *American Journal of Therapeutics* 19:172-181.

Carlsson HE, Schapiro SJ, Farah & J Hau (2004) Use of primates in research: a global overview. *American Journal of Primatology* 63:225-37.

Chen HX & JN Cleck (2009) Adverse effects of anticancer agents that target the VEGF pathway. *Nature Reviews Clinical Oncology* 6:465-477.

Cianciolo RE & GB Hubbard (2005) A review of spontaneous neoplasia in baboons (*Papio* spp.) *Journal of Medical Primatology* 34:51-66.

Day CP, Merlino G & T Van Dyke (2015) Preclinical Mouse Cancer Models: A Maze of Opportunities and Challenges. *Cell* 163:39-53.

Estevez F, Carr A, Solorzano L, Valiente O, Mesa C, Barroso O, Sierra GV & LE Fernández (1999) Enhancement of the immune response to poorly immunogenic gangliosides after incorporation into very small size proteoliposomes (VSSP). *Vaccine* 18:190-197.

Fernández LE, Gabri MR, Guthmann MD, Gómez RE, Gold S, Fainboim L, Gómez DE, & DF Alonso (2010) NGcGM3 Ganglioside: A Privileged Target for Cancer Vaccines. *Clinical & Developmental Immunology* doi:10.1155/2010/814397.

Fernández A, Mesa C, Marigo I, Dolcetti L, Clavell M, Oliver L, Fernández LE, & V Bronte (2011) Inhibition of tumor-induced myeloid-derived suppressor cell function by a nanoparticulated adjuvant. *Journal of Immunology* 186:264-274.

Ferrara N (2005) The role of VEGF in the regulation of physiological and pathological angiogenesis. *EXS* 209-231.410.

Gao GP & L Hennessy (2013) Genomic responses in mouse models poorly mimic human inflammatory diseases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110:3507-3512.

Gavilondo JV, Hernández-Bernal F, Ayala-Ávila M, de la Torre AV, de la Torre J, Morera-Díaz Y, Bequet-Romero M, Sánchez J, Valenzuela CM, Martín Y, Selman-Housein KH, Garabito A, Lazo OC & CENTAURO Group of Investigators (2014) Specific active immunotherapy with a VEGF vaccine in patients with advanced solid tumors results of the CENTAURO antigen dose escalation phase I clinical trial. *Vaccine* 32: 2241-50.

Jayo MJ, Jayo JM, Jerome CP, Krugner-Higby L & GD Reynolds (1988) Maxillo-orbital lymphoma (Burkitt's-type) in an infant Macacafascicularis. *Laboratory Animal Science* 38: 722-726.

Ko EC., Wang X., & Ferrone S (2003) Immunotherapy of malignant diseases. Challenges and strategies. *International Archives of Allergy and Immunology* (132):294-309.

Leroux-Roels G (2010) Unmet needs in modern vaccinology: Adjuvants to improve the immune response. *Vaccine* 28S: 25-36.

Lin YS, Nguyen C, Mendoza JL, Escandon E, Fei D, Meng YG, & NB Modi (1999) Preclinical pharmacokinetics, interspecies scaling, and tissue distribution of a humanized monoclonal antibody against vascular endothelial growth factor. *Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics* 288:371-378.

PH, McKee AS & MW Munks (2009) Towards an understanding of the adjuvant action of aluminium. *Nature Reviews Immunology* 9:287-93.

Mesa C & LE Fernández (2004) Challenges facing adjuvants for cancer immunotherapy. *Immunology and Cell Biology* 82, 644-650.

Mesa C, De León J, Rigley K & LE Fernández (2004) Very small size proteoliposomes derived from *Neisseria meningitidis*:

an effective adjuvant for Th1 induction and dendritic cell activation. *Vaccine* 22:3045-3052.

Mesa C, de Leon J & LE Fernández (2006) Very small size proteoliposomes derived from *Neisseria meningitidis*: An effective adjuvant for generation of CTL responses to peptide and protein antigens. *Vaccine* 24:2692-2699.

Morera Y, Bequet-Romero M, Ayala M, Lamdán H, Agger EM, Andersen P & JV Gavilondo (2008) Anti-tumoral effect of active immunotherapy in C57BL/6 mice using a recombinant human VEGF protein as antigen and three chemically unrelated adjuvants. *Angiogenesis* 11:381-393.

Morera Y, Lamdan H, Bequet M, Ayala M, Rojas G, Munoz Y & JV Gavilondo (2006) Biologically active vascular endothelial growth factor as a bacterial recombinant glutathione S-transferase fusion protein. *Biotechnology and Applied Biochemistry* 44:45-53.

Morera Y, Bequet-Romero M, Ayala M, Velazco JC, Perez PP, Alba JS, Ancizar J, Rodríguez M, Cosme K & Gavilondo JV (2010) Immunogenicity and some safety features of a VEGF-based cancer therapeutic vaccine in rats, rabbits and non-human primates. *Vaccine* 28:3453-3461.

Morera Y, Bequet-Romero M, Ayala M, Pérez PP, Castro J, Sánchez J, Alba JS, Ancizar J, Cosme K & JV Gavilondo (2011) Antigen dose escalation study of a VEGF-based therapeutic cancer vaccine in non human primates. *Vaccine* 30:368-77.

Okaji Y, Tsuno NH, Saito S, Yoneyama S, Tanaka M, Nagawa H & K Takahashi (2006) Vaccines targeting tumour angiogenesis-a novel strategy for cancer immunotherapy. *European Journal of Surgical Oncology* 32:363-370.

Oliver L, Fernández A, Raymond J, Lopez-Requena A, Fernández LE & C Mesa (2012) Very small size proteoliposomes derived from Neisseria meningitidis: an effective adjuvant for antigen-specific cytotoxic T lymphocyte response stimulation under leukopenic conditions. *Vaccine* 30:2963-2972.

Pérez L, Morera Díaz Y, Bequet-Romero M, Ramses Hernández G, Rodríguez Y, Castro Velazco J, Puente Pérez P, Ayala Avila M & JV Gavilondo (2015) Experimental studies of a vaccine formulation of recombinant human VEGF antigen with aluminum phosphate. *Human vaccines & Immunotherapeutics* 11:2030-2037.

Rad FH, Le Buanec H, Paturance S, Larcier P, Genne P, Ryffel B, Bensussan A, Bizzini B, Gallo RC, Zagury D & G Uzan G (2007) VEGF kinoid vaccine, a therapeutic approach against tumor angiogenesis and metastases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:2837-2842.

Seok J, Warren HS, Cuenca AG, Mindrinos MN, Baker HV, Xu W, Richards DR, McDonald-SmithXia HJ& Chen CS (2011) Progress of non-human primate animal models of cancers. *DongwuxueYanjiu* 32:70-80.

Solares AM, Baladron I, Ramos T, Valenzuela C, Borbon Z, Fanjull S, Gonzalez L, Castillo D, Esmir J, Granadillo M, Batte A, Cintado A., Ale M, Fernández de Cossio ME, Ferrer A, Torrens I & López-Saura P (2011) Safety and Immunogenicity of a Human Papillomavirus Peptide Vaccine (CIGB-228) in Women with High-Grade Cervical Intraepithelial Neoplasia: First-in-Human, Proof-of-Concept Trial. ISRN *obstetrics and gynecology* http://dx.doi.org/10.5402/2011/29295. (Fecha de consulta).

Torrens I, Mendoza O., Batte A, Reyes O, Fernández LE, Mesa C & G Guillen (2005) Immunotherapy with CTL peptide and VSSP eradicated established human papillomavirus (HPV) type 16 E7-expressing tumors. *Vaccine* 23:5768-5774.

Uno H, Alsum P, Zimbric ML, Houser WD, Thomson JA & JW Kemnitz (1998) Colon cancer in aged captive rhesus monkeys (Macacamulatta) *American Journal of Primatology* 44:19-27.

Zhou Q (2014) Balancing the welfare: the use of non-human primates in research. *Trends in Genetics* 30:476-8.

# Aspectos taxonómicos y ecológicos del capuchino ecuatoriano *Cebus albifrons aequatorialis* (Primates: Cebidae) en el Ecuador

Luis Albuja V.[1*], Pablo Moreno C.[1] y María Fernanda Solórzano A.[2]

[1]*Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador.*

[2]*Consultora ambiental independiente.*

*l_albuja@hotmail.com

**Resumen**

En los últimos años ha habido aportes importantes al conocimiento de *Cebus albifrons aequatorialis* que dan a conocer registros, tanto en el Ecuador como en la costa norte del Perú, del estado de sus poblaciones en algunos bosques y la distribución potencial para este taxón. Para el presente estudio se realizó un corto trabajo de campo en tres sitios de la costa ecuatoriana y se extrajeron varios datos de algunos estudios inéditos. Se elaboró un mapa con el hábitat disponible para *C. a. aequatorialis*, el cual asciende a 8660 km$^2$. Se analizó la morfología externa, el patrón de coloración, y las características craneales y dentarias de algunos especímenes, comparándolos con *Cebus albifrons yuracus* de la Amazonía. Se encontraron algunas diferencias con la otra subespecie ecuatoriana, pero el material usado en el análisis aún es insuficiente para definir con certeza la ubicación taxonómica. Se considera importante la recuperación ecológica de las áreas de conservación costeras, tanto públicas como privadas, así como la conectividad entre ellas para la supervivencia de este primate.

**Abstract**

**Taxonomic and ecological aspects of the Ecuadorian Capuchin, *Cebus albifrons aequatorialis* (Primates: Cebidae) in Ecuador**

In recent years, there have been some reports on the status of *Cebus albifrons aequatorialis* populations, and the potential distribution of this subspecies in some areas of Ecuador and the northern coast of Peru. Here, we present a map depicting the distribution of *C. a. aequatorialis* based on a short field study conducted at three sites of the Ecuadorian coast, and on unpublished data gathered from previous unpublished studies. The inferred distribution range covers an area of up to 8660 km$^2$. External morphology, coloration patterns, and cranial and dental features of some specimens were studied and compared to *Cebus albifrons yuracus*, another subspecies from the Amazon. Some differences between *C. a. aequatorialis* and *C. a. yuracus* were found, but our analyses are still insufficient to determine their proper taxonomic classification. Public and private conservation areas and their connectivity along the Ecuadorian coast are considered critical for the survival of this primate.

**Palabras clave** Alimentación, aspectos ecológicos, distribución, morfología.

**Key words** Distribution, ecological features, feeding, morphology.

Albuja L, Moreno P & MF Solórzano (2018) Aspectos taxonómicos y ecológicos del capuchino ecuatoriano *Cebus albifrons aequatorialis* (Primates: Cebidae) en el Ecuador. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 411-425.

## INTRODUCCIÓN

A pesar de numerosos esfuerzos realizados en estas últimas décadas (Ledesma *et al.* 2009; Lee *et al.* 2011; Albuja *et al*. 2012, Helgen *et al.* 2013), la mastofauna en el Ecuador aún no es bien conocida. Prueba de esto es el hallazgo constante de nuevas especies, principalmente de los grupos de murciélagos y roedores (Muchhala *et al.* 2005; Lim *et al*. 2010; Jarrín-V & Kunz 2011, Hanson *et al.* 2015). En el grupo de los primates, hasta el momento, se han registrado 22 especies en el Ecuador. De este número, 4 habitan la región costera ecuatoriana, al occidente de los Andes: 1) *Alouatta palliata aequatorialis*, *Ateles fusciceps fusciceps, Cebus capucinus capucinus* y *C. albifrons aequatorialis* (Encarnación & Cook 1998; Emmons & Ferr 1997; Boubli *et al.* 2012). Otra subespecie de *Cebus albifrons* (*C. a. yuracus*), se halla distribuida en la Amazonía del Ecuador y Perú (Ruiz-García *et al.* 2010; Boubli *et al*. 2012). Si bien *C. a. aequatorialis* ha sido registrada en la costa ecuatoriana por algunos investigadores desde hace más de un siglo y medio (Pucheran 1857; Festa 1903; Allen 1914; Lönnberg 1921; Pusch 1941), no había recibido la debida atención hasta recientemente. En la revisión taxonómica de los primates del norte de Colombia, Hershkovitz (1949) incluye a la especie *Cebus aequatorialis* Allen, como parte de *Cebus albifrons*, asignándole un tratamiento del nivel de subespecie junto con otras 12 subespecies, distribuidas en América del Sur. En ese estudio, la subespecie *C. a. aequatorialis* fue asignada a las poblaciones de capuchinos del noroccidente del Ecuador y de las laderas de la cordillera occidental de los Andes hasta los 7000 pies (~2134 m) de altura. Hershkovitz (1949) añade que esta altitud, reportada por Allen (1914) para Gualea, es muy elevada para el rango de distribución de esta especie. Durante las décadas de 1980 y 1990 se efectuaron varias evaluaciones y estudios de la fauna en algunos sectores de la costa ecuatoriana, en las cuales se incluyeron evaluaciones de las poblaciones y aspectos ecológicos de los primates (Madden & Albuja 1989; Emmons & Albuja 1992; Albuja 1997).

En lo referente a la taxonomía, Groves (2001, 2005) reduce a seis el número de subespecies de *C. albifrons*, pero mantiene al capuchino ecuatoriano, *C. a. aequatorialis* como una subespecie distinta. Las investigaciones sobre filogenética molecular (Ruiz-García *et al.* 2010; Boubli *et al*. 2012) no llegan a definir la situación taxonómica del capuchino ecuatoriano y concluyen en la necesidad de obtener más muestras de material científico de este primate para resolver su definitiva ubicación taxonómica. Rylands & Mittermeier (2013) no coincide el año en la bibliografía sugieren que el complejo de *C. albifrons* sea dividido en nueve especies distintas, reconociendo a *Cebus aequatorialis* y *Cebus yuracus* como las especies que habitan en el Ecuador. Posteriormente, Lynch Alfaro *et al*. (2014) recomiendan que los estudios de los monos capuchinos deben continuar y presentan una tabla provisional sobre la taxonomía y distribución de 15 especies de *Cebus*, en la cual también se consideran como especies distintas a *C. aequatorialis* y *C. yuracus*. Con respecto a la distribución de este primate, Albuja & Arcos (2007) afirman que el capuchino ecuatoriano de la región costera ecuatoriana habita los bosques húmedos de las zonas bajas y las laderas de la cordillera occidental de los Andes y los bosques secos suroccidentales afines a la eco-región Tumbesina, al sur del país hasta un nivel altitudinal aproximado de 1800 m s. n. m. Jack & Campos (2012) realizan una gran contribución al conocimiento de estos primates, al evaluar las poblaciones del capuchino ecuatoriano en 11 sitios, en 7 de los cuales se registró su presencia, y 4 de estos fueron nuevas localidades para la subespecie. En ese estudio los autores también elaboraron un modelo de la distribución potencial de *C. a. aequatorialis* y su asociación con algunos factores ambientales. Ellos encontraron una densidad poblacional absoluta de 2 a 22 ind./km$^2$, con una media de 2,4 ind./km$^2$ y el ámbito hogareño de 507 a 561 ha.

Debido a la importancia del capuchino ecuatoriano para la conservación de los ecosistemas costeros del Ecuador y Perú se ha preparado este artículo con el propósito de resumir la información existente, y añadir datos nuevos sobre la distribución y las características cráneo-dentales y externas, con el objetivo último de motivar a los investigadores y organizaciones conservacionistas a realizar un mayor esfuerzo de investigación y conservación que ayude a la definitiva ubicación taxonómica y a la recuperación de las poblaciones de este primate.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para este artículo se recopilaron datos de la literatura publicada acerca del capuchino ecuatoriano; se revisaron los diarios de campo y los informes de los estudios en los que participó el autor principal del presente artículo: 1) Mastofauna de algunos remanentes de bosques de la costa ecuatoriana (Emmons & Albuja 1992); 2) Mamíferos del noroccidente del Ecuador (Albuja & Mena 1989), efectuado entre 1984 y 1988 y 3) Estado actual de *Ateles fusciceps fusciceps* en el noroccidente ecuatoriano (Madden & Albuja 1989). Asimismo, en agosto de 2015 se visitaron tres sitios: Bosque Protector Franco Dávila «Jauneche», Loma del Muerto y Pueblo Seco, en donde se obtuvo información y fotografías de dos ejemplares del capuchino ecuatoriano, mantenidos hace varios años en cautiverio.

Para la elaboración del mapa de distribución del capuchino ecuatoriano se usaron tanto las coordenadas de las localidades citadas en la bibliografía, como también de los datos de los autores de este artículo. La ubicación geográfica de algunas localidades se elaboró con datos de la base de datos de la Sección de Mamíferos del Instituto de Ciencias Biológicas de la Escuela Politécnica Nacional (MEPN) y de la aplicación de Google Earth (Datos del Mapa ©Google 2015). El hábitat real donde se distribuye *C. a. aequatorialis*, se obtuvo al realizar el solapamiento de las capas de cobertura de los remanentes de bosque natural; junto con 13 ecosistemas boscosos de bosque siempreverde (estacional de tierras bajas del Jama-Zapotillo; estacional inundable de llanura aluvial del Jama-Zapotillo; estacional montano bajo de cordillera costera del Pacífico ecuatorial; estacional piemontano de cordillera costera del Pacífico ecuatorial; de tierras bajas del Choco ecuatorial; estacional piemontano de cordillera costera del Choco; montano bajo de cordillera costera del Choco; estacional piemontano del Catamayo-Alamor; estacional piemontano de cordillera Occidental; montano bajo de cordillera Occidental de los Andes; montano bajo del Catamayo-Alamor; piemontano de cordillera Occidental y piemontano del Catamayo-Alamor) y uno de semideciduo (de cordillera costera del Pacífico ecuatorial) propuestos por el MAGAP (Ministerio de Agricultura, Ganadería, Acuacultura y Pesca) y el MAE (Ministerio del Ambiente) (MAGAP-MAE 2014), en donde se ha registrado a *C. a. aequatorialis*, con el fin de visualizar la probable extensión del hábitat del capuchino ecuatoriano.

La morfología externa, coloración del pelaje y características craneales y dentarias, se extrajo de la revisión de 15 especímenes adultos de la colección del MEPN (14 de *C. a. yuracus*, provenientes de 6 localidades amazónicas del Ecuador y 1 ejemplar adulto de *C. a. aequatorialis* de la ciudad de Santo Domingo de los Tsachilas); de los cuales se obtuvieron 13 medidas cráneo-dentales y mandibulares. A las medidas de los ejemplares revisados en el MEPN, se añadieron las mismas medidas de las descripciones originales y otros trabajos relativos (Allen 1914; Hershkovitz 1949; Hill 1960). Las medidas son las siguientes: Longitud máxima del cráneo (LMC), desde la unión de los parietales con el occipital, hasta el extremo anterior del maxilar, sin incluir los incisivos; anchura máxima del cráneo (AC), en los extremos laterales de los temporales, sobre la raíz del zigomático; anchura zigomática (AZ), medida entre los extremos laterales de la raíz temporal; mayor anchura orbitaria (AO), mayor distancia entre los huesos zigomáticos; constricción postorbitaria (CPO), distancia más corta del hueso frontal, detrás de las órbitas, constricción interorbitaria (CIO), distancia más corta del frontal entre las órbitas a la altura de la sutura con los nasales y el maxilar; anchura de la órbita ocular (AOC), mayor anchura horizontal de la órbita ocular, desde el borde interno del zigomático hasta el borde interno de la sutura entre el frontal y el maxilar, altura de la órbita ocular (AOO), mayor altura de la órbita del borde inferior orbital del maxilar, hasta el borde superior en el frontal; anchura máxima del hocico (AMO), anchura máxima del maxilar tomada desde el cíngulo lateral posterior de los caninos superiores; longitud mandibular (LM), longitud desde el cóndilo articular hasta los procesos alveolares de los incisivos medios en el mentón; altura mandibular (AM), distancia entre la parte superior del proceso coronoides, hasta la base de la mandíbula; longitud del canino superior (LCS), desde la formación del cíngulo del canino hasta la punta del canino; rama maxilar (RMX), distancia desde el mesiostylo del eocono del P2 hasta la parte posterior del hypocono del M3 (Hershkovitz 1977). Se aplicó un análisis de varianza de un factor (ANOVA) para conocer las diferencias significativas entre las medidas de *C.*

*a. aequatorialis* y *C. a. yuracus* del Ecuador. Así también, se anotaron las variaciones en la coloración del pelaje y la morfología de ambos taxa.

### Especímenes examinados

La Tabla 1 describe los especímenes utilizados para la obtención de medidas morfométricas, incluyendo especímenes de la MEPN y de distintas fuentes bibliográficas.

## RESULTADOS

### *Cebus albifrons aequatorialis* (Allen 1914)

**Nombres comunes**: Capuchino ecuatoriano (español); Ecuadorian Capuchin (inglés).

**Nombres locales**: Mico (Ecuador); Machín Blanco (Perú) (mencionado por Encarnación & Cook, 1998).

**Sinonimia**:

1857 *Cebus chrysopus* Pucheran, *Revue et Magasin de Zoologie*, Paris, ser. 2, vol. 9. Localidad: Guayaquil.

1903 *Cebus albifrons* Festa, *Bollettino dei Musei di Zoologia e Anatomia Comparata*, Torino, vol. 18. Localidades: Río Peripa y Vinces.

1903 *Cebus flavescens cuscinus* Festa, *Bolletino dei Musei di Zoologia e Anatomia Comparata*, vol. 18, p. 6. Localidad: Vinces.

1914 *Cebus aequatorialis* Allen, *Bulletin of the American Museum of Natural History*. vol. 33. Localidad: Manabí, cerca del nivel del mar.

1941 *Cebus capucinus gracilis* Pusch, *Zeitschrift für Säuget*, vol. 16, p. 193. Localidad: Mindo, Vinces.

1941 *Cebus capucinus versicolor* Pusch, *Zeitschr. Fur. Sauget*, vol. 16, p. 193. Localidad: Guayaquil.

1949 *Cebus albifrons aequatorialis* Hershkovitz, *Proceedings of the United States National Museum*, 98:378.

2013 *Cebus aequatorialis* Rylands & Mittermeier, *Handbook of the Mammals of the World*. 3. Primates.

### Distribución

En el Ecuador este primate habita las zonas bajas, las cordilleras costeras y las laderas occidentales de los Andes (Allen 1914; Lönnberg 1921; Hershkovitz 1949; Albuja & Arcos 2007; Jack & Campos 2012; Solórzano 2014). Jack & Campos (2012) señalan que la altitud máxima de esta especie mencionada por Allen es de 7000 ft (2133,6 m s. n. m.), pero para Gualea es incierta, y al parecer errónea, ya que se encuentra a una altitud inferior. Las altitudes de las 41 localidades tanto del Ecuador como del Perú, muestran que el rango altitudinal oscila entre 17 y 1789 m s. n. m.

En lo que respecta al límite norte de la distribución de *C. a. aequatorialis*, existe un solo registro citado por Baker (1974), Río Verde, al norte de la desembocadura del río Esmeraldas y que ha sido citado por otros autores (Albuja & Mena 1989; Tirira 2008); sin embargo, se presume que hubo errores en la procedencia del espécimen atribuido a *C. a. aequatorialis* y que Baker (op. cit.) utilizó para su artículo. Esto se confirma también con los resultados de los estudios realizados durante cuatro años por Albuja & Mena (1989, informe inédito) y por Madden & Albuja (1989) en el noroccidente ecuatoriano, en donde no fue registrado el capuchino ecuatoriano. En contraste, *C. capucinus* fue contactado en río Barbudo, afluente del río San Miguel-Cayapas, al norte del río Esmeraldas, Reserva Ecológica Cotacachi Cayapas. Un cráneo de este primate fue adquirido de los habitantes del poblado de San Miguel y depositado en las colecciones del Instituto de Ciencias Biológicas de la Escuela Politécnica Nacional. Adicionalmente, se encontró un ejemplar que había sido recolectado en los bosques cercanos al río Barbudo y era mantenido (año 1985) como mascota por Andrés Añapa, en su casa de la mencionada población. La información disponible nos permite evidenciar que el capuchino ecuatoriano es reemplazado al norte de los ríos Esmeraldas-Guayllabamba, por *C. capucinus*, como también lo afirman Jack & Campos (2012). Es decir: el límite norte de la distribución del capuchino ecuatoriano son los ríos Guayllabamba y Esmeraldas (Jack & Campos 2012; Tirira 2011).

Sobre la base de la distribución de *C. a. equatorialis,* estimada por Albuja & Arcos (2007), para el sector suroccidental ecuatoriano se confirmó que los bosques donde habita este primate varían en tamaño, entre 100 y 2000 ha; siendo los bosques de mayor ta-

Tabla 1. Especímenes utilizados para la obtención de mediciones morfométricas.

| Especie | Localidad | Coordenadas | Altitud (m s. n. m.) | Identificación del espécimen | Sexo | Referencia |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Cebus albifrons yuracus* | Orellana: Loreto, San José de Payamino | -0.5004, -77.2833 | 300 | MEPN7692 | Macho | Este estudio |
| | | | | MEPN7691 | Hembra | |
| | | | | MEPN7984 | Macho | |
| | | | | MEPN7706 | Macho | |
| | | | | MEPN7697 | Macho | |
| | | | | MEPN7708 | Macho | |
| | | | | MEPN7694 | Macho | |
| | | | | MEPN7687 | Desconocido | |
| | | | | MEPN7863 | Hembra | |
| | Pastaza: Comunidad Chuyayacu | -1.4743, -77.6506 | 450 | MEPN7563 | Desconocido | Este estudio |
| | | | | MEPN7571 | Desconocido | |
| | Pastaza: Río Rutuno | -1.9200, -77.2300 | 420 | MEPN10976 | Hembra | Este estudio |
| | Zamora Chinchipe: Nangaritza, Miazi, destacamento militar | -4.2834, -78.6333 | 920 | MEPN7470 | Desconocido | Este estudio |
| | Pastaza: Montalvo | -2.0503, -77.0072 | 319 | CNHM41493 | Desconocido | Hershkovitz 1949 |
| *Cebus albifrons aequatorialis* | Santo Domingo de los Tsáchilas: Santo Domingo de los Tsáchilas | -0.2600, -79.1600 | 564 | MEPN7805 | Macho | Este estudio |
| | Pichincha: Km 113 de la carretera Quito - Puerto Quito, Reserva Forestal ENDESA | 0.0506, -79.1150 | 473 | MEPN10700 | Macho juvenil | Este estudio |
| | Pichincha: Mindo | -0.0519, -78.7762 | 1254 | B.M.3491016 | Macho | Hill 1960 |
| | | | | B.M.3491014 | Desconocido | |
| | Manabí: Cerca del nivel del mar, Río de Oro | No disponible | No disponible | AMNH34273 | Macho y hembra | Allen 1914 |

maño y de topografía accidentada los que presentan un mejor estado de conservación. La mayor superficie del área de distribución de esta especie incluye algunos sectores de bosques en mejor estado de conservación en áreas protegidas como el Parque Nacional Machalilla, el Bosque Protector Cerro Blanco y la Reserva Ecológica Manglares Churute. De acuerdo con el análisis de la cobertura vegetal de 2007, se estimó que el área de distribución se habría reducido a menos del 1 % de la cobertura vegetal original, quedando solo alrededor de 18000 ha.

En el mapa actualizado con la distribución potencial del capuchino ecuatoriano de Campos & Jack (2013) se identificaron cuatro regiones de importancia para la conservación de estos primates. Tres de estas localizadas en el Ecuador: 1) Montañas de Chongón-Colonche, al occidente de Guayaquil; 2) La costa norte de la provincia de Manabí; y 3) Laderas bajas y meridionales de la cordillera occidental de los Andes; así como una en Perú, que incluye la región de Tumbes y Piura. Los autores identificaron 1 área de 5028 km$^2$ de bosque, con condiciones apropiadas para la vida de una población de 12500 individuos de esta especie. Sin embargo, los citados autores afirman que debido a los factores antropogénicos, dicha población debe ser considerablemente menor a la estimada, por lo que recomendaron tomar las medidas de conservación más urgentes.

Hasta el momento se han acumulado 41 localidades con registros de *C. a. aequatorialis* en la costa del Pacífico del Ecuador y Perú. De este número, 38 pertenecen al Ecuador y las 3 restantes al Perú (Figura 1 y Tabla 2). En el Ecuador existen 866 031 ha con áreas de vegetación natural, con distintos grados de intervención humana (Figura 1), que forman el hábitat idóneo para *C. a. aequatorialis*; principalmente islas de pequeño tamaño (unas pocas ha) y solo algunas localidades son medianas. Algunas zonas con remanentes medianos son las montañas de Chongón-Colonche y del Parque Nacional Machalilla (95 377 ha), ubicados

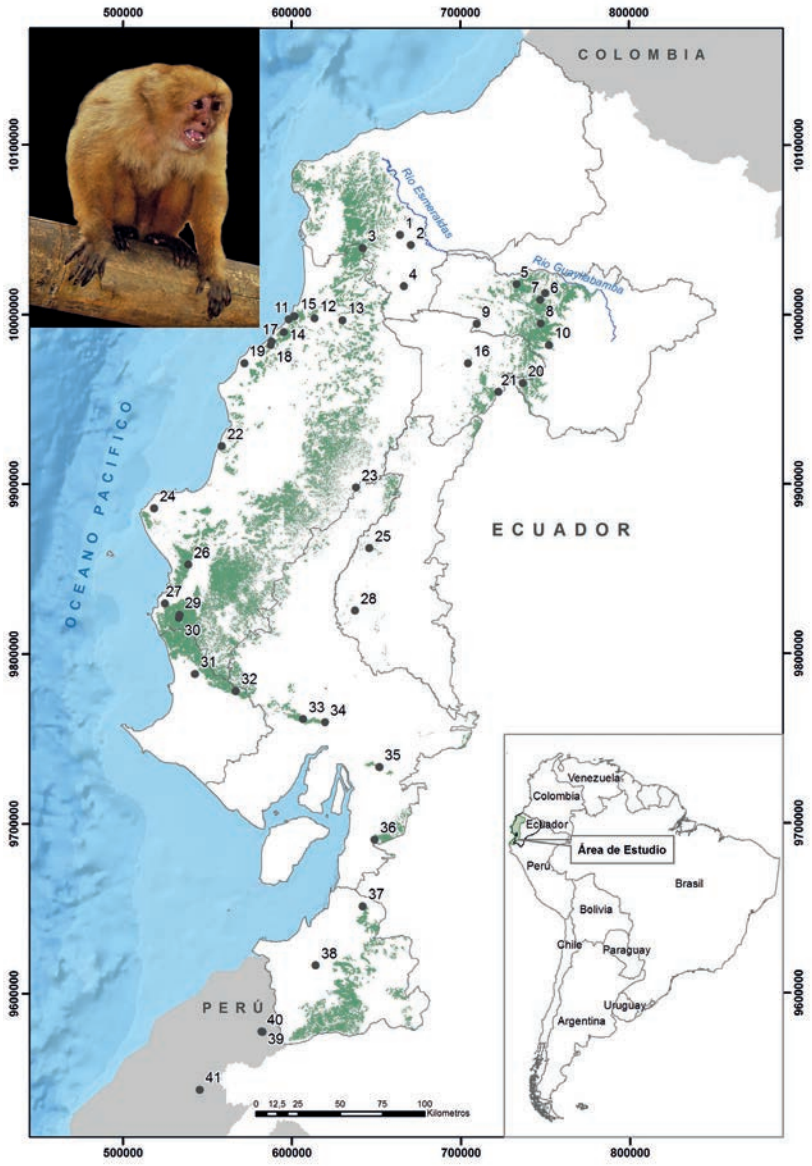


Figura 1. Localidades de registro de *Cebus albifrons aequatorialis* y los remanentes de bosque natural dentro de su rango de distribución en Ecuador. Parte superior izquierda: Ejemplar hembra en cautiverio del sector de «La Chorrera» al norte de la provincia de Manabí. Foto: L. Albuja.

al sur de Manabí, norte de Santa Elena y Guayas. Otros bosques remanentes importantes se hallan en las montañas costeras de la provincia de Manabí y sur de Esmeraldas; y el occidente de la provincia de Pichincha, sectores de Gualea y Pacto. Entre estos tipos de bosques costeros del Ecuador sobresalen 13, por ser áreas protegidas, ya sea por el Estado o por gobiernos autónomos descentralizados y organizaciones privadas (Tabla 2). La zona de las estribaciones centrales y meridionales de la cordillera Occidental se presenta muy alterada y con áreas boscosas muy pequeñas. En el Perú, las localidades de registro están restringidas a la región Tumbesina, en el extremo norte, junto a la frontera con el Ecuador.

## Características morfológicas

En la publicación de los monos de Sudamérica de Allen (1914) se presenta una descripción detallada de las características morfológicas externas y cráneo-dentales de este taxón, que son la base de la descripción que se presenta a continuación:

La coloración general del cuerpo (Figura 1), desde la parte posterior de la nuca, es de color canela rojizo, más oscuro a lo largo de una línea media de la espalda. Los ejemplares de las zonas andinas son más oscuros (Hershkovitz 1949). Los lados de la cabeza y la frente son de color blanco amarillento. Presentan una línea negruzca transversal que desciende desde la frente hasta la nariz, y una línea negruzca poco conspicua que se extiende desde el borde posterior del ojo hasta el hocico. Extremidades de coloración canela rojizo externamente. Las manos y los pies son más oscuras (café oscuro) que los brazos y las piernas. El vientre es más pálido que los lados del cuerpo y el pecho es más claro que el vientre. La parte superior de la cola es café grisáceo, más oscuro que el cuerpo y que la parte inferior de la cola.

Las siguientes características han sido presentadas por varios autores (Allen 1914; Hill 1960; Rylands & Mittermeier 2013): la longitud total (holotipo y paratipo) del cuerpo es de 84-93 cm; la longitud de cabeza y cuerpo 35-51 cm; cola 39,5-50 cm; pata posterior de 12,4-13 cm. El cráneo en hembras y machos adultos: largo total es de 88,3-97 mm; la longitud basal en el rango de 60-67 mm; la anchura zigomática es de 68 mm; la anchura orbital de 49-58 mm; la región interorbitaria de 4-6,2; la región postorbitaria de 38,6-41 mm; anchura de los caninos 23,5-28,5 mm; anchura del cráneo de 50-53 mm; longitud palatal 29-33 mm; anchura palatal a través del m1 18-19,2 mm; longitud de los nasales 13-18 mm; hilera maxilar 21-23,4 mm.

Tabla 2. Localidades de registro de *C. a. aequatorialis* y su correspondiente número en el mapa de distribución.

| No. Mapa | Localidad | Altitud (m s. n. m.) | UTM Long. | UTM Lat. | Referencia |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Pambilar | 18 | 664372,60 | 10046831,36 | Baker 1974 |
| 2 | Quinindé | 100 | 670846,36 | 10040878,22 | Baker 1974 |
| 3 | Bilsa | 300-750 | 642,164,810 | 10,039,092,280 | Charlat *et al*. 2000 |
| 4 | Mache | 143 | 666,645,194 | 10,016,586,857 | Baker 1974 |
| 5 | Mashpi | 800-900 | 733,386,584 | 10017864,79 | MECN 2010 |
| 6 | Gualea | 914-1524 | 750,381,534 | 10,012,495,786 | Lönnberg 1921 |
| 7 | Las Tolas | 1180-1666 | 747,660,229 | 10,008,702,815 | Solórzano 2014 |
| 8 | Mindo | 500-600 | 747824,37 | 9994645,91 | Pusch 1941 |
| 9 | Reserva Forestal ENDESA | 473 | 709,791,330 | 9994407,45 | MEPN |
| 10 | La Unión, Pichincha | 1789 | 752,774,958 | 9,981,933,836 | MECN 2010 |
| 11 | El Palmar | 20-300 | 598,375,437 | 9,997,033,018 | Albuja & Arcos 2007 |
| 12 | Bosq. Protec. Cerro Pata de Pájaro | 560-800 | 613,621,123 | 9,997,728,244 | Parker & Carr 1992 |
| 13 | Pueblo Seco | 402 | 630,175,421 | 9,996,526,307 | Obs. Pers. Albuja & Moreno 2015 |
| 14 | Reserva Forestal Lalo Loor | 308 | 595,465,139 | 9,989,487,406 | Jack & Campos 2012 |
| 15 | Loma del Muerto | 99 | 601875,81 | 9999052,53 | Festa 1903; Obs. Pers. Albuja & Moreno 2015 |
| 16 | Santo Domingo de los Tsáchilas | 564 | 704,779,280 | 9,971,247,260 | MEPN |
| 17 | Reserva Biológica Tito Santos | 285 | 588,160,138 | 9,983,992,603 | Jack & Campos 2012 |
| 18 | Cordillera de Jama | 30-240 | 587556 | 9981854 | Albuja & Arcos 2007 |
| 19 | Hacienda Paraíso | 153 | 572,035,766 | 9,971,253,707 | Jack & Campos 2012 |
| 20 | Reserva Biológica La Hesperia | 1100 - 2040 | 737,112,596 | 9,959,460,313 | Jack & Campos 2012 |
| 21 | Bosque Integral Otonga | 1891 | 722666,29 | 9954254,1 | Jarrín 2001 |
| 22 | Chirije | 103 | 558,631,681 | 9,922,327,191 | Jack & Campos 2012 |
| 23 | Rio Peripa | 17 | 638,176,558 | 9,897,977,119 | Festa 1903; Pusch 1941 |
| 24 | Refugio Pacoche | 297 | 518,530,656 | 9,885,782,283 | Cervera *et al*. 2015 |
| 25 | Bosque Protector Jauneche | 50-70 | 646,135,770 | 9,862,178,740 | Parker & Carr 1992; Campos & Jack 2012 |
| 26 | La Planada (Tablón y Gramales) | 570 | 538,752,443 | 9,852,583,069 | Albuja & Arcos 2007 |
| 27 | El Pital, Parq. Nac. Machalilla | 597 | 524,765,079 | 9,829,606,942 | Hores 2006 |
| 28 | Vinces | 17 | 637668,81 | 9825374,66 | Pusch 1941 |
| 29 | San Sebastián, Parq. Nac. Machalilla | 600-700 | 533440,56 | 9822895,03 | Albuja 1997; Emmons & Albuja 1992 |
| 30 | La Mocora, Parq. Nac. Machalilla | 500-600 | 533099,68 | 9821117,72 | Albuja 1997 |
| 31 | Reserva Ecológica Loma Alta | 315 | 542627 | 9788162 | Albuja & Arcos 2007; Jack & Campos 2012 |
| 32 | Cordillera La Tapada | 395 | 566,883,398 | 9,778,030,297 | Albuja & Arcos 2007 |
| 33 | Bosque Protector Cerro Blanco | 100-420 | 606,669,221 | 9,761,469,041 | Albuja 1992; Jack & Campos 2012 |
| 34 | Guayaquil | 150 | 619,658,839 | 9,759,608,620 | Pucheran 1857; Pusch 1941 |
| 35 | Res. Ecol. Manglares-Churute | 243 | 651,900,005 | 9,733,268,443 | Albuja & Arcos 2007; Jack & Campos 2012 |
| 36 | Reserva Cerro de Hayas-Naranjal | 211 | 649,120,935 | 9,690,472,330 | Jack & Campos 2012 |
| 37 | Cooperativa 31 de agosto | 450-800 | 642007 | 9651319 | Albuja & Arcos 2007 |
| 38 | Cerro Azul | 463-820 | 614,049,104 | 9,616,569,394 | Albuja & Arcos 2007 |
| 39 | Zona de Reserva Tumbes | 434 | 582533,97 | 9577518,33 | Encarnación & Cook 1998 |
| 40 | El Caucho | 369 | 581984 | 9,577,590,002 | Hurtado & Pacheco 2015 |
| 41 | Parq. Nac. Cerros de Amotape | 767 | 545,443,737 | 9,543,422,819 | (*) |

(*) Hurtado & Pacheco 2015, Pulido & Yockteng 1983, Encarnación & Cook 1998, Pacheco & Cadenillas 2005 datos no publicados.

## Comparación de características cráneo-dentales de *C. a. aequatorialis* y *C. a. yuracus*

Las 13 medidas a continuación descritas fueron las mismas utilizadas en las descripciones originales (Allen 1914; Hershkovitz 1949), las cuales muestran el promedio (en milímetros) de cada una para *C. a. yuracus* y *C. a. aequatorialis*, y entre paréntesis las máximas y mínimas de cada medida y el número de ejemplares (n). Según el análisis de varianza (ANOVA) se encontraron diferencias significativas en 5 (AZ, CPO, CIO, AM, LCS) de las 13 medidas:

*Cebus albifrons yuracus*. LMC: 96,7 (92,67-106,7; n=14); AC: 54,8 (52,8-58,65; n=14); AZ: 61,4 (56,68-65,32; n=14); AO: 52,9 (46,66-58,9; n=14); CPO: 42,9 (40,36-45,66; n=12); CIO:5,3 (3,62-6,41; n=12); AOC: 21,0 (19,94-23,39; n=12); AOO:21,8 (18,44-24,28; n=12); AMO: 26,7 (24,4-29,02; n=12); LM: 61,3 (56,95-64,47; n=11); AM: 31,5 (29,57-34; n=11); LCS: 10,1 (7,47-15,63; n=10); RMX: 22,2 (20,9-23,8; n=12).

*Cebus albifrons aequatorialis*. LMC: 94,5 (88,3-97,78; n=5); AC: 52,2 (50-53,4; n=5); AZ: 67,0 (64,1-68,8; n=4); AO: 53,8 (49-58; n=5); CPO:39,5 (38,6-41; n=3); CIO: 5,3 (4-6,53; n=5); AOC: 20,9 n=1; AOO: 21,2 n=1; AMO: 27,8 (23,5-31; n=5); LM: 60,8 (54,6-65,8; n=3); AM: 34,8 n=1; LCS: 16,1 n=1; RMX: 22,0 (20,5-23,4; n=5).

Las características cráneo-dentales no han sido tratadas a profundidad, ni en la descripción original ni en estudios posteriores (Allen 1914; Hershkovitz 1949; Hill 1960; Rylands & Mittermeier 2013). En el presente estudio se llegaron a determinar algunas diferencias diagnósticas entre *C. a. aequatorialis* y *C. a. yuracus* sin que este nivel de análisis haya llegado a establecer una separación clara entre ambas subespecies.

1. Los arcos zigomáticos de *C. a. aequatorialis* son significativamente más extendidos lateralmente (p=0,042) que los de *C. a. yuracus* (67,25 y 68 *vs.* 61,4 de promedio).
2. La mayor anchura orbitaria es similar en tamaño en ambas especies (p=0,635), sin embargo, se puede notar que las crestas supraorbitales del frontal son casi rectas (vistas de frente), en *C. a. aequatorialis* y en *C. a. yuracus* se inclinan hacia abajo, en la sutura con los huesos zigomáticos.
3. La constricción postorbitaria en *C. a. aequatorialis* es más angosta (p=0,016) y el frontal en su parte superior es menos elevado que *C. a. yuracus*.
4. La hilera maxilar en *C. a. aequatorialis* es casi paralela en individuos adultos, mientras que en *C. a. yuracus,* convergen ligeramente en la parte anterior del maxilar. Los caninos de ambas especies son mucho más largos en los machos que en las hembras (Hill 1960).
5. Otra característica notable es que en todos los ejemplares de *C. a. yuracus,* el hueso palatino tiene una sutura en forma de U con el maxilar y su extremo anterior no sobrepasa al M1, mientras que el palatino en *C. a. aequatorialis* tiene forma de V y sobrepasa el M1 (Figura 2).
6. La mandíbula del ejemplar MEPN7805 de *C. a. aequatorialis* es más larga que los ejemplares machos adultos de *C. a. yuracus* revisados, y se puede observar lateralmente que el mentón de *C. a. aequatorialis* forma un ángulo de casi 90º [lo cual es notorio inclusive en ejemplares muy jóvenes (MEPN10700)], mientras que el mentón de *C. a. yuracus* no forma un ángulo sino es más bien encorvado hacia los alvéolos de los incisivos.
7. El m3 de *C. a. aequatorialis* es casi del tamaño del m2, mientras que en *C. a. yuracus*, el m3 es de poco más del 50 % del tamaño del m2.

## Comparación de los patrones de coloración de *C. a. aequatorialis* y *C. a. yuracus*

Tanto *C. a. yuracus* como *C. a. aequatorialis* son de color ocráceo en su aspecto general, con algunas variaciones en la tonalidad que generalmente se aclara en los ejemplares que son jóvenes y se oscurece en ejemplares más adultos (Allen 1914; Hershkovitz 1949). Además de las características descritas por Allen (1914) y Hershkovitz (1949) en cuanto a la coloración entre las dos especies, ambas formas presentan un casco de coloración oscura (Hill 1960). Sin embargo, en los ejemplares de *C. a. yuracus* estudiados, este casco es de tonalidad oscura, llegando a ser de color sepia (Color 119) según Smithe (1975); mientras que en los ejemplares de *C. a. aequatorialis* observados, estos cascos son de tonalidades mucho más claras, llegando a ser de color café natal (Smithe 1975, Color 219A) en los ejem-

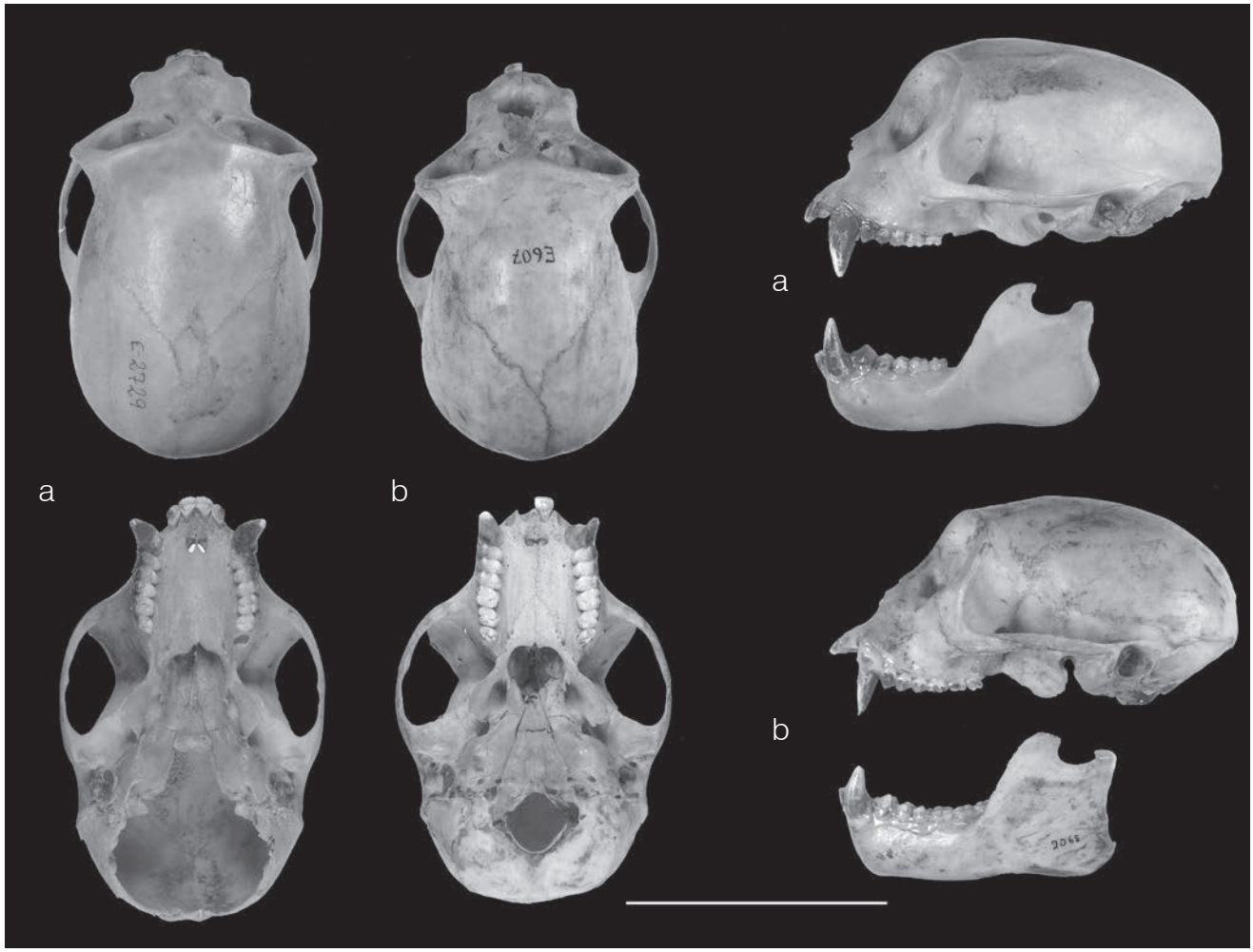


Figura 2. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo y mandíbula de 2 machos adultos. a) *C. a. yuracus* (MEPN7708) y b) *C. a. aequatorialis* (MEPN7805). Escala 6 cm.

plares más jóvenes; hasta un color amarillento en los más viejos. La franja dorsal que recorre hasta el extremo distal de la cola, es mucho más oscura en los ejemplares adultos de *C. a. yuracus*; mientras que en *C. a. aequatorialis* es más tenue (Rylands & Mittermeier 2013). La coloración de los lados del cuerpo, la nuca y la cola en *C. a. yuracus* es de tonalidad tabaco marrón (Hershkovitz 1949), mientras que los lados del cuerpo, la nuca y la cola de *C. a. aequatorialis* es menos oscuro, de color rufo acanelado (Allen 1914) pudiendo ser en ejemplares más jóvenes hasta canela (Smithe 1975, color 123A). Los pelos de *C. a. aequatorialis* son más erizados que los de *C. a. yuracus* que tiene pelos lacios y ceñidos al cuerpo, por lo que el pelo de *C. a. yuracus* parece más brillante y más corto que el de *C. a. aequatorialis*. La coloración de los antebrazos y dorsos de las manos de *C. a. yuracus* son, en aspecto general, café grisáceos (Hershkovitz 1949; Hill 1960; Rylands & Mittermeier 2013), que según Smithe (1975) corresponde a un color gris-pardo (color 119D), mientras que *C. a. aequatorialis* muestra una coloración café más oscura (Allen 1914; Rylands & Mittermeier 2013) siendo de una tonalidad pardo oscura (Smithe 1975), aunque en los ejemplares adultos se torna amarillenta.

El pelaje del vientre en ambas especies también es muy variable, sin embargo, en *C. a. yuracus* es de coloración gris amarillenta (Hershkovitz 1949), muy contrastante con la tonalidad ocrácea de los lados del cuerpo, pero de tono homogéneo desde el pecho hasta el abdomen; mientras que *C. a. aequatorialis* tiene una tonalidad más clara (Allen 1914). La coloración ventral de *C. a. aequatorialis* es café sayal (Smithe 1975, color 223C), un poco más claro en los ejemplares subadultos, pero el abdomen es más oscuro que el pe-

cho, teniendo una tonalidad pardo brillante (Smithe 1975, color 119C), y café mikado (Smithe 1975, color 121C) en ejemplares adultos; y la coloración de todo el cuerpo se vuelve homogénea, tendiendo a una tonalidad arcillosa en los viejos (Smithe 1975, color 123B), sin embargo, la tonalidad puede variar entre los individuos, tornándose más oscura en la vejez (Allen 1914). La cola de ambas especies es de color café oscuro por arriba y más pálido por debajo (Allen 1914; Hershkovitz 1949). La cola en ejemplares adultos de *C. a. aequatorialis* tiene una apariencia más afelpada que la de *C. a. yuracus*.

## Aspectos ecológicos de *C. a. aequatorialis*

### Alimentación

Los estudios acerca de la dieta de los primates del género *Cebus* (van Schaik & Noordwijk 1988; Solórzano 2014) indican que consumen desde pequeñas lagartijas, aves y sus huevos, hasta pequeños mamíferos como ratones y raposas. Entre las plantas sobresalen las pertenecientes a las familias Moraceas, Annonaceas, Fabaceae y Scheelea (de la Torre 2010), pero prefieren las del género *Ficus*. Por lo tanto la dieta del capuchino ecuatoriano es omnívora, consume una amplia gama de frutos, semillas, inflorescencias, pequeños vertebrados e invertebrados; la principal fuente de calorías proviene de algunas frutas y la proteína la obtienen de algunos vertebrados e invertebrados (van Schaik & Noordwijk, 1988).

Solórzano (2014) encontró que el capuchino ecuatoriano emplea en la alimentación el 50 % de tiempo dedicado a las actividades diarias. Mientras que Robinson & Janson (1987) afirman que un grupo promedio podría emplear el 80 % de su tiempo buscando y alimentándose de materia vegetal, hojas, retoños y frutos, y destinar el 20 % en consumir materia animal: insectos en todos sus estadios, ranas arbóreas, lagartijas y miel de melipónidos.

La preferencia de alimentos está relacionada con la época del año, lo que determina si el primate baja o no de los árboles y la frecuencia. Por ejemplo, los monos bajan de los árboles con el fin de obtener frutos maduros que han caído de los árboles, como consecuencia de la variación estacional. En la época seca se les ha observado en el suelo buscando insectos entre las hojas caídas; los insectos también pueden ser consumidos en las bromelias de las cuales también aprovechan las hojas jóvenes (van Schaik & Noordwijk 1988).

Se ha identificado una lista de plantas que son consumidas por *C. a. aequatorialis*, en la zona Tumbesina del Perú. Encarnación & Cook (1998) reportan 13 especies de plantas consumidas por este primate, mientras que en el Ecuador se reporta el consumo de 18 especies de plantas en la zona noroccidental de la provincia de Pichincha (Solórzano 2014). En ambos estudios se afirma el consumo de hojas, retoños de hojas, frutos y semillas. Así también se dice que existe mayor consumo de especies de árboles, seguido por las epífitas y arbustos; mientras que el consumo de lianas y hemiepífitas es menos frecuente. La lista adjunta reúne 30 especies de plantas que forman parte de la dieta del capuchino ecuatoriano; algunas de estas reportadas por moradores de las zonas de estudio (Tabla 3). Esta lista de plantas consumidas como parte de la dieta del capuchino ecuatoriano debe considerarse preliminar, dado que se conoce que esta especie aprovecha muy bien todos los recursos del bosque o de las zonas donde se encuentra forrajeando, y además debe tenerse en cuenta la falta de estudios a lo largo de su distribución en los variados ecosistemas donde este primate está presente, tales como zonas en buen estado de conservación, bosques secundarios y en agroecosistemas (Jack & Campos 2012; Solórzano 2014).

### Densidad poblacional y «home range»

Algunos estudios de la densidad poblacional de *C. a. aequatorialis* han sido realizados en los remanentes de bosques costeros ecuatorianos (Emmons & Albuja 1992; Albuja & Arcos 2007; Jack & Campos 2012). La densidad varía entre 2 ind./km$^2$ en el Bosque Protector Cerro Blanco y 22 ind./km$^2$ en el Bosque Protector Franco Dávila «Jauneche». De acuerdo con Jack & Campos (2012) el rango de hábitat o «home range» oscila entre 507 y 561 ha. La composición social del grupo incluye un mayor número de hembras adultas que de machos, y los individuos juveniles son más numerosos que los adultos (Jack & Campos 2012). Los mismos autores manifiestan que los capuchinos tienen una fuerte selección por los bosques maduros ubicados cerca de los ríos, como también lo han podido comprobar los autores del presente artículo, en áreas como el Bosque Protector «Jauneche» y el Bosque Protector Cerro Blanco.

Tabla 3. Lista de especies de plantas componentes de la dieta de *Cebus albifrons aequatorialis*.

| Familia | Especies | Nombre común | Hábito | Consumo[a] | Autor[b] |
|---|---|---|---|---|---|
| Apocynaceae | *Tabernaemonta columbiensis* | Huevo de tigre | Árbol | HJ | 2 |
| | sp. | Bromelia | Epífita | HJ | 2 |
| Bromeliaceae | sp.2 | Bromelia | Epífita | HJ | 2 |
| | sp.3 | Bromelia | Epífita | HJ | 2 |
| Clusiaceae | *Tovomitopsis nicaraguensis* | - | Árbol | HJ, FL | 2 |
| Fabaceae | *Inga silanchensis* | Guaba | Árbol | FM | 2 |
| | *Inga fendleriana* | Guaba | Árbol | FM | 2 |
| | *Inga edulis* | Guaba bejuco | Árbol | FM | 1, 2 |
| | *Inga* sp. | Guaba | Árbol | FM, HJ, BR, FL | 1 |
| | *Inga* sp. 1 | Guaba | Árbol | FM | 2 |
| | *Myroxylon peruiferum* | Quina colorada | Árbol | SE | 1 |
| | *Centrolobium ochroxylum* | Amarillo | Árbol | SE | 1 |
| Malvaceae | *Guazuma ulmifolia* | Guazmo | Árbol | FR, HM | 1 |
| Moraceae | *Ficus cuatrecasacana* | Tonglo | Árbol | FM, HJ, BR, FL | 2 |
| | *Ficus cervantesiana* | - | Árbol | FM | 2 |
| | *Maquira* sp. | - | Árbol | FM | 1 |
| | *Maclura tinctoria* | Moral fino | Árbol | FM | 1 |
| Lauraceae | *Persea rigens* | Aguacatillo | Árbol | HJ, HM, FL | 2 |
| Cecropiaceae | *Coussapoa contorta* | Bumadi | Hemiepifíta | FM, FI, HJ, BR, FL | 2 |
| | *Cecropia gabrielis* | Guarumo | Árbol | FM, FI, HJ, BR, FL, HM | 2 |
| Euphorbiaceae | *Croton magdalensis* | Sangre de drago | Árbol | HJ | 2 |
| Melastomataceae | *Miconia sodiroi* | - | Arbusto | HJ, BR, PE | 2 |
| Macgraviaceae | *Macgravia coriaceae* | - | Liana | HJ, FL | 2 |
| | *Mycianthes ropaloides* | Arrayan negro | Árbol | FM, HJ | 2 |
| Myrtaceae | *Psidium guajaba* | Guayaba | Árbol | FM | 1 |
| | *Psidium rostratum* | Valla | Árbol | FM | 1 |
| Ulmaceae | *Celtis iguanaea* | Uña de gato | Enredadera | FM | 1 |
| Sapotaceae | *Chysophylum lucentifolium* | - | Árbol | FM | 1 |
| Sapindaceae | *Sapindus saponaria* | Jaboncillo | Arbusto | SE | 1 |
| Combretaceae | *Terminalia valverdae* | - | Árbol | SE | 1 |

aHJ=Hojas jóvenes, FI=Frutos inmaduros, FM=Frutos Maduros, BR=Brotes, HM=Hojas Maduras, FL=Flores, PE=Pecíolos, SE= Semillas.
b1=Encarnación & Cook 1998, 2=Solórzano 2014.

## Conservación

El capuchino ecuatoriano, como ocurre con las otras tres especies de primates que habitan los bosques de la región costera del Ecuador, ha sufrido serios impactos en sus hábitats que han puesto en peligro la supervivencia de sus poblaciones. La fragmentación de los bosques naturales de la costa ecuatoriana es un factor importante que probablemente estaría incidiendo en la disminución de las poblaciones y en la pérdida de la variabilidad genética, como ocurre en Colombia con el mono aullador (Goméz-Posada 2006). En muchos sitios estos monos también sufren impactos por la cacería y la captura para ser utilizados como mascotas, como se constató en el trabajo de campo para este estudio. El capuchino ecuatoriano es un taxón emblemático de la fauna ecuatoriana y en especial de la costa, que inclusive en varios parques urbanos de Guayaquil son representados en afiches y esculturas; sin embargo, muy poco se ha hecho para mejorar las condiciones ecológicas de los bosques donde habita.

## DISCUSIÓN

La taxonomía del capuchino ecuatoriano desde mucho tiempo atrás ha sido controversial, por un lado el taxón ha sido tratado como una subespecie del complejo de *Cebus albifrons* (Hershkovitz 1949; Emmons & Albuja 1992; Albuja 2002; Ruiz-García 2010) y por otra parte como una especie distinta (Rylands & Mittermeier 2013; Lynch-Alfaro *et al.* 2014; Cervera *et al*. 2015; Cornejo & de la Torre 2015). De las 41 localidades de registro del capuchino ecuatoriano por lo menos en 10 del territorio ecuatoriano dejó de existir este primate, ya que en la actualidad son zonas con poblaciones humanas.

Los estudios de la distribución geográfica de *C. a. aequatorialis* realizados en estos últimos años, incrementaron el número de localidades de registro para este taxón y en algunos sitios se ha estudiado también las poblaciones y sus hábitats (Emmons & Albuja 1992; Jack & Campos 2012; Campos & Jack 2013). La distribución estimada por Albuja & Arcos (2007) y Campos & Jack (2012) y los datos del presente estudio, indican que casi todas las áreas remanentes de bosques en donde estos viven son muy pequeñas y muchas de éstas están aisladas, quedando solo unas pocas localidades de mayor tamaño (95 376,96 ha), con poblaciones que podrían ser viables a largo plazo. Jack & Campos (2012) afirman que este primate tiene disponibles 5028 km$^2$ de bosque, con una población de 12500 individuos, pero que este número estimado podría ser notablemente menor. En este estudio se incluyeron las áreas de las estribaciones occidentales andinas donde también habita esta especie, por lo que el área total de bosque con poblaciones potenciales de este primate ascendió a 8660,31 km$^2$. Sin embargo, la región costera ecuatoriana es la zona más poblada del país y que desde hace mucho tiempo ha sufrido un fuerte impacto de las diferentes actividades humanas que ya han sido evaluadas por varios autores (Dodson & Gentry 1991; Parker & Carr 1992; Sierra 1999; MAE 2013), constituyéndose en un grave problema para la conservación de la vida silvestre. Algunas de las áreas más grandes con bosques naturales donde habita este primate se hallan protegidas y se puede asumir que podrían mantener las poblaciones por largo tiempo, siempre y cuando se continúe con el cuidado y aplicación de los planes de conservación. También es importante para la conservación de la especie y de la biodiversidad en general, los aportes de las fundaciones dedicadas a la conservación y entidades seccionales del Ecuador (provincias, cantones y parroquias), que en estos últimos tiempos se han incrementado notablemente, ampliando la lista de áreas de conservación o bosques protectores. Las demás áreas medianas donde se conoce que habitan estos primates, así como otras pequeñas en las cuales se supone que pudieran existir, paulatinamente se van reduciendo en extensión y transformándose en zonas no aptas para la vida de estos monos. En varias ocasiones los autores de este estudio han observado (y es muy conocido entre los pobladores de la costa donde habita este primate) que los monos bajan de los árboles y se trasladan en busca de frutos a zonas de cultivos junto a centros poblados, lo que muestra la escasa cantidad de recursos alimenticios de esos remanentes de bosque y también la pequeña superficie de los mismos.

Del análisis morfológico realizado en este estudio se encontró que *C. a. aequatorialis* posee algunas características distintas de *C. a. yuracus*, subespecie afín y la más cercana en su distribución geográfica, que habita la Amazonía, al este de los Andes del Ecuador y Perú. Sin embargo, el presente estudio del mono capuchino ecuatoriano se efectuó únicamente con tres especímenes, y solo un adulto fue utilizado para el análisis morfométrico, por lo cual es altamente probable que no se haya obtenido la variación morfológica presente en este taxón y por ello estos caracteres no pueden ser generalizados para el diagnóstico de *C. a. aequatorialis*. Las características de coloración de los ejemplares de *C. a. yuracus* analizados muestran que hay una gran variación entre sí, lo que probablemente también ocurre con el capuchino ecuatoriano. Lo mismo acontece con los estudios filogenética molecular y filogeografía (Ruiz-García *et al.* 2010), los que concluyen que *C. a. aequatorialis* está relacionado con los correspondientes de la Amazonía, pero no todos los análisis son consistentes. Los estudios filogenéticos de *Cebus por* Boubli *et al*. (2012) tampoco llegan a definir la situación taxonómica de este taxón. Por lo expuesto, se requiere de un material comparativo más grande para poder efectuar una mejor caracterización de este primate, tanto en su morfología, como en sus características moleculares, para poder analizar el grado de diferenciación en comparación con los demás miembros del complejo *C. albifrons* y solucionar el problema de la determinación taxonómica.

Nuestra compilación de las 30 especies de plantas que hasta el momento se conoce que forman parte de la dieta del capuchino ecuatoriano representa solo un primer intento en determinar la composición de la dieta de este primate. Sin embargo, esta lista seguramente se incrementará cuando se realicen estudios con más tiempo de duración y en los otros tipos de vegetación en donde habita este primate.

Los bosques de las laderas de la cordillera Occidental del Ecuador también han sido alterados, pero no en la proporción de los sectores costeros. La parte noroccidental, especialmente las zonas de influencia de las carreteras, vía férrea y caminos vecinales han sufrido impactos mayores. Hay otras zonas muy agrestes que se hallan en el sector central y sur de la cordillera, que requieren más evaluaciones para determinar el verdadero estado de las poblaciones de estos primates. Al contrario de lo que sucede en la costa ecuatoriana, el área peruana de distribución de este primate, el bosque de la región Tumbesina y en especial la Reserva de la Biósfera del Noroeste, se mantiene en mejores condiciones ecológicas tanto por su gran extensión, como por la escasa población humana en sus alrededores (Campos & Jack 2012), lo que podría garantizar un mejor futuro para las poblaciones de esta especie.

Un aspecto ecológico importante para la conservación de *C. a. aequatorialis*, es su aparente capacidad de adaptación a varios tipos de bosque, desde los primarios en buen estado de conservación, hasta los bosques secundarios y áreas de cultivo (Jack & Campos 2012). Para la conservación de este primate será determinante la labor que se realicen en las áreas protegidas, tanto estatales como de los gobiernos autónomos descentralizados y las privadas, para el mejoramiento de las condiciones ecológicas de los bosques y el establecimiento posterior de la conectividad entre ellos. Las actividades enlistadas en la iniciativa de conservación propuesta por Lynch-Alfaro *et al.* (2014), la cual contempla acciones como las evaluaciones rápidas del capuchino ecuatoriano en áreas sin estudios previos o el estudio de las poblaciones en áreas de interés, el desarrollo de métodos estandarizados que permitan el análisis de las poblaciones en las diferentes áreas de distribución, la creación y mantenimiento de un acceso abierto a una página web para los datos de este primate y la creación de una red de acción internacional para la difusión de los resultados de las investigaciones del capuchino ecuatoriano, de ser implementadas seguramente tendrán resultados positivos para la conservación a largo plazo de este primate.

## CONCLUSIONES

El capuchino ecuatoriano se halla distribuido en la costa pacífica del Ecuador y norte del Perú, habita en variados ecosistemas tanto secos como húmedos de la zona Tumbesina y de los bosques asociados con el denominado Choco ecuatoriano y las laderas de la cordillera Occidental de los Andes. El rango altitudinal de distribución de esta especie varía entre el nivel del mar y los 1800 m s. n. m. El límite septentrional de distribución es el sur de las cuencas de los ríos Esmeraldas-Guayllabamba en el noroccidente del Ecuador.

No existe una definición taxonómica clara del capuchino ecuatoriano. El análisis cráneo-dental y la coloración de los especímenes analizados, muestran ciertas diferencias entre *C a. aequatorialis* y *C. a. yuracus* que dan indicios de que el capuchino ecuatoriano puede ser una especie distinta, siendo imprescindible la realización de estudios, tanto de la morfología externa, como de genética molecular y de los aspectos que aclaren el aislamiento biogeográfico de este primate. A pesar de que esta especie es emblemática en la región costera ecuatoriana, aún no se conoce el estado actual de las poblaciones en muchos de los remanentes de bosque, en especial de las laderas occidentales de los Andes. Debido a las alteraciones ecológicas de los bosques del occidente, causados especialmente por el incremento demográfico de la población humana en la zona costera ecuatoriana, la conservación de esta especie es crítica, por lo que se requiere de medidas urgentes para evitar su extinción. Las futuras investigaciones deberán priorizarse para aclarar el problema de la definición taxonómica morfológica de este primate, con el apoyo de estudios de genética molecular, incrementando además los estudios poblacionales en los remanentes de bosques costeros y en las laderas andinas del Perú y Ecuador.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la ayuda al Sr. José Bonifaz y la Dra. Carmen Bonifaz por su apoyo durante la visita al Bosque Protector Franco Dávila «Jauneche». Al Sr.

Pablo Zambrano, guardián de la estación Pedro Franco Dávila «Jauneche», por su apoyo durante el estudio de campo. A Félix Mang Hing por su ayuda para la revisión de los especímenes de primates de la colección del Laboratorio de Zoología de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Estatal de Guayaquil. A la Dra. Jhanira Regalado por la revisión del manuscrito. A los pobladores de la Chorrera, Cuaque y Pueblo Seco de la provincia de Manabí, por la información de la ubicación de los especímenes del capuchino ecuatoriano, en cautiverio. Así también, a Marco Avilés por su ayuda en la elaboración del mapa de distribución de este primate y el cálculo de las áreas del hábitat remanente para este primate en el litoral ecuatoriano.

## BIBLIOGRAFÍA

Albuja L (1992) Mammals of Cerro Blanco. En: Parker T & J Carr (eds.) *Status of Forest Remnants in the Cordillera de la Costa and Adjacent Areas of Southwestern Ecuador*. Rapid Assessment Program Conservation International.Washington DC, EE. UU. Pp. 44-45.

Albuja L (1997) *Diagnóstico faunístico para la actualización del plan de manejo del Parque Nacional Machalilla*. INEFAN-GEF. Quito, Ecuador. 113 pp.

Albuja L (2002) Mamíferos del Ecuador. En: Ceballos G & J A Simonetti (eds.) *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*. CONABIO-UNAM. Ciudad de México, México. Pp. 271-327.

Albuja L & R Arcos (2007) Evaluación de las poblaciones de *Cebus albifrons cf. aequatorialis* en los bosques suroccidentales Ecuatorianos. *Politécnica* 27(4) Biología 7:58-67.

Albuja L & P Mena-V (1989) *Mamíferos del noroccidente del Ecuador*. Escuela Politécnica Nacional-Conacyt, Informe inédito. 151 pp.

Albuja L, Almendáriz A, Barriga R, Montalvo LD, Cáceres F & JL Román (2012) Fauna de vertebrados del Ecuador. Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional. Quito, Ecuador. 490 pp.

Allen JA (1914) New South American Monkeys. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 33:647-655.

Baker RH (1974) Records of mammals from Ecuador. *Publications of the Museum*, Michigan State University 920:31-146.

Boubli JP, Rylands AB, Farias IP, Alfaro ME & JL Alfaro (2012) Cebus Phylogenetic Relationships: A Preliminary Reassessment of the Diversity of the Untufted Capuchin Monkeys. *American Journal of Primatology* 74(4):381-393.

Campos FA & KM Jack (2012) A Potential Distribution Model and Conservation Plan for the Critically Endangered Ecuadorian Capuchin, *Cebus albifrons aequatorialis*. *International Journal of Primatology* 34(5):899-916.

Cervera L, Lizcano DJ, Tirira D & G Donati (2015) Surveying Two Endangered Primate Species (*Alouatta palliata aequatorialis* and *Cebus aequatorialis*) in the Pacoche Marine and Coastal Wildlife Refuge, West Ecuador. *International Journal of Primatology* 36:933-947.

Charlat S, Thatcher OR, Hartmann N, Patel YG, Saillan M, & E Vooren (2000) Survey of *Alouatta palliata* at the Bilsa Biological Reserve, North-West Ecuador. *Neotropical Primates* 8(1):40-44.

Cornejo F & S de la Torre (2015) *Cebus albifronss* sp. *aequatorialis*. www.iucnredlist.org (Consultado el 15-X-2015).

De la Torre S (2010) Los primates ecuatorianos, estudios y perspectivas. *Avances* 2:B27-B35.

Dodson CH & AH Gentry (1991) Biological Extinction in Western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78:273-295.

Emmons L & L Albuja (1992) Mammals Machalilla and Jauneche. En: Parker T & J Carr (eds.) *Status of Forest Remnants in the Cordillera de la Costa and Adjacent Areas of Southwestern Ecuador*. Rapid Assessment Program Conservation International. Washington DC, EE. UU. Pp. 40-41, 48-49.

Emmons L & F Feer (1997) *Neotropical Rainforest Mammals: a Gield Guide*. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. 307 pp.

Encarnación F & G Cook (1998) Primates of the Tropical Forest of the Pacific Coast of Peru: The Tumbes Reserved Zone. *Primate Conservation* 18:15-20.

Festa E (1903) *Bollettino dei Musei di Zoologia e Anatomia-Comparata*. Torino, Italia. Vol. 18. 429 pp.

Gómez-Posada C (2006) Biología y estado de conservación. En: Valderrama C & G Kattan (eds.) *Plan de manejo del mono aullador rojo (Alouatta seniculus) en la región del Sirap-Eje Cafetero y Valle del Cauca*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Fundación EcoAndina/WCS Colombia. Bogotá, Colombia. Pp. 15-39.

Groves CP (2001) *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press. Washington DC, EE. UU. 350 pp.

Groves CP (2005) Order primates. En: Wilson DE & DM Reeder (eds.) *Mammal Species of the World*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE. UU. Pp. 111-184.

Hanson JD, D'Elía G, Ayers SB, Cox SB, Burneo S & TE Lee (2015) A New Species of Fish-Eating Rat, Genus Neusticomys (Sigmodontinae), from Ecuador. *Zoological Studies* 54:1-11.

Helgen KM, Pinto CM, Kays R, Helgen LE, Tsuchiya MTN, Quinn A, Wilson DE & JE Maldonado (2013) Taxonomic Revision of the Olingos (Bassaricyon), with Description of a New Species, the Olinguito. *ZooKeys* 324:1-83.

Hershkovitz P (1949) Mammals of Northern Colombia. Preliminary Report No. 4: Monkeys (Primates), with Taxonomic Revisions of Some Forms. No. 3232. *Proceedings of the United States National Museum*. Washington DC, EE. UU. 98:323-427.

Hershkovitz P (1977) *Living New World Monkeys (Platyrrhini)* Vol. 1. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. & London, UK. 1117 pp.

Hill WCO (1960) *Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy. IV. Cebidae*, Part A. A Monograph. Edinburgh: University Press. Edinburgh, Scotland. 537 pp.

Hores RM (2006) *Census of nonhuman primate populations of Comuna El Pital, in south central Ecuador* (*Cebus albifrons, Alouatta palliata*). MA Thesis, Florida Atlantic University. Florida, EE. UU.

Hurtado CM & V Pacheco (2015) New Mammalian Records in the Parque Nacional Cerros de Amotape, Northwestern Perú. *Revista Peruana de Biología* 22(1):77-86.

Jack KM & FA Campos (2012) Distribution, Abundance and Spatial Ecology of the Critically Endangered Ecuadorian Capuchin (*Cebus albifrons aequatorialis*). *Tropical Conservation Science* 5(2):173-191.

Jarrín-V P & TH Kunz (2011) A New Species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Choco Forest of Ecuador. *Zootaxa* 2755:1-35.

Ledesma KJ, Werner FA, Spotorno AE & L Albuja (2009) A New Species of Mountain Viscacha (Chinchillidae: *Lagidium* Meyen) from the Ecuadorean Andes. *Zootaxa* 2126:41-57.

Lee TE Jr, Boada-Terán C, Scott AM, Burneo SF & JD Hanson (2011) Small Mammals of Sangay National Park, Chimborazo Province and Morona Santiago Province, Ecuador. *Occasional Papers* 305:1-14.

Lim BK, Engstrom MD, Reid FA, Simmons NB, Voss RS & DW Fleck (2010) New Species of *Peropteryx* (Chiroptera: Emballonuridae) from Western Amazonia with Comments on Phylogenetic Relationships within the Genus. *American Museum Novitates* 3686:1-20.

Lönnberg R (1921) A second contribution to the mammalogy of Ecuador with some remarks on *Caenolestes*. *Arkiv for Zoologi Stockholm* 14(4): 1-104.

Lynch Alfaro JW, Izar P & R Ferreira (2014) Capuchin Monkey Research Priorities and Urgent Issues. *American Journal of Primatology* 76(8):705-20.

Madden R & L Albuja (1989) Estado actual de *Ateles fusciceps fusciceps* en el noroccidente ecuatoriano. *Politécnica* 14 (2):113-157.

MAE (2013) *Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental*. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito, Ecuador. 143 pp.

MAGAP-MAE (2014) *Mapa de cobertura y uso de la Tierra de Ecuador*. http://mapainteractivo.ambiente.gob.ec (Consultado el 7-XII-2015).

MECN-SA (DMQ) (2010) *Áreas naturales del Distrito Metropolitano de Quito: Diagnóstico bioecológico y socioambiental*. Reporte Técnico No. 1. Serie de Publicaciones. Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN). *Mapa de Cobertura y uso de la Tierra de Ecuador*. 1-216 pp.

Muchhala N, Mena-V P, & L Albuja (2005) A new species of *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Ecuadorian Andes. *Journal of Mammalogy* 86:457-461.

Parker TA & JL Carr (eds.) (1992) *Status of Forest Remnants in the Cordillera de la Costa and Adjacent Areas of Southwestern Ecuador*. Conservation International, RAP Working Papers 2. Washington DC. EE. UU. 178 pp.

Pucheran J (1857) Notices mammalogiques. *Revue et magasin de zoologie pure et appliquée* 2(9):337-355.

Pulido V & C Yockteng (1983) *Conservación de la fauna silvestre en el Bosque Nacional de Tumbes, con especial referencia al "coto mono"*. Simposio conservación y manejo de fauna silvestre neotropical. IX CLAZ PERU. Lima, Perú. Pp. 33-43.

Pusch B von (1941) Die Arten der Gattung *Cebus*. *Zeitschr fur Sauget* 16:183-237. (1 pl., 4 maps).

Robinson JG & CH Janson (1987) Capuchins, Squirrel Monkeys & Atelines: Socioecological Convergence with Old World Primates. En: Smuts B, D Cheney, R Seyfanth, R Wrangham & T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. Pp. 69-82.

Ruiz-García M, Castillo MI, Vásquez C, Rodríguez K, Pinedo-Castro M, Shostell J & N Leguizamon (2010) Molecular Phylogenetics and Phylogeography of the White-Fronted Capuchin (*Cebus albifrons*; Cebidae, Primates) by Means of MT COII Gene Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57(3):1049-1061.

Rylands AB & RA Mittermeier (2013) Familia Cebidae (Squirrel Monkeys and Capuchins). En: Mittermeier RA, AB Rylands & DE Wilson (eds.) *Handbook of the mammals of the World. 3. Primates*. Lynx Editions. Barcelona, España. Pp. 348-413.

Rylands AB, Schneider H, Langguth A, Mittermeier RA, Groves CP & E Rodríguez-Luna (2000) An Assessment of the Diversity of New World Primates. *Neotropical Primates* 8(2):61-93.

Sierra M (1999) *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental*. Project Inefan-Gef-Birf y Ecociencia. Quito, Ecuador. 174 pp.

Smithe FB (1975) *Naturalist's Color Guide*. American Museum of Natural History. New York, EE. UU. 28 pp.

Solórzano M (2014) Estado de conservación de las poblaciones del capuchino ecuatoriano (*Cebus albifrons aequatorialis*) al noroccidente del Distrito Metropolitano de Quito (DMQ, localidad de Las Tolas, provincia de Pichincha). Tesis de Grado. Universidad Central del Ecuador. Quito, Ecuador. 91 pp.

Tirira D (2008) *Mamíferos de los bosques húmedos del noroccidente del Ecuador*. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 7. Ediciones Murciélago Blanco & Proyecto PRIMENET. Quito, Ecuador. 352 pp.

Tirira D (ed.) (2011) *Libro Rojo de los mamíferos del Ecuador* (2.ª ed.) Fundación Mamíferos y Conservación. Pontificia Universidad Católica del Ecuador & Ministerio del Ambiente del Ecuador. Quito, Ecuador. 400 pp.

van Schaik CP & MA Noordwijk (1988) The Special Role of Male Cebus Monkeys in Predation Avoidance and its Effect on Group Composition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24(5):265-276.

# Una revisión sobre la presencia y distribución de la familia Callitrichidae (Primates) en el Ecuador

Diego G. Tirira

*Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.*
*Fundación Mamíferos y Conservación, Rumiñahui, Ecuador.*
*Asociación Ecuatoriana de Mastozoología.*

diego_tirira@yahoo.com

**Resumen**

Se analizaron 488 registros disponibles para las cuatro especies de primates de la familia Callitrichidae presentes en el Ecuador, con la finalidad de conocer el proceso histórico del conocimiento de su presencia en el país y los límites de su distribución. Se excluyó información considerada incorrecta, aunque en la mayoría de los casos fue comentada. En resumen, existen importantes vacíos en el conocimiento de la distribución de las cuatro especies, los cuales son discutidos y se proponen estudios necesarios para superar las falencias identificadas. Para *Cebuella pygmaea* se desconocen los límites austral y occidental. *Leontocebus lagonotus* es la especie con la mayor cantidad de vacíos; la información disponible es confusa en sus límites oriental, noroccidental, occidental y austral. Sobre *Leontocebus nigricollis* no se conocen sus límites de distribución occidental y hay evidencia controversial de registros al sur del río Napo. Para *Leontocebus tripartitus* se desconocen sus límites austral y occidental y existen registros que al parecer provendrían de las proximidades del río Aguarico, al norte del río Napo. También se comenta sobre la probable presencia de *Callimico goeldii* en el Ecuador.

**Abstract**

**An overview on the presence and distribution of the family Callitrichidae (Primates) in Ecuador**

I analyzed 488 records of the four species of Callitrichidae present in Ecuador to understand the history of the knowledge of their distribution in the country. I discuss information gaps and proposed necessary studies to reduce the identified shortcomings in knowledge. I excluded information that I considered incorrect, although in most cases I still mentioned it and provided comments. In summary, there are important gaps in the knowledge of the distribution range of the four species. The southern and western boundaries for *Cebuella pygmaea*'s distribution are unknown. *Leontocebus lagonotus* is the species with less information regarding its distribution, and the available information for the eastern, northwestern, western and southern boundaries is confusing. The western distribution limits of *Leontocebus nigricollis* is not known and there are controversial records on its presence on the south side of the Napo River. For *Leontocebus tripartitus* its southern and western boundaries are unknown, and there are some unexpected records along Aguarico River, on the north side of the Napo River. I also provide some comments on the likely presence of *Callimico goeldii* in Ecuador.

**Palabras clave**
Colecciones científicas, publicaciones, registros, vacíos de información.

**Key words**
Information gaps, publications, records, scientific collections.

Tirira DG (2018) Una revisión sobre la presencia y distribución de la familia Callitrichidae (Primates) en el Ecuador. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 - A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 427-440.

## INTRODUCCIÓN

El conocimiento que se tiene sobre la presencia de primates en la actual República del Ecuador es tan antiguo como las primeras culturas prehispánicas existentes (Gutiérrez-Usillos 2002). Desde entonces, y a lo largo de la historia, la evidencia de la presencia de primates se ha registrado en diferentes formas, desde vestigios óseos y representaciones iconográficas, antes de la llegada hispana, hasta registros anecdóticos entre los siglos XVI y XIX. De hecho, los primates constituyen uno de los grupos de mamíferos más conspicuos dentro de los ecosistemas que habitan debido principalmente a que se les observa con cierta facilidad y a que tradicionalmente han formado parte de las culturas locales, sea como fuente de proteína, como mascotas o arraigados a los mitos y costumbres populares. Sin embargo, en el Ecuador todavía existen importantes vacíos en cuanto al conocimiento y distribución de varias especies, particularmente de aquellas de la familia Callitrichidae, que incluye a los primates más pequeños del país.

El sacerdote jesuita Juan de Velasco (1789 [1841]) presentó la primera descripción de primates de la familia Callitrichidae para el país, donde reporta que en el «Reyno de Quito» (actual Ecuador) habitan dos especies de monos pequeños, a los que denominó *chichico* y *pinche* (o *pinchi*). La obra de Velasco ha sido considerada polémica en diferentes aspectos, principalmente en lo referente a la fauna, debido a que no utilizó nomenclatura binomial y a que muchas de sus descripciones fueron fantasiosas y poco creíbles (Tirira 2014). En el caso de las dos formas mencionadas, a pesar de que sus descripciones son confusas, no cabe duda de que hacía referencia a por lo menos tres de las especies actualmente reconocidas en el país: «*Chichico*… su tamaño es como de un ratoncito doméstico, que se esconde dentro de una mano», seguramente en alusión a *Cebuella pygmaea*; «es de diversos colores, esto es pardo, negro, blanco, verde y rojo oscuro. Yo los he tenido de todos estos colores…», en referencia a *Leontocebus nigricollis* (pardo y negro) y *L. lagonotus* (el rojo oscuro).

Fue apenas a mediados del siglo XIX cuando se documentó, mediante taxonomía binomial, las primeras especies de la familia Callitrichidae para el Ecuador. El explorador italiano Gaetano Osculati (1850) recorrió la Amazonía ecuatoriana en 1847 y comenta haber observado algunos monos en «la provincia de Quixos», cerca del río Napo, actual provincia de Napo. Las descripciones de Osculati son confusas así como los nombres comunes y científicos que utiliza. Habla de dos especies, «cicikos (*midas pigmaeus*)» [sic] y «*mydas leoninus* (Mico)» [sic]. Una de ellas, o ambas, indiscutiblemente para hacer referencia a *Cebuella pygmaea*; mientras que la segunda podría referirse a *Leontocebus lagonotus*, aunque la información mencionada confunde por las características atribuibles a especies de la familia Cebidae (*Cebus yuracus* y *Saimiri macrodon*).

Jiménez de la Espada (1870), dentro de la Comisión Científica Española del Pacífico, que fue auspiciada por el reino de España y que atravesó el Ecuador entre 1864 y 1865, realizó algunas observaciones sobre la fauna amazónica a lo largo del río Napo. En las inmediaciones de «La Coca» (actual puerto Francisco de Orellana), en la confluencia de los ríos Napo y Coca, capturó y preservó los primeros ejemplares ecuatorianos de esta familia que se tiene registro y que todavía permanecen depositados en el Museo de Ciencias Naturales de Madrid (Cabrera 1900, 1912; Tirira obs. pers.), que comprenden dos ejemplares referidos como *Hapale pigmea* (= *Cebuella pygmaea*) y otro descrito como *Midas lagonotus* (= *Leontocebus lagonotus*).

En la primera lista de mamíferos del Ecuador, publicada por Carlos Tobar (1876), se reportan cuatro especies atribuidas a la familia Arctopitheci [sic], que correspondería con la actual Callitrichidae, aunque la taxonomía que emplea es confusa, según se comenta en la sección de resultados.

Olfield Thomas (1880) también reportó abundante material, recolectado por Clarence Buckley, en distintas localidades del Ecuador y que fue depositado en el British Museum de Londres. En su trabajo menciona 33 especímenes de Callitrichidae, procedentes del río Copataza (provincia de Pastaza): 6 de *Cebuella pygmaea* (nombrados como *Hapale pygmaea*) y 27 de *Leontocebus lagonotus* (21 asignados como *Midas illigeri* y 6 como *M. nigrifrons*). Las diferencias que Thomas observó en la serie de 6 ejemplares justificaron para que en 1904 este mismo autor describiese una nueva especie para la ciencia: *Midas apiculatus*.

Tabla 1. Historia taxonómica de las especies de la familia Callitrichidae presentes en el Ecuador.

| Fuente | Especies de la familia Callitrichidae presentes en el Ecuador | | | |
|---|---|---|---|---|
| | *Cebuella pygmaea* | *Leontocebus lagonotus* | *Leontocebus nigricollis* | *Leontocebus tripartitus* |
| Velasco (1789 [1841])[1] | Chichico | Chichico | Chichico, pinche o pinchi | – |
| Tobar (1876) | – | *M*[*idas*]. *Nigrifrons* | *M*[*idas*]. *Rufimanus* | *H*[*apale*]. *Labiata* |
| Festa (1903) | *Hapale pygmaeus*<br>*Midas leonina* | *Midas illigeri*<br>*Midas lagonotus*<br>*? Hapale melanura* | *Midas graellsi* | *Midas tripartitus* |
| Cabrera (1958) | *Cebuella pygmaea*<br>*pygmaea* | *Leontocebus illigeri* | *Leontocebus graellsi* | *Leontocebus lagonotus* |
| Napier (1976) | *Cebuella pygmaea* | *Saguinus fuscicollis*<br>*lagonotus* | *Saguinus graellsi* | *Saguinus fuscicollis*<br>*tripartitus* |
| Hershkovitz (1977) | *Cebuella pygmaea* | *Saguinus fuscicollis*<br>*lagonotus* | *Saguinus nigricollis graellsi* | *Saguinus fuscicollis*<br>*tripartitus* |
| Albuja (1991) | *Cebuella pygmaea* | *Saguinus fuscicollis* | *Saguinus nigricollis* | *Saguinus tripartitus* |
| Tirira (2007) | *Callithrix pygmaea* | *Saguinus fuscicollis* | *Saguinus graellsi* | *Saguinus tripartitus* |
| Rylands & Mittermeier (2013) | *C*[*ebuella*]. *p*[*ygmaea*].<br>*pygmaea* | *Saguinus lagonotus* | *S*[*aguinus*]. *n*[*igricollis*].<br>*graellsi* | *Saguinus tripartitus* |
| Rylands *et al.* (2016) | – | *Leontocebus lagonotus* | *Leontocebus nigricollis* | *Leontocebus tripartitus* |

[1] No utilizó taxonomía binomial.

El italiano Enrico Festa (1903) no recolectó ejemplares de esta familia en su visita a la Amazonía ecuatoriana a fines del siglo XIX. Sin embargo, en su lista de primates presentes en el Ecuador oriental, basado únicamente en registros bibliográficos, listó ocho taxones de la familia Callitrichidae, siete de los cuales corresponderían con las especies actualmente reconocidas en el país (Tabla 1). El octavo taxón, *Midas mystax* (= *Saguinus mystax*) haría referencia a una especie que habita en Perú y Brasil, al sur del río Marañón/Amazonas (según distribución indicada por Rylands & Mittermeier 2013).

A lo largo del siglo XX pocas fueron las publicaciones que aportaron nueva información sobre la familia Callitrichidae en el Ecuador, pues la mayoría de referencias únicamente se limitó a mencionar los registros previamente reportados en la segunda mitad del siglo pasado. Aunque a lo largo de la década del noventa y las siguientes, algunas contribuciones han aportado información adicional como las de Albuja (1994); de Vries *et al.* (1993); de la Torre (1996, 2000); Kostrub (1997); de la Torre & Snowdon (2002); Tirira (2007); Rylands *et al.* (2009, 2011), poco han ayudado a comprender los límites de distribución de las especies. Una revisión a la historia taxonómica de las cuatro especies de la familia Callitrichidae presentes en el Ecuador se indica en la Tabla 1.

Este artículo pretende, mediante un análisis de publicaciones, registros en colecciones científicas y observaciones personales y de colegas, reconstruir el proceso histórico del conocimiento sobre la presencia y distribución de las cuatro especies de Callitrichidae reconocidas para la fauna del Ecuador. Se comentan los vacíos de información y se sugieren estudios a realizar.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La revisión histórica efectuada se almacena en la base de datos *Red Noctilio* (Tirira 1995-2016, sin publicar), que reúne toda la información conocida sobre los mamíferos del Ecuador, tanto en lo referente a trabajos bibliográficos, como a registros de especies y a datos de colección, depositados en museos de historia natural alrededor del mundo. Actualmente, la base dispone de más de 4000 documentos (algunos tan antiguos como mediados el siglo XVI) y cerca de 62 000 registros (488 de ellos corresponden a la familia Callitrichidae), entre observaciones, reportes en publicaciones y datos de material depositado en colecciones científicas distribuidas en más de 20 países. En los resultados que se presentan a continuación, solo se han tomado en consideración trabajos publicados, registros verificados en colecciones o respaldados por

Figura 1. Región amazónica del Ecuador, límite de provincias y principales cuencas hidrográficas.

una publicación y avistamientos que no presentan dudas.

Para una mejor comprensión de la geografía del país, la Figura 1 presenta un mapa del Ecuador oriental donde se pueden apreciar las seis provincias (Sucumbíos, Napo, Orellana, Pastaza, Morona Santiago y Zamora Chinchipe) y las principales cuencas hidrográficas que la conforman, que de norte a sur son: Putumayo, Aguarico, Napo, Curaray, Pastaza, Santiago y Zamora. La taxonomía de las especies ha sido actualizada según criterios de Rylands & Mittermeier (2013) y Rylands *et al.* (2016). Acrónimos de colecciones científicas y museos citados en el texto son los siguientes: American Museum of Natural History (AMNH) en Nueva York, Estados Unidos; Museo de Ciencias Naturales (MCN) del Colegio Nacional Mejía, en Quito, Ecuador; y, Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de París, Francia.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### *Cebuella pygmaea* (Spix, 1823)

*Cebuella pygmaea* (Figura 2a) fue mencionada por primera vez para la fauna de Ecuador, de manera anecdótica, por Juan de Velasco (1789 [1841]), quien se refiere bajo el nombre de *chichico* e indica que «he visto sacarlo de la provincia de Macas» (actual Morona Santiago). La primera vez que la especie fue referida para el Ecuador, mediante taxonomía binomial, fue hecha por Gaetano Osculati (1850: 134), bajo el nombre de *Midas pygmaeus*, con un registro en «puerto de Napo», cerca de Archidona, provincia de Quijos (actual provincia de Napo). Otros registros históricos corresponden a Thomas (1880), en río Copataza, provincia de Pastaza; y a Cabrera (1900), en «La Coca», actual puerto Francisco de Orellana, basado en dos ejemplares capturados por Jiménez de la Espada en 1865.

Festa (1903) atribuyó por primera vez que la presencia de *Cebuella pygmaea* se restringía en el país al «Ecuador oriental». Tirira (2007) indica que habita en la «Amazonía de Ecuador, en bosques tropicales entre 200 y 940 m de altitud, aunque usualmente se la encuentra a menos de 400 m». Rylands & Mittermeier (2013) señalan que la subespecie presente en el Ecuador es *Cebuella pygmaea pygmaea*, cuya distribución extraterritorial alcanza la Amazonía alta en el sur de Colombia, el oeste de Brasil y el norte de Perú, entre el norte del río Amazonas y el margen izquierdo (norte) del río Pastaza, al este de la desembocadura del río Juruá y al sur de los ríos Japurá-Caquetá, hacia las estribaciones de los Andes.

*Cebuella pygmaea* se conoce de 64 localidades en el Ecuador distribuidas en las 6 provincias amazónicas: Sucumbíos (29 localidades), Orellana (20 localidades), Pastaza (10 localidades), Napo (2 localidades), Zamora Chinchipe (2 localidades) y Morona Santiago (1 localidad). De norte a sur, los registros confirmados ocupan las cuencas de los ríos Güepí, Cuyabeno, Aguarico, Pucuno, Napo, Indillama, Yuturi, Tiputini, Yasuní,

Figura 2. Especies de Callitrichidae presentes en el Ecuador: a) *Cebuella pygmaea*. b) *Leontocebus lagonotus*. c) *Leontocebus nigricollis*. d) *Leontocebus tripartitus*. Fotos a: Archivo de Ecuambiente Consulting Group; b y c: Diego G. Tirira/Archivo Murciélago Blanco; d: Aldo Fernando Sornoza.

Nashiño, Cononaco, Villano, Bobonaza, Copataza y Pastaza (Thomas 1880; Napier 1976; Hershkovitz 1977; Emmons 1984; Albuja 1994; de la Torre 1996; Mena-Valenzuela 1997; de la Torre & Snowdon 2002; Pitman *et al.* 2002; Rylands *et al.* 2009; Albuja & Arguero 2011; Tirira *et al.* 2017; Tirira & Killackey sometido; Tirira datos no publicados) (Figura 3a). Se trata de una especie distribuida exclusivamente en tierras bajas tropicales, con registros confirmados entre 187 m de altitud, en Tambococha (Albuja 1994), parte baja del río Tiputini (provincia de Orellana), y 650 m, en Sinangüé, provincia de Sucumbíos (Mena-Valenzuela 1997), y río Copataza, provincia de Pastaza (MCN 64).

Los vacíos identificados sobre la distribución de *Cebuella pygmaea* corresponden a las provincias de Morona Santiago, Napo y Zamora Chinchipe. El único registro disponible para la primera provincia concierne, como ya se indicó, a un dato anecdótico proporcionado por De Velasco (1789). Para la provincia de Napo se conocen dos registros, uno histórico documentado por Osculati

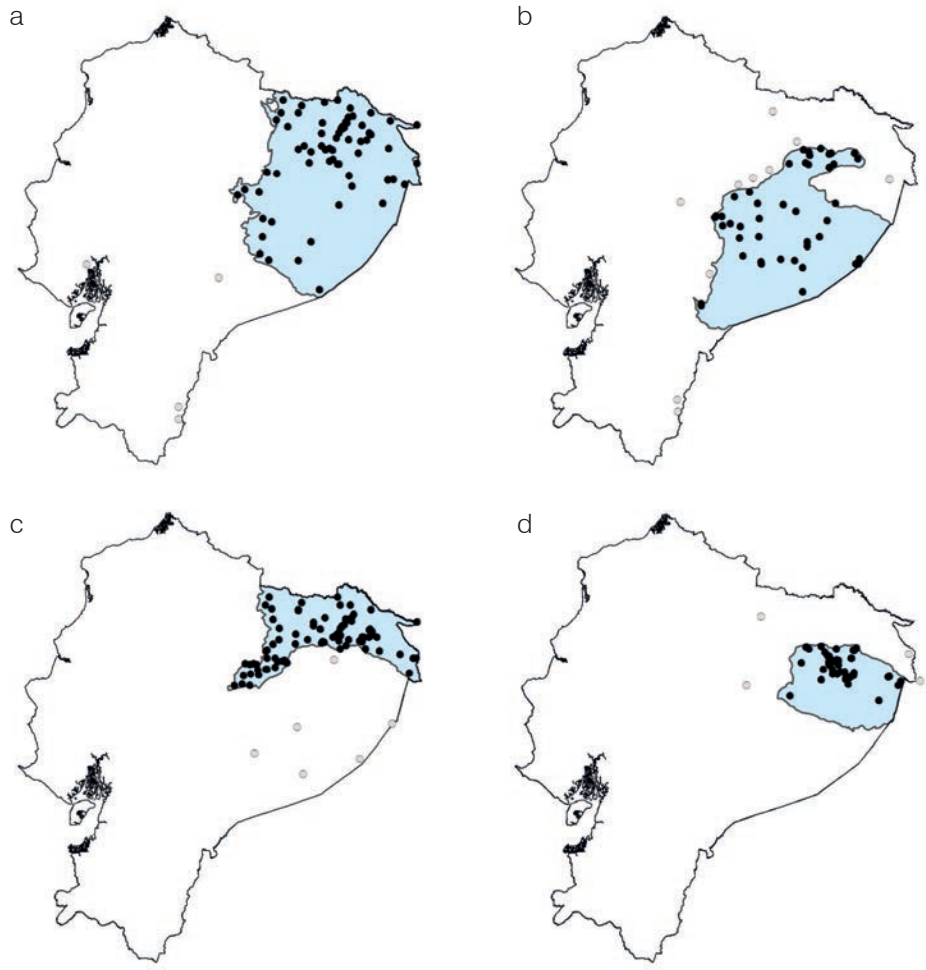


Figura 3. Mapas de distribución hipotética y registros confirmados (círculos negros) y no confirmados, dudosos o fuera de sus áreas de distribución esperadas (círculos grises) de: a) *Cebuella pygmaea*; b) *Leontocebus lagonotus*; c) *Leontocebus nigricollis*; d) *Leontocebus tripartitus*.

(1850) y otro mencionado por Álvarez-Solas *et al.* (2016) que se basa en entrevistas efectuadas a indígenas del pueblo Kichwa, dentro de los límites de la Reserva Biológica Colonso-Chalupas. En el caso de la provincia de Zamora Chinchipe, se tienen reportes a ambos lados de la cuenca del río Nangaritza, entre 1060 y 1525 m de altitud (Boada 2011; Tirira datos no publicados), que fueron proporcionados en entrevistas efectuadas a residentes locales (indígenas shuar y colonos) que se consideran incorrectos, pues alcanzan altitudes no esperadas para la especie.

Otros registros analizados que se encuentran fuera del área de distribución de *Cebuella pygmaea* provienen de un ejemplar sin fecha ni nombre de recolector, procedente de Guayaquil y depositado en el Santa Barbara Museum of Natural History (SBMNH 3086), de Santa Bárbara, California, Estados Unidos. Otros dos ejemplares recolectados en 1928 y depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales, de Buenos Aires (MACN 28.244-245), tienen como única localidad «al este de Quito», un error que se cometía anteriormente al tomar a la capital del Ecuador como un punto de referencia, a pesar de que la ciudad se encontraba a varios cientos de kilómetros de distancia del sitio efectivo de recolección y con algunos miles de metros de diferencia altitudinal (Tirira 2010). Además, en la base de datos generada existen 11 registros que no ha sido posible georreferenciarlos, pues la única información disponible de la localidad de recolección es «Amazonía de Ecuador» o «Río Napo».

Estudios necesarios: 1) confirmar si el límite austral de distribución de *Cebuella pygmaea* es el río Pastaza, 2) determinar su rango máximo de altitud y 3) realizar estudios genéticos entre las poblaciones a ambos lados del río Napo para confirmar si se trata de una misma unidad taxonómica.

### *Leontocebus lagonotus* (Jiménez de la Espada, 1870)

La primera vez que se documentó *Leontocebus lagonotus* (Figura 2b) para la fauna del Ecuador fue, de manera anecdótica, por Juan de Velasco (1789 [1841]); mientras que la primera ocasión que fue mencionada para la ciencia se debe a una observación de Gaetano Osculati, en 1847, en Canelos (provincia de Pastaza), bajo el nombre de [*Midas*] *melanura* (Cornalia 1850: 303). Hershkovitz (1977: 654) también atribuye que otro registro mencionado por Cornalia (1850: 303), bajo el nombre de *Midas leoninus* en «*Fl. Napo*» [río Napo], corresponde a esta especie y al Ecuador. Durante la Expedición Científica Española del Pacífico, Marcos Jiménez de la Espada capturó cuatro ejemplares recolectados en dos zonas del Ecuador y dos de Perú (Cabrera 1912), con los cuales describió la especie *lagonotus* en 1870, con la siguiente información (Jiménez de la Espada 1870: 17):

> «El *M*[*idas*]. *lagonotus* habita el Ecuador. Le adquirimos en los lugarejos de *La Coca* [Coca, o puerto Francisco de Orellana] y *Tarapoto* ó *Nuevo Curaray* [actualmente en territorio peruano], situados, el primero en la confluencia de los rios *Coca* y *Napo*, y el segundo frente á la embocadura [sic] del gran *Curaray*… Los indígenas le llaman *Chichico*, nombre, acaso bastardo, que aplican á todos los *Hapalideos.* El [otro] individuo que poseemos vivia en un rancho de salvajes Záparos, á orillas del *Humu-yacu*, pequeño tributario del *Napo*, frente á *La Coca*».

Jiménez de la Espada no asignó en su descripción un holotipo ni tampoco especificó una localidad tipo para la especie. Por este motivo, Cabrera (1958: 194) asignó como localidad tipo a «Destacamento, en la confluencia del Napo y el Marañón, departamento de Loreto, Perú», probablemente debido a que Jiménez de la Espada indica que *L. lagonotus* ocupa los mismos espacios que *L. nigricollis,* donde además recolectó ejemplares de ambas especies (Cabrera 1912). Hershkovitz (1977) se refiere a los cuatro ejemplares (tres mencionados en Jiménez de la Espada 1870 y otro adicional también recolectado durante la expedición del Pacífico y documentado por Cabrera (1912) como sintipos, pero no aclara una localidad tipo para la especie. Las dos primeras zonas mencionadas por Jiménez de la Espada (1870) se encuentran en el margen izquierdo (norte) del río Napo, donde la especie no está presente (Tirira 2007; Rylands *et al.* 2011; Rylands & Mittermeier 2013); por lo tanto, lo más adecuado sería asignar como localidad tipo de *Leontocebus lagonotus* a la tercera indicada: «*Humu-yacu*, pequeño tributario del Napo», frente a puerto Francisco de Orellana, en cuyo caso, el ejemplar que fue recolectado y depositado en el Museo de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN 2161) debería ser considerado como el holotipo. Hershkovitz (1977: 927) ubica a «Humuyacu» [sic] en las coordenadas Lat. S 00° 27'; Long. O

76° 51', que corresponden a la desembocadura del río Huamayacu, también en la orilla norte del río Napo, lo cual no concuerda con la distribución más austral de *L. lagonotus*. En la revisión efectuada no se ha podido encontrar un pequeño tributario del río Napo frente a puerto Francisco de Orellana con el nombre Humuyucu, pero sí la comuna de Huamayacu en las coordenadas Lat. S 00° 28'; Long. O 76° 51' (carta Puerto Francisco de Orellana 1: 50 000 del Instituto Geográfico Militar de 1993), sitio que sugerimos sea considerado como la localidad tipo de *L. lagonotus*.

Otros registros históricos donde se menciona a *L. lagonotus* aparecen en Tobar (1876), quien en la primera lista de mamíferos del Ecuador se refirió a esta especie como *M*[*idas*]. *Nigrifrons* [sic]. Milne-Edwards (1878) también menciona la presencia de la especie en la Amazonía del Ecuador pero no indica localidad de registro. Thomas (1880) documentó 27 ejemplares provenientes de río Copataza, provincia de Pastaza, donde nota la existencia de dos morfotipos que fueron identificados como especies diferentes: *Midas illigeri* y *M. nigrifrons*; la variación que observó Thomas, le llevó a describir la forma *Midas apiculatus* (Thomas 1904) basado en los ejemplares que en 1880 había descrito como *M. nigrifrons*, con localidad tipo «Copataza River, Upper Pastasa River, Oriente of Ecuador», forma que fue considerada como un sinónimo junior de *Leontocebus illigeri* por Cabrera (1958). El mismo Cabrera (1900, 1912), realizó comentarios sobre los ejemplares recolectados por Jiménez de la Espada en «La Coca… y riberas de Hunu-yacu [sic]».

En la revisión de Festa (1903) se menciona que *L. lagonotus* ocupa el «Ecuador oriental»; mientras que Albuja (1991) comenta que la especie habita en «los pisos Tropical y Subtropical bajos orientales». Hershkovitz (1977) restringió por primera vez su distribución al margen derecho (sur) del río Napo. De la Torre (2000: 12) presenta un mapa de distribución de *L. lagonotus* donde indica que la especie ocupa, por el norte, una delgada franja al sur del río Napo, hasta aproximadamente los 500 m de altitud, desde donde desciende otra delgada franja, hasta aproximadamente el sitio de ingreso del río Santiago en el Perú, en la provincia de Morona Santiago. Tirira (2007) comenta que en el Ecuador habita en la «Amazonía centro y sur y en las estribaciones orientales, entre 200 y 1160 m de altitud, aunque usualmente se la encuentra a menos de 400 m (en tierras bajas está presente solo al sur del río Napo)». Por su parte, Rylands *et al.* (2011) y Rylands & Mittermeier (2013) indican que la especie habita al sur de los ríos Napo y Curaray. Su distribución extraterritorial incluye el noreste de Perú, al este del río Amazonas y el norte del río Marañón; sus límites de distribución suroccidentales son desconocidos, pero se sabe que está presente en las cuencas de los ríos Santiago, Chinchipe y Cenepa, en Perú (Rylands & Mittermeier 2013).

La revisión de publicaciones y registros de colección y observaciones de campo indican que se trata de la especie de la familia Callitrichidae con los límites de distribución menos conocidos en el Ecuador. Se tiene evidencia de su presencia en 48 localidades dentro de las provincias de Pastaza (24 localidades), Orellana (15 localidades), Napo (4 localidades), Morona Santiago (2 localidades), Zamora Chinchipe (2 localidades) y Sucumbíos (1 localidad). De norte a sur, los registros confirmados ocupan las cuencas de los ríos Napo, Indillama, Yuturi, Tiputini, Cononaco, Curaray, Villano, Pintoyacu (alto río Tigre), Conambo, Bobonaza, Copataza, Capahuari, Pastaza y parte baja del Paute (en el alto río Santiago) (Jiménez de la Espada 1870; Thomas 1880; Rode 1937; Napier 1976; Hershkovitz 1977; Thorington 1988; Albuja 1994; Rageot & Albuja 1994; de la Torre 1996; Tirira 1999; Albuja & Arguero 2011; Rylands *et al.* 2011; Tirira & Azurduy Högström 2011; Suárez *et al.* 2012; Tirira *et al.* 2017; Tirira & Killackey sometido; Tirira datos no publicados) (Figura 3b). El rango altitudinal conocido iría de 200 m, en la cuenca alta del río Tigre (Tirira 2007, Tirira & Azurduy Högström 2011; AMNH 126170) a 1200 m en Alpayacu y sector de Mera, cuenca media del río Pastaza (Napier 1976; Hershkovitz 1977; Rageot & Albuja 1994), ambos límites altitudinales dentro de la provincia de Pastaza.

En tierras bajas (inferiores a 300 m de altitud), se piensa que ocupa desde la ribera sur del río Napo (al norte de los ríos Tivacuno y Tiputini medio) hasta por lo menos el margen septentrional del río Santiago. Registros de Albuja (1994) en Tambococha, al sur de los ríos Tivacuno y Tiputini son motivo de discrepancia y deben ser verificados. En tierras altas (superiores a 340 m de altitud) se tienen observaciones no confirmadas hacia la parte norte del río Napo, en las provincias de Sucumbíos (río Aguarico; L. Albuja 2004: obs. pers.), Napo (Puerto Napo, Cornalia 1850; y Tutacano, G. Paredes & Y. López 1995: obs. pers.) y Orellana (alrededores de Loreto y de la cordillera Napo-Galeras; G. Paredes & Y. López 1995: obs. pers.); y desembocadura del río Coca; Jimé-

nez de la Espada 1870. Se piensa que estos registros podrían corresponder, según sea el caso, a observaciones incorrectas o a mascotas que fueron transportadas desde sus sitios de distribución original y que podrían haberse dispersado en el bosque.

El límite austral de distribución de *L. lagonotus* en el Ecuador sería el río Santiago, donde se conocen reportes históricos en Méndez (750 m), cuenca baja del río Paute, provincia de Morona Santiago, de ejemplares depositados en el Museum National d'Histoire Naturelle de París (MNHN 1956.625-627) y que se presume fueron recolectados en la década de los treinta (Hershkovitz 1977). Mientras que se desconocen los límites occidentales, pues no se tienen registros confirmados en bosques subtropicales de las provincias de Napo y Morona Santiago, e incluso más al sur, en Zamora Chinchipe. Un registro en río Abanico (1700 m) (Ortiz 2008), 15 km al oeste de Macas (provincia de Morona Santiago) no ha sido verificado y resulta dudoso. En el caso de la provincia de Zamora Chinchipe, se tienen dos registros en las estribaciones occidentales de la cordillera del Cóndor (entre 1200 y 1840 m de altitud) que fueron documentados sobre la base de entrevistas a residentes locales (Boada 2011) y que se consideran incorrectos y deben ser verificados.

De la Torre (1996) y Rylands *et al.* (2011) comentan que no existen reportes de simpatría de *Leontocebus lagonotus* con sus congéneres; de hecho, Rylands *et al.* (2011) añade que a pesar de que existe solapamiento con la distribución de *L. tripartitus* (y posiblemente también con *L. nigricollis*, si se confirman los registros al norte del río Napo), el hecho de que ambas especies sean similares en tamaño y en sus hábitos de alimentación, serían argumentos que irían en contra de posibles casos de simpatría. Esta hipótesis se contradice con las observaciones de Albuja (1994: 10), quien indica que en las localidades de Tambococha y en la desembocadura del río Tivacuno, en el Tiputini, ambas en el Parque Nacional Yasuní, se registraron ejemplares de *L. lagonotus* y *L. tripartitus*. Por el contrario, la evidencia de campo del autor sugiere que entre la ribera sur del río Napo, la ribera norte de los ríos Tivacuno y Tiputini medio, y la vía Auca, la distribución de *L. lagonotus* estaría aparentemente solapada con la de *L. tripartitus*, aunque técnicamente no se han observado a ambas especies en una misma localidad. Por lo tanto, los casos de aparente simpatría reportados por Albuja (1994) son controversiales y deben ser verificados (véanse comentarios adicionales en *L. tripartitus*).

Otros registros analizados corresponden a un ejemplar (AMNH 1646) depositado en el American Museum of Natural History, de Nueva York, cuya localidad de recolección es Ambato, en la provincia de Tungurahua, 2600 m de altitud (Hershkovitz 1977), pero sin fecha ni nombre de recolector, sitio que se considera incorrecto y atribuible a un ejemplar cautivo. Además, en la base de datos generada existen 17 registros para los cuales la única información disponible de la localidad de recolección es «Amazonía» de Ecuador.

Evidencia reciente confirma la presencia de *L. lagonotus* en cuatro localidades del Parque Nacional Sangay, en la provincia de Morona Santiago, entre 1300 y 1800 m de altitud (Brito & Ojala-Barbour 2016).

Estudios necesarios: confirmar su presencia en 1) el norte y este del Parque Nacional Yasuní y la contigua Reserva Étnica Waorani, principalmente al sur de los ríos Tiputini medio y bajo, Tivacuno y Yasuní; 2) al norte del río Napo, en los alrededores de Loreto y en las estribaciones del Parque Nacional Sumaco-Napo Galeras, hasta la ribera meridional del río Aguarico, e incluso un poco más al norte, hasta la frontera con Colombia; 3) al sur del río Pastaza, dentro de la provincia de Morona Santiago; y 4) en bosques subtropicales de las provincias de Napo, Morona Santiago y Zamora Chinchipe, especialmente, en las estribaciones occidentales de la cordillera del Cóndor; 5) confirmar si existen poblaciones en simpatría con alguno de sus congéneres.

### *Leontocebus nigricollis* (Spix, 1823)

*Leontocebus nigricollis* (Figura 2c) fue mencionado por primera vez para la fauna del Ecuador, de manera anecdótica, por Juan de Velasco (1789 [1841]) mientras que no es clara la primera ocasión en que se documentó de manera científica para el país. Jiménez de la Espada (1870) describió la forma *Midas graellsi* sobre la base de cuatro individuos capturados en las localidades Tarapotó y Destacamento, que antes pertenecían al Ecuador y actualmente se encuentran dentro de territorio peruano (Hershkovitz 1982). En la primera lista de mamíferos del Ecuador, Tobar (1876) comenta sobre la presencia de *M*[*idas*]. *Rufimanus* [sic] en [río] Napo, un nombre que en la actualidad es atribuido como sinónimo de *Leontocebus midas*, una especie que habita al este del río Negro, en la Amazonía oriental de Brasil (Rylands & Mittermeier 2013), pero dado su color negruzco y las pocas referencias bibliográficas disponibles en aquel en-

tonces, se piensa que se habría dado una confusión con la identificación de *L. nigricollis*. El primer registro confirmado de esta especie para el Ecuador corresponde a un ejemplar (NRM 620232) capturado por L. Söderström y enviado al Naturhistoriska Riksmuseet de Estocolmo, Suecia, donde fue identificado como *Midas graellsi*, cuya localidad de recolección es «Napo Valley… at an altitude of 4000 to 5000 feet [entre 1300 y 1670 m]» (Lönnberg 1913).

Festa (1903), basado en la publicación de Jiménez de la Espada (1870), documenta que la especie habita en el «Ecuador oriental». Por su parte, Crandall (1951) la restringe por primera vez al margen izquierdo (norte) del río Napo. Albuja (1991) reporta que habita en los «pisos Tropical y Subtropical bajos orientales». De la Torre (1996) señala que se encuentra desde la orilla norte del río Napo hasta la frontera con Colombia. Tirira (2007) comenta que en el Ecuador habita en la «Amazonía norte y en las estribaciones orientales de los Andes, entre 200 y 1300 m de altitud, aunque usualmente se lo encuentra a menos de 400 m». Hershkovitz (1982) reporta que su distribución en el Ecuador incluye desde los ríos Sucumbíos-Putumayo y el este de los ríos Güepí y Lagartococha, hacia el sur, hasta el río Aguarico bajo y la rivera norte del río Napo, y desde ese punto, hacia más al sur entre los ríos y el piedemonte de la cordillera oriental de los Andes, para extenderse hacia Perú, hasta la orilla norte del río Marañón/Amazonas, en la desembocadura del río Napo.

De la Torre & Stevenson (2008) indican que su rango de distribución no es bien conocido; sin embargo, señalan que la evidencia disponible indica que el área de ocupación de la especie probablemente sería más restringida a la indicada por Hershkovitz (1977, 1982). Hershkovitz (1977) sugirió que el rango de distribución en el Ecuador se podría extender hasta la orilla norte del río Santiago (esto es en la provincia de Morona Santiago); mientras que en una publicación posterior, el mismo Hershkovitz (1982), corrigió la información y menciona que su límite austral alcanzaría la orilla norte del río Pastaza (provincia de Pastaza).

Groves (2005) señala que en el Ecuador habitan dos formas atribuidas actualmente a *L. nigricollis*: *Saguinus graellsi*, con distribución en «Peru, Ecuador, Colombia, west of Rio Napo, from Rio Putumayo south to Rio Marañon, west to Rio Santiago» y *S. nigricollis*, con distribución en «W Brazil, E Peru, E Ecuador», criterio que también aparece en Aquino & Encarnación (1994) y de la Torre & Stevenson (2008). Por el contrario, Rylands *et al.* (2011) y Rylands & Mittermeier (2013) indican que *L. nigricollis* incluye tres subespecies, solo una de ellas presente en Ecuador: *L. nigricollis graellsi*, cuya distribución extraterritorial incluye el sur de Colombia y el norte de Perú, entre la orilla sur de la cuenca alta del río Caquetá (en Colombia), hacia el sur, a ambos lados del río Putumayo, hasta la orilla norte del río Napo (en Perú).

Para el Ecuador se han recopilado 77 localidades donde se ha registrado *Leontocebus nigricollis*, 71 al norte del río Napo, en las provincias de Sucumbíos (45 localidades), Orellana (14 localidades) y Napo (12 localidades); y 6 al sur de dicho río (Figura 3c), una en la provincia de Orellana: sendero Peter English, 38 km S de Pompeya Sur (F. A. Reid 2006: com. pers.), y cinco en la provincia de Pastaza: Auca Yacu (ejemplar revisado por Tirira 2010, donde se discute sobre la ubicación de la localidad de recolección); río Capahuari, río Pindoyacu y río Yana Rumi (estas tres últimas sobre la base de ejemplares revisados e identificados por Hershkovitz 1977); y río Pastaza (Napier 1976). Las cuencas que ocupa *L. nigricollis* en el Ecuador son (de norte a sur y de oeste a este), al norte del río Napo: Bermejo, Sucumbíos, San Miguel, Putumayo, Güepí, Aguarico, Pacayacu, Cuyabeno, Lagartococha, Shushufindi, Hollín, Huataracu, Suno, Cotapino, Pucuno, Coca, Jivino, Itaya, Pañayacu y Cocaya (Lönnberg 1913; Napier 1976; Hershkovitz 1977; Emmons 1984; de la Torre 1996; Mena-Valenzuela 1996, 1997; Pitman *et al.* 2002; de la Torre & Stevenson 2008; Tirira & Azurduy Högström 2011; Reina-Moreno 2013; Álvarez-Solas *et al.* 2016; Tirira datos no publicados) (Figura 3c); mientras que al sur de dicho río: Tiputini, Curaray, Pindoyacu (alto río Tigre), Capahuari y Pastaza. El rango altitudinal conocido para la especie en el Ecuador estaría entre 190 (en la bocana del río Lagartococha en el Aguarico; Hershkovitz 1977) y 1250 m (en Huamaní, estribaciones meridionales del volcán Sumaco; Mena-Valenzuela 1996). El registro de Lönnberg (1913), que indica una altitud de hasta 1670 m, no ha sido considerado por no presentar una localidad de recolección específica.

Existen dudas sobre los registros de *Leontocebus nigricollis* al sur del río Napo, un tema que ya fue discutido por Hershkovitz (1982) y Tirira (2010), para quienes la validez de estas poblaciones, en las actuales provincias de Orellana y Pastaza, son motivo de controversia, aunque en todos los casos no queda duda de que las identificaciones han sido correctas, sea porque existen ejem-

plares testigo depositados en colecciones científicas o porque fueron realizadas en el campo por mastozoólogos reconocidos. Queda por lo tanto la incógnita de si son correctas las localidades de recolección de los ejemplares asignados a la provincia de Pastaza, citados por Napier (1976), Hershkovitz (1982) y Tirira (2010), y si el grupo de cuatro ejemplares avistados por F. A. Reid en febrero de 2006 en el Parque Nacional Yasuní correspondió a ejemplares nativos, o se trataba de animales introducidos deliberadamente, pues en ese mismo lugar anteriormente se asentaba la Estación Científica Onkone Gare. En la compilación de registros de otros investigadores, también hay otros reportes de la presencia de *L. nigricollis* al sur del río Napo, en Yuturi y Tambococha, ambos en la provincia de Orellana, los cuales no han sido considerados válidos dada la poca experiencia de los informantes.

De acuerdo con Rylands *et al.* (2011) y Rylands & Mittermeier (2013), *L. nigricollis* se distribuye únicamente a lo largo de la orilla izquierda (norte) del río Napo, hasta su desembocadura en el río Marañón/Amazonas; mientras que Aquino & Encarnación (1994) comentan que la especie nunca habría sido registrada en las cuencas de los ríos Tigre o Pastaza, lo cual contradice los registros mencionados por Hershkovitz (1977, 1982). Además, de la Torre & Stevenson (2008) indican que su presencia en el Parque Nacional Yasuní no sería esperada, donde únicamente habitarían *L. lagonotus* y *L. tripartitus*.

Al igual que lo comentado para *L. lagonotus*, no existe evidencia concreta de simpatría entre ambas especies y tampoco sería esperada, según los criterios expuestos por Rylands *et al.* (2011); sin embargo, los registros atípicos de *L. nigricollis* en las provincias de Orellana y Pastaza están próximos a aquellos reportados para *L. tripartitus* y *L. lagonotus*, respectivamente. Finalmente, hay que indicar que en la base de datos existen siete ejemplares identificados como *L. nigricollis* de los cuales no se posee localidad de recolección, o únicamente se menciona «Oriente ecuatoriano».

Estudios necesarios: 1) realizar trabajo de campo en las provincias de Orellana y Pastaza para, mediante encuestas a pobladores locales y recorridos en busca de observaciones directas, determinar si efectivamente *Leontocebus nigricollis* habita al sur del río Napo. De comprobarse que existen poblaciones nativas, será necesario llevar a cabo la recolección de ejemplares, para, mediante técnicas morfométricas y genéticas, esclarecer su identidad; 2) se sugiere realizar estudios en las estribaciones de la cordillera oriental de los Andes para determinar su rango máximo de altitud a todo lo largo de las provincias de Sucumbíos y Napo.

### *Leontocebus tripartitus* (Milne-Edwards, 1878)

La primera mención de *Leontocebus tripartitus* (Figura 2d) para el Ecuador se atribuye a Carlos Tobar (1876), quien la habría reportado antes de su descripción bajo el nombre de *H*[*apale*]. *Labiata* [sic] e indica que habita en el [río] Napo. Este nombre actualmente corresponde a un taxón válido (*Saguinus labiatus*) que tiene cierto parecido con *L. tripartitus*, pero con una distribución más oriental, en Perú, Brasil y Bolivia (Rylands & Mittermeier 2013). Milne-Edwards (1878) presenta el primer registro confirmado para la especie, que además corresponde con la descripción original, bajo el nombre de *Midas tripartitus*, con localidad tipo «Equador, Rio Napo» (Groves 2005), lo cual no corresponde con una ubicación específica. Se propone entonces que la localidad tipo de la especie sea considerada la región ecuatoriana más antigua donde se ha confirmado su presencia, que es Tambococha (Lat. S 00° 54' 18"; Long. O 75° 35' 58"), en el margen derecho del río Napo, a 5 km S de la desembocadura del río Tiputini, donde se registraron 38 individuos de esta especie en noviembre de 1991 por Albuja (1994).

Festa (1903) la restringe para el «Ecuador oriental». Albuja (1983, 1994) y Tirira (2007) indican que habita entre las riberas sur del río Napo y el norte del Curaray. Rylands & Mittermeier (2013) señalan además que la ribera sur del río Indillama constituye el límite de su distribución en la parte noroccidental.

*Leontocebus tripartitus* se conoce de 48 localidades dentro de la provincia de Orellana, entre las cuencas de los ríos Napo (por el norte) y Curaray (por el sur): Indillama, Rumiyacu, Yuturi, Tiputini, Tivacuno, Yasuní, Nashiño, Cononaco alto y Tzapino (Napier 1976; Hershkovitz 1977; Albuja 1994; de la Torre 1996; Kostrub 1997; Thorington 1988; Albuja & Arguero 2011; Rylands *et al.* 2011; Suárez *et al.* 2012; Tirira datos no publicados) (Figura 3d); aunque los registros más australes que se conocen están en la parte alta del río Curaray (río Tzapino; Thorington 1988: 369) y a lo largo del río Nashiño (Rylands *et al.* 2011: 29; Tirira datos no publicados), unos 40 kilómetros más al norte del río Curaray, en su límite internacional con Perú; además, existen registros de *L. lagonotus* en la parte baja del río Cononaco (Tirira & Killackey sometido), lo cual no ratifica el criterio tradicional de que la orilla norte del río Curaray sería su lí-

mite de distribución austral en el Ecuador. La especie tiene un rango de distribución altitudinal restringido: entre 187 (Tambococha, parte baja del río Yasuní; Albuja 1994) y 330 m (cercanías de Dayuma; M. Ortiz 2013: obs. pers.). Información incorrecta sobre su distribución señala que puede alcanzar hasta los 1200 m en las estribaciones de la cordillera Oriental (Albuja 1983).

Existe poca información sobre el límite occidental de distribución de *L. tripartitus*, en donde se piensa que la especie estaría solapada en algunos sectores con *L. lagonotus*. Registros verificados indican que alcanzaría la parte norte del río Indillama (sector de Taracoa; Suárez *et al.* 2012; J. Aguirre 2013: obs. pers.) y hasta aproximadamente el kilómetro 40 de la vía Auca (población de Dayuma; M. Ortiz 2013: obs. pers.), pero estaría ausente más al sur y a lo largo de las cuentas de los ríos Shiripuno y Tigüino, y en la cuenca alta y media del río Cononaco (mientras que no se disponen de datos de la cuenca baja de este río). Un ejemplar observado en río Tzapino (Thorington 1988), cuenca alta del río Curaray, corresponde a un animal cautivo que pudo haber sido trasladado de otra localidad. Observaciones que solaparían su distribución con *L. lagonotus*, principalmente en el norte de su área de distribución (entre los ríos Indillama y Yuturi, al norte del río Tiputini; y entre los ríos Tiputini y Tivacuno) deben ser verificadas.

Se han mencionado registros de *L. tripartitus* fuera de su área de distribución esperada, en las provincias de Napo y Sucumbíos. En el primer caso, corresponde a un ejemplar depositado en el Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ 154), cuya localidad de recolección es Misahuallí (500 m), ribera norte del río Napo, ejemplar que se piensa corresponde a un individuo cautivo o transportado fuera de su lugar de origen. En el caso de Sucumbíos, se tiene conocimiento de 12 ejemplares recolectados entre 1924 y 1935 que están depositados en el British Museum de Londres (Napier 1976; Hershkovitz 1977), el Göteborg Natural History Museum, de Gotemburgo, Suecia (Tirira & Azurduy Högström 2010), el Museu de Ciències Naturals de Barcelona, España (GBIF 2016), además de registros mencionados por Hershkovitz (1977). Estos ejemplares fueron recolectados por distintas personas (L. Gómez, L. Söderström y miembros de la familia Olalla) en «Aguarico», «near Aguarico» y «Lagarto Cocha mouth», según se indican en las etiquetas de colección, en altitudes de entre 2000 y 3000 pies (667 a 1000 m), esto es al norte del río Napo. Es evidente que si los lugares de recolección son correctos, no lo es el rango altitudinal, pues corresponde a la cuenca media del río Aguarico, aguas arriba de la ciudad de Lago Agrio, a unos 110 kilómetros al noroeste de la localidad más próxima conocida de *L. tripartitus*. Tirira & Azurduy Högström (2010) discuten sobre la validez de estos registros e indican que de ser correcta la localidad, los ejemplares pudieron haber sido capturados frente a la desembocadura del río Aguarico en el Napo, cerca de Rocafuerte (actual Cabo Pantoja), posiblemente dentro de territorio peruano, pues además de *L. tripartitus*, en su revisión de mamíferos ecuatorianos depositados en el Göteborg Natural History Museum, encontraron un ejemplar de *Ateles belzebuth*, otra especie cuya distribución se restringe al sur del río Napo.

Un argumento que pudo haber originado la confusión en el uso del nombre Aguarico, es que desde mediados del siglo XIX y hasta la actualidad, este nombre ha sido usado en el Ecuador para designar a la parte baja de los ríos Aguarico y Napo, territorio que además incluye buena parte del área de distribución de *L. tripartitus* en el país; este nombre también fue aplicado a la población de Rocafuerte a inicios del siglo XX, la cual se ubicaba en la orilla nororiental de la desembocadura del mencionado río en el Napo (actualmente dentro de territorio peruano, pero no antes de la década de los cuarenta); además, el cantón Aguarico fue formalmente creado el 19 de agosto de 1925 (Municipalidad de Aguarico 2016), época que coincide con la recolección de los primeros ejemplares de *L. tripartitus* que indican como localidad únicamente «Aguarico». Para terminar este análisis, Rylands *et al.* (2011) presentan un mapa hipotético donde incluyen dentro de la distribución de *L. tripartitus* una sección al norte del río Napo y al oriente del río Aguarico, y argumentan que si efectivamente la especie ocupa esta área, se deberían realizar análisis taxonómicos, pues a su criterio podría tratarse de un taxón diferente.

Estudios necesarios: 1) verificar los límites de distribución occidental y austral; 2) verificar la presencia de la especie entre los ríos Nashiño, por el norte, y Curaray, por el sur; y 3) confirmar si existen poblaciones en simpatría con *L. lagonotus*, especialmente hacia la parte norte y oeste de su distribución.

### *Callimico goeldii* (Thomas, 1904)

Se trata de una especie que oficialmente no ha sido reportada en el Ecuador, aunque sus límites de distribu-

ción occidental alcanzan la misma línea de frontera con Colombia y Perú, de acuerdo con los mapas de Cornejo (2008) y Rylands & Mittermeier (2013). Hershkovitz (1977) indica que a pesar de no haber sido registrada la especie en Ecuador, no hay duda de que está presente. Williams (1996: 390) afirma que *Callimico goeldii* habita en el Ecuador: «below 500 m along eastern base of Andes only». La única evidencia sobre la presencia en el país estaría en el American Museum of Natural History, de Nueva York, donde está depositado un espécimen (AMNH 183289) recolectado el 17 de septiembre de 1959 y cuya única información disponible en la etiqueta de colección dice «Ecuador». La presencia de esta especie en la Amazonía ecuatoriana es probable, toda vez que no existe una barrera geográfica que limite su distribución, en especial a lo largo de la frontera con Perú.

Estudios necesarios: 1) se sugiere realizar recorridos de observación en áreas próximas a las fronteras, principalmente con Perú, en la zona de influencia de los ríos Nashiño, Cononaco, Curaray, Cunambo y Corrientes, donde al parecer no existen barreras geográficas de relevancia.

## CONCLUSIONES

Es evidente que dentro de los primates ecuatorianos, la familia Callitrichidae todavía presenta numerosos vacíos de información en cuanto a sus límites de distribución y rangos altitudinales. La especie mejor conocida en estos aspectos posiblemente sea *Cebuella pygmaea*, pero no existe información que permita definir el rango máximo de distribución altitudinal y es necesario confirmar si el río Pastaza es su límite de distribución austral. *Leontocebus lagonotus* es la especie que presenta mayor número de vacíos; es necesario verificar su presencia al norte del río Napo, principalmente en los alrededores del Parque Nacional Sumaco-Napo Galeras; y al sur de dicho río, hacia la parte baja del Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Waorani, al sur de los ríos Tivacuno y Tiputini; además, su presencia en bosques subtropicales es prácticamente desconocida, con excepción de unos pocos registros en la zona de Mera, provincia de Pastaza. Para *Leontocebus nigricollis* existe controversia sobre registros confirmados al sur del río Napo y se desconoce su rango máximo de altitud. Sobre *Leontocebus tripartitus* se desconocen sus límites de distribución occidental y austral. Para todas las especies de *Leontocebus* es necesario visitar las localidades donde aparentemente habitaría en simpatría, para determinar si efectivamente existe esta relación ecológica. Finalmente, se recomienda realizar estudios de campo que ayuden a determinar si *Callimico goeldii* habita en el Ecuador.

### AGRADECIMIENTOS

A los curadores de los museos de historia natural por proveer la información de sus colecciones, y en algunos casos, permitirme el acceso para revisar el material ecuatoriano: R. S. Voss (American Museum of Natural History); F. Johansson y K. Lundin (Göteborg Natural History Museum); M. Espinosa (Museo de Ciencias Naturales del Colegio Nacional Mejía, Quito, Ecuador); J. Barreiro (Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid); y S. F. Burneo y M. A. Camacho (Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador de Quito). A J. Aguirre, L. Albuja, Y. López, M. Ortiz, G. Paredes y F. A. Reid, por compartir sus observaciones de campo. A P. Iturralde por su ayuda con la elaboración de los mapas. Al archivo fotográfico de Ecuambiente Consulting Group y a A. F. Sornoza por las fotografías de *C. pygmaea* y *L. tripartitus*, respectivamente. A los editores Bernardo Urbani, Martín Kowalewski, Rogério da Cunha, Stella de la Torre y Liliana Cortés-Ortiz, por invitarme a escribir este artículo. A dos revisores anónimos por sus comentarios.

### BIBLIOGRAFÍA

Albuja L (1983) *Mamíferos ecuatorianos considerados raros o en peligro de extinción*. Programa Nacional Forestal, Ministerio de Agricultura y Ganadería. Quito, Ecuador. Pp. 35-67.

Albuja L (1991) Lista de vertebrados del Ecuador: mamíferos. *Revista Politécnica* 16(3):163-203.

Albuja L (1994) Nuevos registros de *Saguinus tripartitus* en la Amazonía ecuatoriana. *Neotropical Primates* 2(2):8-10.

Albuja L & A Arguero S (2011) Mamíferos. En: Albuja L (ed.) *Fauna de Guiyero, Parque Nacional Yasuní*. Escuela Politécnica Nacional & Fundación EcoFondo. Quito, Ecuador. Pp. 28-63.

Álvarez-Solas S, Tirira DG & MC Peñuela-Mora (2016) Reserva Biológica Colonso-Chalupas: ¿Límite regional en primates del Ecuador? En: Tirira DG (ed.) *Libro de Resúmenes I Congreso Nacional de Manejo de Vida Silvestre y III Congreso Ecuatoriano de Mastozoología*. Ministerio del Am-

biente del Ecuador y Asociación Ecuatoriana de Mastozoología. Santa Elena, Ecuador. Pp. 126-127.

Aquino R & F Encarnación (1994) Primates of Peru/Los primates del Perú. *Primate Report* 40:1-127.

Boada CE (2011) Lista de los mamíferos de los tepuyes de la cuenca alta del río Nangaritza, cordillera del Cóndor. En: Guayasamín JM & E Bonaccorso (eds.) *Evaluación Ecológica Rápida de la biodiversidad de los Tepuyes de la cuenca alta del río Nangaritza, cordillera del Cóndor, Ecuador*. Boletín de Evaluación Ecológica Rápida 58. Conservación Internacional. Quito, Ecuador. Pp. 124-128.

Brito MJ & R Ojala-Barbour (2016) Mamíferos no voladores del Parque Nacional Sangay, Ecuador. *Papéis Avulsos de Zoologia* 56(5):45-61.

Cabrera A (1900) Estudios sobre una colección de monos americanos. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* (*Serie 2*) 9(29):65-93.

Cabrera A (1912) Catálogo metódico de las colecciones de mamíferos del Museo Nacional de Ciencias Naturales. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, Serie Zoológica* 9:1-147.

Cabrera A (1958 [1957]). Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciencias Zoológicas* 4(1):1-307.

Cornalia E (1850) Vertebratorum Synopsis in Museo Mediolanense Extantium. En: Osculati C (ed.) *Esplorazione delle regioni equatoriali lungo il Napo ed il fiume delle Ammazzoni: frammento di un viaggio fatto nelle due Americhe negli anni 1846-47-48*. Fratelli Centenari e Comp. Milán, Italia. Pp. 302-320.

Cornejo F (2008) *Callimico goeldii*. En: *The IUCN Red List of Threatened Species 2008*. www.iucnredlist.org. (Consultado el 12-X-2015).

Crandall LS (1951) Those "forest sprites" called marmosets. *Animal Kingdom* 54(6):178-184.

De la Torre S (1996) Notes on the distributions of the Ecuadorian Callitrichids. *Neotropical Primates* 4(3):88.

De la Torre S (2000) *Primates de la Amazonía del Ecuador / Primates of the Amazonian Ecuador*. Sociedad para la Investigación y Monitoreo de la Biodiversidad Ecuatoriana. Quito, Ecuador. 60 pp.

De la Torre S & CT Snowdon (2002) Environmental correlates of vocal communication of wild pygmy marmosets. *Animal Behaviour* 63:847-856.

De la Torre S & P Stevenson (2008) *Saguinus nigricollis*. En: *The IUCN Red List of Threatened Species 2008*. www.iucnredlist.org. (Consultado el 28-IX-2016).

De Velasco J (1841 [1789]) *Historia Natural del Reino de Quito en la América Meridional, Historia Antigua,* Tomo II. Editorial Casa de la Cultura Ecuatoriana (1998 para esta edición), Quito, Ecuador. 504 pp.

De Vries T, Campos F, de la Torre S, Asanza E, Sosa AC & F Rodríguez (1993) Investigación y conservación en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno. En: Mena PA & L Suárez (eds.) *La investigación para la conservación de la diversidad biológica en el Ecuador*. Ecociencia. Quito, Ecuador. Pp. 167-221.

Emmons LH (1984) Geographic Variation in Densities and Diversities of Non-Flying Mammals in Amazonia. *Biotropica* 16(3):210-222.

Festa E (1903) Viaggio del Dr. Enrico Festa nel Darien, nell' Ecuador e regioni vicine. Mammiferi. *Bollettino del Musei di Zoologia ed Anatomia Comparada della Reale Universitá di Torino* XVIII (435):1-10.

GBIF (Global Biodiversity Information Facility). 2016. GBIF occurrence download. www.gbif.org. (Consultado el 20-IX-2016).

Groves C (2005) Order Primates. En: Wilson DE & DM Reeder (eds.) *Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference*. 3a edition. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE. UU. Pp. 111-184.

Gutiérrez-Usillos A (2002) *Dioses, símbolos y alimentación en Los Andes. Interrelación hombre-fauna en el Ecuador prehispánico*. Ediciones Abya-Yala. Quito, Ecuador. 473 pp.

Hershkovitz P (1977) *Living New World Monkeys (Platyrrhini), with an Introduction to Primates*. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. 1098 pp.

Hershkovitz P (1982) Subspecies and geographic distribution of black-mantle tamarins *Saguinus nigricollis* Spix (Primates: Callitrichidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 95(4):647-656.

Jiménez de la Espada M (1870) Algunos datos nuevos o curiosos acerca de la fauna del alto Amazonas (mamíferos). *Boletín-Revista de la Universidad de Madrid* 2:1-27.

Kostrub CE (1997) Preliminary field observations of golden-mantled tamarins, *Saguinus tripartitus*, in eastern Ecuador. *Neotropical Primates* 5:102-103.

Lönnberg E (1913) Mammals from Ecuador and related forms. *Arkiv für Zoologi Stockholm* 8(16):1-37.

Mena-Valenzuela P (1996) Etnozoología del volcán Sumaco. *Revista Geográfica* 36:121-173.

Mena-Valenzuela P (1997) Diversidad y abundancia relativa de los mamíferos en Sinangüé, Reserva Ecológica Cayambe-Coca, Sucumbíos, Ecuador. En: Mena PA, Soldi A, Alarcón R, Chiriboga C & L Suárez (eds.) *Estudios biológicos para la conservación. Diversidad, ecología y etnobiología*. EcoCiencia. Quito, Ecuador. Pp. 57-72.

Milne-Edwards MA (1878) Description d'une nouvelle espèce de *Midas* et observations sur l'*Ateles variegatus*. *Nouvelles Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris* 1(2):159-166.

Municipalidad de Aguarico. 2016. Historia de Aguarico. www.aguarico.gob.ec/gadaguarico/index.php. (Consultado el 28-IX-2016).

Napier PH (1976) *Catalogue of the Primates in the British Museum (Natural History). Part I. Families Callitrichidae and Cebidae*. British Museum (Natural History). Londres, Reino Unido. 121 pp.

Ortiz M (2008) Comunidad de mastofauna en el bosque protector del río Abanico, estribaciones orientales, Amazonía ecuatoriana. En: Lozano P & D Medranda (eds.) *Plan de manejo y estudios iniciales de flora y fauna del bosque protector Abanico*. Hidroabanico S.A. & Fundación de Investigación y Asistencia Social. Quito, Ecuador. Pp. 34-45.

Osculati C (1850) *Esplorazione delle regioni equatoriali lungo il Napo ed il fiume delle Ammazzoni: frammento di un viaggio fatto nelle due Americhe negli anni 1846-47-48*. 1.ª edición. Fratelli Centenari e Comp. Milán, Italia. 344 pp.

Pitman N, Moskovits DK, Alverson WS & R Borman A (eds.) (2002) *Ecuador: Serranías Cofán-Bermejo, Sinangoe*. Rapid Biological Inventories Report 3. The Field Museum. Chicago, EE. UU. 226 pp.

Rageot R & L Albuja (1994) Mamíferos de un sector de la alta Amazonía ecuatoriana: Mera, provincia de Pastaza. *Revista Politécnica* 19(2):165-208.

Reina-Moreno D (2013) Mamíferos. En: COCASINCLAIR (ed.) *Flora y fauna representativa de los bosques piemontanos y montano bajo del Proyecto Hidroeléctrico Coca Codo Sinclair*. EP Coca Codo Sinclair & Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales. Quito, Ecuador. Pp. 69-84, 130-132.

Rode P (1937) Etude d'une collection de mammifères de l'Ecuador oriental (Mission Flornoy) *Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle de Paris* 9:342-346.

Rylands AB & RA Mittermeier (2013) Family Callitrichidae (marmosets and tamarins). En: Mittermeier RA, Rylands AB & DE Wilson (eds.) *Handbook of the Mammals of the World. 3. Primates*. Lynx Edicions. Barcelona, España. Pp. 262-346.

Rylands AB, Coimbra-Filho AF & RA Mittermeier (2009) The systematics and distributions of the marmosets (*Callithrix*, *Callibella*, *Cebuella*, and *Mico*) and callimico (*Callimico*) (Callitrichidae, Primates). En: Ford SM, Davis LC & L Porter (eds.) *The smallest anthropoids: the marmoset/callimico radiation*. Springer. Nueva York, EE. UU. Pp 25-61.

Rylands AB, Matauschek C, Aquino R, Encarnación F, Heymann EW, de la Torre S & RA Mittermeier (2011) The range of the golden-mantle tamarin, *Saguinus tripartitus* (Milne-Edwards, 1878): distributions and sympatry of four tamarin species in Colombia, Ecuador, and northern Peru. *Primates* 52:25-39.

Rylands AB, Heymann EW, Lynch Alfaro J, Buckner JC, Roos C, Matauschek C, Boubli JP, Sampaio R & RA Mittermeier (2016) Taxonomic review of the New World tamarins (Primates: Callitrichidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 177(4):1003-1028.

Suárez E, Zapata-Ríos G, Utreras V, Strindberg S & J Vargas (2012 [2013]). Controlling access to oil roads protects forest cover, but not wildlife communities: a case study from the rainforest of Yasuní Biosphere Reserve (Ecuador). *Animal Conservation* 16:265-274.

Thomas O (1880) On mammals from Ecuador. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1880:393-403.

Thomas O (1904) New *Callithrix*, *Midas*, *Felis*, *Rhipidomys*, and *Proechimys* from Brazil and Ecuador. *Annals and Magazine of Natural History* 7(14):188-196.

Thorington RW Jr (1988) Taxonomic status of *Saguinus tripartitus* (Milne-Edwards, 1878). *American Journal of Primatology* 15:367-371.

Tirira DG (1995–2016) *Red Noctilio*. Base de datos no publicada sobre los mamíferos del Ecuador. Grupo Murciélago Blanco. Quito, Ecuador.

Tirira DG (1999) *Mamíferos del Ecuador*. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador & Sociedad para la Investigación y Monitoreo de la Biodiversidad Ecuatoriana. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 2. Quito, Ecuador. 392 pp.

Tirira DG (2007) *Guía de campo de los mamíferos del Ecuador*. Ediciones Murciélago Blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 7. Quito, Ecuador. 576 pp.

Tirira DG (2010) Mamíferos ecuatorianos en museos de historia natural y colecciones científicas: 2. El Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia». *Boletín Técnico* 9, *Serie Zoológica* 6:111-133.

Tirira DG (2014) Historia de la mastozoología en Ecuador. En: Ortega J, Martínez JL & DG Tirira (eds.) *Historia de la mastozoología en Latinoamérica, las Guayanas y el Caribe*. Editorial Murciélago Blanco y Asociación Ecuatoriana de Mastozoología. Quito, Ecuador, y México DF, México. Pp. 205-244.

Tirira DG & C Azurduy Högström (2011) Mamíferos ecuatorianos en museos de historia natural y colecciones científicas: 3. El Museo de Historia Natural de Gotemburgo (Suecia). *Boletín Técnico* 10, *Serie Zoológica* 7:14-46.

Tirira DG & RP Killackey (sometido). The mammals of Boanamo, a Neotropical lowland rainforest at Yasuní National Park and Waorani Ethnic Reserve, Orellana and Pastaza provinces, Ecuador.

Tirira DG, Reid FA & MD Engstrom (2017) *Monitoreo Biológico Yasuní. Vol. 2, Mamíferos*. Ecuambiente Consulting Group. Quito, Ecuador. 271 pp.

Tobar CR (1876) *Mamíferos del Ecuador*. Fundación de Tipos de M. Ribadeneira. Quito, Ecuador. 8 pp.

Williams J (1996) An annotated list of the larger mammals of Ecuador. En: Beste BJ, Heijnen T & RS Williams (eds.) *A guide to birdwatching in Ecuador and the Galapagos Islands*. Biosphere Publications. Otley, West Yorkshire, Reino Unido. Pp. 389-392.

# Distribución actual, ecología y estrategias para la conservación de un primate críticamente amenazado (*Ateles fusciceps fusciceps*) en el Ecuador

Citlalli Morelos-Juárez*[1], Andrea Tapia[2], Laura Cervera[3], Felipe Alfonso-Cortes[4], Nathalia Fuentes[4], Edison Araguillin[5], Galo Zapata-Ríos[5], Denise Spaan[6] y Mika R. Peck[1]

[1]*University of Sussex, JMS Building, Falmer. Brighton, UK.*

[2]*The University of Melbourne, Office of Environmental Programs. Melbourne, Australia.*

[3]*Departamento Central de Investigación, Universidad Laica Eloy Alfaro de Manabí. Manta, Ecuador.*

[4]*Proyecto Washu, Avenida Eloy Alfaro, Lote 147, Edificio Portezuelo III, Quito, Ecuador.*

[5]*Wildlife Conservation Society-Ecuador. Quito, Ecuador.*

[6]*Universidad Veracruzana, Instituto de Neuroetología. Veracruz, México.*

*citlalli.morelos@gmail.com

**Resumen**

Aunque *Ateles fusciceps* se distribuye desde el sureste de Panamá hasta el Ecuador, la subespecie *Ateles fusciceps fusciceps* se considera endémica para el Ecuador y se distribuye al oeste de los Andes, desde el norte del país hasta la provincia de Manabí, encontrándose las poblaciones más grandes en la provincia de Esmeraldas. Se trata de un taxón muy amenazado debido a la deforestación de su hábitat y la caza. Habita en áreas grandes de bosque primario, pero también se le encuentra en fragmentos de bosque cerca de asentamientos humanos. Las actividades humanas afectan gravemente los recursos que consume (mayoritariamente frutos maduros). En este estudio realizamos un resumen del estado de conservación de este primate y reportamos más de 60 especies de árboles consumidas por *A. f. fusciceps* en Tesoro Escondido (Esmeraldas). La presión maderera afecta directamente al mono araña en el Ecuador, ya que impacta a especies alimenticias clave. Es crucial desarrollar acciones de conservación enfocadas a proteger esta especie de primate que incluyan la participación de las comunidades locales, para aportar alternativas económicas que les permitan preservar el hábitat en donde viven.

**Abstract**

**Distribution, ecology and strategies for the conservation of a critically endangered primate (*Ateles fusciceps fusciecps*) in Ecuador.**

*Ateles fusciceps* occurs from southern Panama to Ecuador. The subspecies *Ateles fusciceps fusciceps* is endemic to Ecuador and can be found west of the Andes, from the north of the country to the Manabí Province in the south. Its

**Palabras clave**
Dieta, estrategias de conservación, fragmentos, presiones antropogénicas.

**Key words**
Anthropogenic pressures, conservation strategies, diet, forest fragments.

Morelos-Juárez C, Tapia A, Cervera L, Alonso-Cortes F, Fuentes N, Araguillin E, Zapata-Ríos G, Spaan D & M Peck (2018) Distribución actual, ecología y estrategias para la conservación de un primate críticamente amenazado (*Ateles fusciceps fusciceps*) en el Ecuador. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 441-452.

largest population is found in the Province of Esmeraldas. Deforestation and hunting are the main threats faced by these primates. *A. f. fusciceps* relies on large tracks of primary forest but can also be found in forest fragments close to human settlements. Illegal logging is having a detrimental effect on the food availability for this primate, who feeds mainly on ripe fruit. In this chapter we summarize the conservation status of this taxon and report more than 60 plant species that are key to *A. f. fusciceps* survival in Tesoro Escondido, Esmeraldas Province. In order to protect this Critically Endangered primate and its habitat it is crucial to develop conservation actions that enable alternative economic income for local communities.

## INTRODUCCIÓN

El mono araña de cabeza negra, *Ateles fusciceps,* se distribuye desde el sureste de Panamá a través del occidente colombiano (oeste de los Andes) y hasta el sur del Ecuador. La subespecie *Ateles fusciceps fusciceps*, el mono araña ecuatoriano de cabeza café, se encuentra desde el río Mira, ubicado en la frontera norte del Ecuador, hacia el suroccidente del país. Posiblemente es una subespecie endémica del Ecuador, aunque se requieren censos específicos para determinar si la especie se encuentra presente en el sur de Colombia (Peck *et al*. 2010).

En el Ecuador *A. f. fusciceps* habita en los bosques húmedos tropicales y subtropicales del noroccidente del país (Tirira 2004), pertenecientes a la región del Chocó. Estos bosques se caracterizan por tener uno de los índices de biodiversidad más altos en el mundo, al pertenecer al llamado punto caliente de biodiversidad (o «hotspot») Tumbes-Chocó-Magdalena (Myers *et al*. 2000). Así como otros puntos calientes de biodiversidad, el Chocó ecuatoriano se caracteriza por su alto endemismo y por la acelerada pérdida de hábitat, tanto históricamente como en la actualidad. Los bosques de la región costera han sido uno de los ecosistemas más impactados y se estima que solo queda el 2 % de la cobertura forestal original, lo que ha provocado una rápida reducción de la vida silvestre, especialmente en bosques bajo los 300 m s. n. m., la mayoría de los cuales no se encuentran dentro de áreas protegidas nacionales (Critical Ecosystem Partnership Fund, 2005). Esta pérdida de hábitat ha tenido graves consecuencias sobre las especies que requieren una cobertura arbórea continua para su desplazamiento y alimentación. Este es el caso de *A. f. fusciceps*, que prefiere bosques primarios o de una antigüedad mayor a los 60 años de edad, y que además requieren de una extensa área de vida y de una alimentación basada en frutos maduros (Defler 2004; Sorensen & Fedigan 2000). Es importante mencionar que los monos araña juegan un papel vital en el mantenimiento de la diversidad del bosque como dispersores de semillas (Link & Di Fiore 2005), especialmente en el noroccidente del Ecuador, donde *A. f. fusciceps* es el único dispersor arbóreo de semillas de gran tamaño (Calle-Rendón *et al*. 2015). Más aún, la historia de vida de *A. f. fusciceps*, lo hacen altamente vulnerable a las amenazas antropogénicas (Ramos-Fernández & Wallace 2008). Las características intrínsecas del género *Ateles*, tales como una tasa de reproducción relativamente baja con un intervalo entre nacimientos de 3 a 4 años (Shimooka *et al.* 2008), dificulta asimismo la recuperación de sus poblaciones frente a un acontecimiento estocástico (Ross & Jones 1999; Tirira 2004).

*A. f. fusciceps* ha sido categorizado como críticamente amenazado (CR) en la Lista Roja de la IUCN (2014), principalmente por un declive en su población de un 80 % en los últimos 45 años, causado por la pérdida de hábitat y la fuerte presión de cacería (Tirira 2004). Asimismo, se encuentra en la lista de los 25 primates más amenazados del mundo (Schwitzer *et al*. 2014), lo que destaca el estado crítico en el que se encuentran sus poblaciones. Este estado crítico fue reportado inicialmente en 1989 por Madden & Albuja (1989), quienes mencionan la alta presión de cacería y la eliminación completa de sus poblaciones en los bosques cercanos a zonas habitadas en las inmediaciones de la Reserva Ecológica Cotacachi Cayapas (RECC). Estudios subsecuentes en 2003 (Mena-Valenzuela 2003) apoyan los resultados de

Figura 1. Hembra con cría de mono araña ecuatoriano de cabeza café (*Ateles fusciceps fusciceps*) en la Reserva de los Monos Araña Tesoro Escondido, provincia de Esmeraldas, Ecuador. Fotografía: Yadira Giler.

Madden y Albuja, y para 2004 se estima una población total en el Ecuador de solamente 250 individuos (Tirira 2004). Debido a esta situación, se pusieron en marcha estudios urgentes sobre la ecología y la distribución actual de la especie en el país (Gavilanez-Endara 2006; Magnusson 2006; Cueva & Pozo 2010; Baird 2007; Dowd 2009; Estévez-Noboa 2009; Shanee 2009; Moscoso 2010) con el fin de recabar mayor información sobre este primate. Los resultados de estos estudios confirmaron el estado crítico del primate y resaltaron áreas específicas prioritarias para su conservación, como es la RECC, el corredor Awacachi y la Reserva Étnica Forestal Awá, así como sus respectivas zonas de amortiguamiento. A su vez se identificó a la cooperativa Tesoro Escondido, ubicada en la zona de amortiguamiento de la RECC en Esmeraldas, como una zona prioritaria, ya que alberga a la única población saludable de monos araña encontrada hasta la fecha (Cueva & Pozo 2010; Moscoso 2010; Morelos-Juárez 2015) (Figura 1). Desde 2012 se han intensificado los estudios sobre *A. f. fusciceps* por parte de diversos grupos de investigación con el fin de obtener información de relevancia para el diseño efectivo de estrategias de conservación que aseguren su supervivencia a largo plazo.

En este capítulo se hace una actualización de tres aspectos importantes en la conservación de *A. f. fusciceps*. El primero incluye la evaluación de su distribución actual, tomando en cuenta estudios recientes que nos proporcionan una visión más amplia y actualizada de las zonas que ocupa la especie. El segundo pretende brindar nueva información sobre recursos importantes en la dieta de este primate y el conflicto que existe por los mismos con la extracción de madera en la zona. Finalmente, el tercero implica una perspectiva actual de estrategias de conservación que podrían asegurar la persistencia de *A. f. fusciceps* a largo plazo.

## Distribución de *Ateles fusciceps fusciceps* en el Ecuador

Son pocos los estudios enfocados en evaluar la distribución de *A. f. fusciceps* en el occidente ecuatoriano. Concretamente, existen menos de 5 estudios publicados que se dedican a entender la biogeografía de la especie, a pesar de su estado crítico de conservación (Madden & Albuja 1989; Tirira 2004; Peck *et al*. 2010). La comparación de los registros reportados en los trabajos más antiguos con aquellos que presentan datos actuales, nos permite evaluar los cambios en la distribución de la especie, generados en gran medida por el aumento de las presiones antropogénicas en su área de distribución (Tirira *et al*. 2011). La Figura 2 muestra los puntos donde la especie ha sido registrada desde el año 2002. La distribución actual de la especie abarcaría las provincias de Carchi, Esmeraldas, Imbabura, Pichincha y Manabí. Cabe recalcar que solo 3 de los 24 puntos incluidos en la Figura 2 se encuentran dentro del Sistema de Áreas Protegidas del Estado (SNAP). Esto dificulta su protección, por lo que es necesario pensar en estrategias de conservación dirigidas expresamente a estos sitios. En 2010 se iniciaron estudios sobre la distribución de *A. f. fusciceps*, empezando por un mapeo de los bosques remanentes en el noroc-

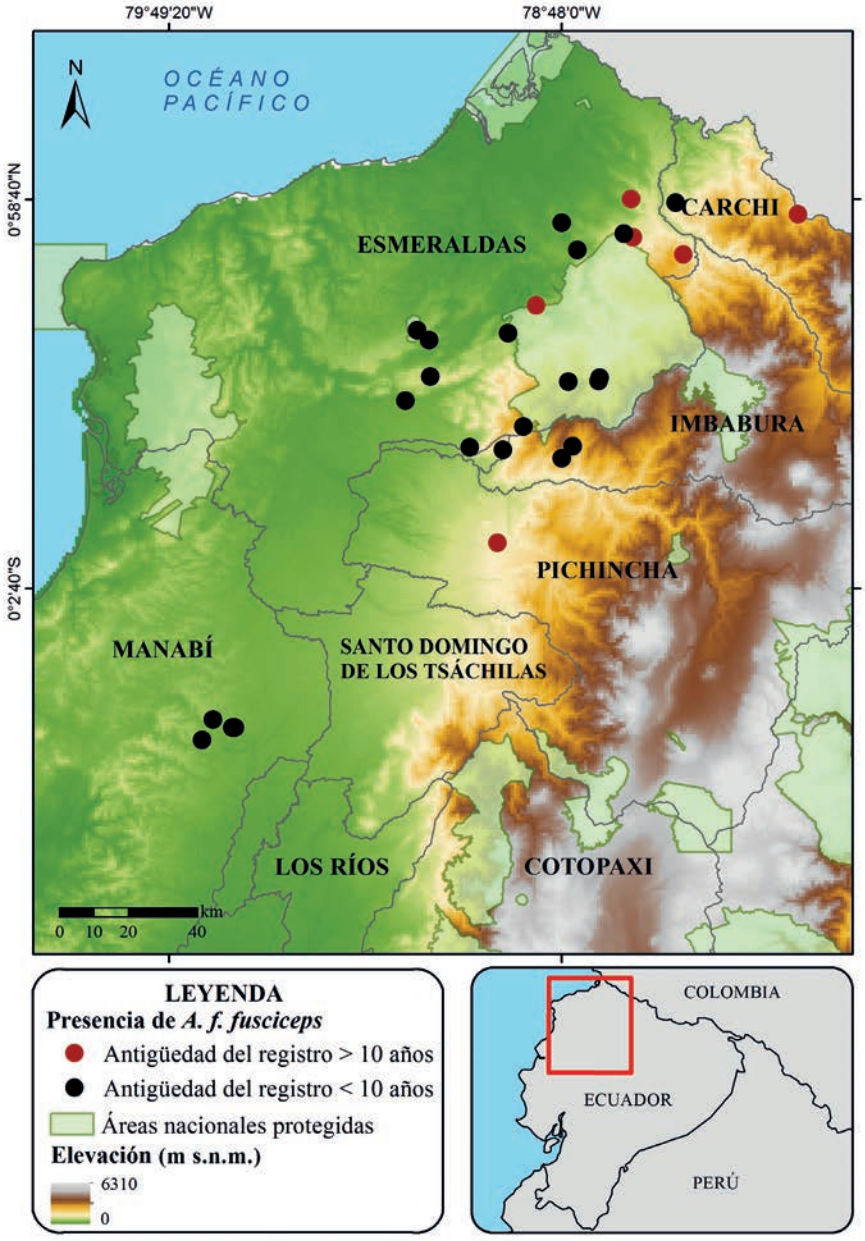


Figura 2. Distribución del mono araña ecuatoriano de cabeza café (*Ateles fusciceps fusciceps*) en Ecuador.

cidente del Ecuador para determinar la disponibilidad de hábitat óptimo para este primate. Los resultados muestran que existen 3700 km$^2$ de bosque no protegido disponible, de los cuales solo 989 km$^2$ representan un hábitat óptimo para el mono araña ecuatoriano de cabeza café (Peck *et al*. 2010).

Otra iniciativa por parte de la Wildlife Conservation Society (WCS) Programa Ecuador incluyó estudios de mamíferos medianos y grandes en el occidente del Ecuador entre agosto de 2009 y septiembre de 2011 (Zapata-Ríos & Araguillin 2013). Mediante el uso de cartografía de la cobertura vegetal (Sierra *et al*. 2002) se seleccionaron 4 áreas de estudio que son los remanentes más grandes de bosque original del occidente (Winckell *et al*. 1997), separados entre sí con un mínimo de 50 km. Mediante visitas al campo en las 4 áreas de estudio se seleccionaron nueve localidades de muestreo (Tabla 1). Además, se realizaron reuniones con los guardaparques del Refugio de Vida Silvestre el Pambilar (RVSP) y de la RECC zona baja, con el propósito de identificar lugares donde se encontraba *A. f. fusciceps*. Dentro de los 7249 km recorridos, se identificaron 3 localidades en donde existe *A. f. fusciceps*. Estas se encuentran ubicadas entre el RVSP y la RECC, y la conexión entre tales zonas se debe al Bloque 10 de Patrimonio Forestal del Ecuador. Adicionalmente, durante las reuniones con los guardaparques se identificaron varios sitios alrededor del RVSP donde *A. f. fusciceps* ha sido observado. Sin embargo, en varios de estos lugares existen asentamientos humanos, los cuales representan una amenaza para esta especie.

En el caso de la provincia de Pichincha, Peck *et al*. (2010) determinaron que los bosques ubicados hacia el noroccidente de esta provincia podrían ser adecuados para la especie. Sin embargo, muestreos de presencia/ausencia de la especie por parte de Proyecto Washu, utilizando las metodologías de «playback» (Baird 2007) y de transectos lineales (Peres 1999) entre 2014 (junio a noviembre) y 2015 (septiembre a noviembre), y con un total de 110 km recorridos, no registraron presencia de poblaciones en el área mencionada (Fuentes *et al*. 2015a). Esta ausencia de registros podría indicar la posible extinción local de la especie, ya que entrevistas realizadas a pobladores de estas zonas sugieren que hace más de 30 años no se ha observado a este primate. El único registro dentro de la provincia de Pi-

chincha se trata de un macho solitario de la especie (Moscoso 2010), del cual no se ha podido confirmar la procedencia. En 2014 se realizó una búsqueda de la especie en la parte occidental de la RECC, con un total de 25 avistamientos en 10 días efectivos de muestreo (Fuentes *et al*. 2015a). Esto demostró de manera preliminar la alta presencia de individuos de la especie en esta región. Sin embargo, cabe recalcar que la ausencia de registros de esta especie en los bosques remanentes de la región costera del país, es probable que se deba al número limitado de muestreos realizados. Un ejemplo de esto es el caso de la provincia de Manabí, donde se consideraba que la especie había sido extirpada hace más de 70 años (Tirira 2004). No obstante, varios grupos de la especie han sido localizados recientemente en fragmentos (Figura 2) que varían en tamaño entre 35 y 1300 ha, abarcando una zona de más de 100 km$^2$ en el cantón de Flavio Alfaro, provincia de Manabí (Lat. S 0° 23' 9,12"; Long. O 79° 42' 31,5") (Cervera & Griffith 2015). El área donde se ha localizado estos grupos está compuesta por una matriz de pastos, cultivos, plantaciones de árboles y remanentes de bosque tropical, en donde se estima que la tasa de deforestación ha alcanzado el 89 % (Cartaya & Zurita 2015; Cervera & Griffith 2015).

Tabla 1. Sitios de estudio y esfuerzo de muestreo en el occidente de Ecuador por Widlife Conservation Society (WCS) Programa Ecuador.

| Sitios de estudio y localidades de muestreo | Periodo de muestreo (días) | Muestreo de reconocimiento (km) | Registro de *A. f. fusciceps* |
|---|---|---|---|
| Territorio Awá (AWA) | | | |
| Centro Mataje | 31 | 460 | Si* |
| Centro Pambilar | 39 | 350 | Si* |
| Centro Río Bogotá | 31 | 300 | No |
| Reserva Ecológica Mache-Chindul (REMACH) | | | |
| Estación Biológica Bilsa | 29 | 199 | No |
| Comunidad Chachi San Salvador | 35 | 329 | No |
| Reserva Ecológica Comunitaria Loma Alta (RECLA) | | | |
| Comunidad de Loma Alta | 34 | 250 | No |
| Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas (RECC) | | | |
| Refugio de Vida Silvestre El Pambilar | 34 | 325 | Si |
| Comunidad Chachi Estero Vicente | 36 | 546 | Si |
| Comunidad Afroecuatoriana Playa de Oro | 39 | 355 | Si |
| Total | 308 | 7249 | |

*Se observó un individuo en un sitio conocido como La Unión, entre la comunidad Awá de Mataje y Pambilar.

Considerando que la distribución histórica de la especie conectaba las poblaciones de Esmeraldas con las de Manabí, la encontrada en Manabí habría sido teóricamente aislada hace aproximadamente 50 años cuando la deforestación alcanzó sus tasas más altas en el occidente ecuatoriano (Sierra 2001). Es necesario determinar la viabilidad de estas poblaciones recientemente encontradas y evaluar los mecanismos que han permitido su adaptación en este hábitat altamente modificado por el ser humano.

Figura 3. Hembra de *Ateles fusciceps fusciceps* en un fragmento de bosque en el cantón Flavio Alfaro, Manabí, occidente ecuatoriano. Es posible que esta población haya estado aislada por más de 50 años. Fotografía: Enrique de la Montaña.

## Dieta de *A. f. fusciceps* y posible conflicto por recursos con la industria maderera

Los monos araña (género *Ateles*), pasan la mayor parte del tiempo en el dosel alimentándose especialmente de frutos maduros; de hecho entre el 75 % y 90 % de su alimentación anual está basada en frutas y en menor medida de hojas tiernas, flores, semillas e insectos (Wallace 2005). Su preferencia por frutos con altos contenidos nutricionales ha sido evidenciada al alimentarse significativamente de frutos poco comunes, ricos en proteínas y grasa, a pesar de la abundante disponibilidad de otros frutos en el bosque (Felton *et al.* 2008; Stevenson *et al.* 2000). Estas preferencias podrían estar relacionadas con el mayor uso del dosel por parte de estos primates dado el alto nivel nutricional que tienen las frutas maduras que se encuentran en este estrato (Schaefer *et al*. 2002; Youlatos 2002). En este contexto, conocer más sobre el comportamiento de alimentación de *A. f. fusciceps* es fundamental para entender sus requerimientos ecológicos y la magnitud del impacto de actividades antropogénicas sobre sus poblaciones. Esta información debe ser una de las bases sobre la cual se desarrollen acciones que mejoren el estado de conservación de este primate.

La provincia de Esmeraldas tiene una fuerte dependencia económica en la industria maderera (Sierra 2001). Por esta razón es vital conocer el impacto que tiene esta actividad sobre los recursos alimenticios claves para *A. f. fusciceps*. Con este propósito se eligió la asociación Tesoro Escondido como sitio de estudio, en donde se estimó principalmente la disponibilidad de recursos del hábitat de *A. f. fusciceps* durante un ciclo anual (2012–2013) en 16 parcelas de vegetación de 0,1 hectáreas cada una. Posteriormente se determinó la preferencia alimenticia de *A. f. fusciceps* utilizando observaciones de comportamiento (Altmann 1974) y aplicando el índice ε de Chesson (Chesson 1983). Se revisaron asimismo permisos de extracción maderera de la región con el fin de identificar especies de árboles objeto de dicha extracción, y se compararon volúmenes de especies importantes para *A. f. fusciceps* en bosque primario, con los volúmenes aprobados para su extracción en la industria maderera. Esto con el fin de identificar un posible conflicto entre la extracción maderera y la subsistencia de los monos araña.

Se identificaron 65 especies de árboles pertenecientes a 34 familias como parte de la dieta de *A. f. fusciceps* en el sitio de estudio. El índice Chesson ε identificó 11 especies como preferidas (*Minquartia guianensis, Matisia soegengi, Matisia* sp., *Clarisia biflora, Solanum* sp., *Hortia brasiliana, Pouruma chocoana, Calocarpum sapota, Ziziphus Cinnamomum, Nectandra* sp. y *Ficus* sp.). Observaciones fenológicas mensuales en las parcelas de vegetación identificaron a su vez 7 especies clave, ya que están disponibles casi todo el año: *Brosimum utile, Hortia brasiliana, Trema integerrima, Virola sebifera, Protium ecuadorense, Jacaratia spinosa y Pouruma chocoana.* Se identificaron también 2 palmas (*Ireartea deltoidea* y *Wettinia quinaria)* como potenciales alimentos de emergencia mostrando un índice de fructificación mayor en meses donde otros árboles presentaban frutos escasos (diciembre y enero).

La revisión de los permisos de extracción maderera obtenidos del Ministerio del Ambiente del Ecuador (MAE) mostró que 35 de las 65 especies que se identificaron en la dieta de *A. f. fusciceps* son fuentes de madera. El volumen de extracción se comparó con el volumen de cada especie en el bosque primario de Tesoro Escondido. De estas resaltan 5 especies clave en la dieta de *A. f. fusciceps*, las cuales, bajo los protocolos de planes de manejo sustentable actuales, se agotarían por completo (*Virola* spp., *Pouruma minor, Matisia spp., Trema integerrima, Minquartia guianensis)*; mientras que 2 especies estarían impactadas significativamente en términos de abundancia local (*Ficus* spp. y *Protium ecuadorense)* (Morelos-Juárez *et al.* 2015 ). Además, se corroboró que el género *Brosimum* de la familia *Moraceae,* es uno de los géneros más importantes para la alimentación de *Ateles* spp. (Dew 2005; Russo *et al*. 2005; Wallace 2005; Stevenson & Link 2010) y en particular de *A. f. fusciceps* (Tapia 2014).

La relación entre el porcentaje de proteína y grasa de los frutos y el esfuerzo invertido (esto último en términos del número de mordiscos y el número de frutos ingeridos en 3 min) para cada especie de fruto ha sido documentada para *Ateles* y para otras especies de primates que eligen frutos con mayor contenido nutricional (Castellanos & Chanin 1996; Laska *et al*. 2000; Wallace 2005; Nakagawa 2009). El análisis del porcentaje de proteínas, grasa y carbohidratos obtenidos por medio del método Kjeldahl (Barreto *et al.* 1990) y por el método Soxhlet (Soxhlet 1879) de los frutos registrados en los focales de alimentación sugiere que *Brosimum utile* e *Inga* sp. tienen porcentajes altos de grasa, proteína y carbohidratos. Los frutos de estas dos especies mostraron el

mayor esfuerzo dedicado por *A. f. fusciceps,* en comparación a otros frutos (Tapia 2014). Esto concuerda con lo observado en estudios previos donde se han documentado preferencias alimenticias relacionadas con el contenido de grasa, en especial en épocas de escasez de frutos maduros y de reproducción (van Schaik *et al*. 1993; Dew 2005), y resalta la importancia de *Brosimum utile*, especie que a su vez muestra los volúmenes de extracción maderera más altos en la zona. Basándose en los resultados de este estudio, es importante revisar los permisos de extracción maderera actuales tomando en cuenta las especies clave para la alimentación de *A. f. fusciceps* que permitan su conservación a futuro.

## Amenazas y estrategias de conservación para *A. f. fusciceps*

Desde el año 2000, la legislación ecuatoriana prohibió la caza y el uso comercial de *A. f. fusciceps* (Tirira 2004). A partir de esto, la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) colocó al mono araña ecuatoriano de cabeza café dentro del Apéndice II, lo cual asegura que cualquier comercio internacional de este primate requiere un permiso legal (CITES 2007). Sin embargo, el impacto actual de estas medidas legislativas nacionales e internacionales sobre el estado de conservación de las poblaciones de este primate en bosques aislados del noroccidente del Ecuador es aún desconocido.

Existen aún muchos vacíos en el conocimiento sobre *A. f. fusciceps,* así como de los bosques en donde habita, los cuales están en riesgo de ser deforestados y fragmentados, especialmente en zonas no protegidas por el Estado ecuatoriano. A pesar de su importancia en términos de biodiversidad, el noroccidente del país se ha visto afectado por la tala industrial y artesanal, siendo Esmeraldas la provincia que presenta la tasa más alta de deforestación en el país (Ministerio del Ambiente 2013 del Ecuador. Como consecuencia de la deforestación, el avance de la frontera agrícola con monocultivos como la palma africana y la colonización por asentamientos humanos han fragmentado cada vez más los bosques de Esmeraldas (Sierra 2001; Freile & Vásquez 2005). Con el tiempo, las áreas sin protección en esta región han sido talados casi en su totalidad y se cree que el 90-95 % de la cobertura boscosa de esta provincia se ha perdido en los últimos 50 años (Dodson & Gentry 1991; Salaman 1994; Freile & Vásquez 2005), razón por la cual, existe la preocupación de conservar los bosques remanentes. Los esfuerzos de protección se han incrementado, presentando nuevas iniciativas de conservación para salvaguardar la biodiversidad albergada en esta provincia.

Existe una baja representación de las áreas protegidas del occidente ecuatoriano en el SNAP, a pesar de ser reconocidas internacionalmente por su importancia de conservación debido a la presencia de un gran número de especies endémicas y altos niveles de biodiversidad (Lessmann *et al*. 2014). Resulta, por lo tanto, obvia la necesidad de incorporar estas áreas de alta diversidad con presencia de *A. f. fusciceps* dentro del SNAP del Ecuador para poder asegurar su protección a largo plazo. También es fundamental desarrollar un monitoreo permanente de las poblaciones que existen en las áreas protegidas para determinar su estado de salud. En el occidente del país, las principales causas de deforestación incluyen la ganadería intensiva, la tala de bosques para la plantación de monocultivos, las malas prácticas agrícolas, la extracción de recursos naturales para uso doméstico y para comercialización, y la expansión de infraestructuras (Lambin *et al.* 2003). En la zona de Flavio Alfaro, donde la especie ha sido reportada recientemente, las poblaciones de mono araña viven muy próximas a los asentamientos humanos, debido a la gran fragmentación del hábitat que ha tenido lugar durante los últimos 70 años. Aunque la caza de primates no ha sido reportada en esta zona, existen otras presiones que pueden estar amenazando fuertemente las poblaciones en esta área.

El incremento de las zonas intervenidas supone una fuerte presión hacia los bosques y hacia las especies que habitan en ellos (Guerra 2009). La coexistencia de los monos araña y los humanos, así como la alta presencia de ganado y animales domésticos en las áreas de bosque, aumenta la posibilidad de zoonosis (Estrada *et al*. 2012). Adicionalmente, esta interacción aumenta el riesgo de que los primates sean atacados por perros, lo que podría resultar en conflictos socio-ambientales. Es crucial asegurar la protección de los remanentes de bosque presentes en el occidente ecuatoriano para la conservación del mono araña ecuatoriano de cabeza café. Así como aplicar medidas de conservación necesarias en aquellos lugares donde el bosque ya ha sido altamente modificado en sistema agroforestales, por ejemplo, la creación de zonas de conectividad para evitar la pérdida de flujo genético. La cacería se ha reportado como una amenaza para la supervivencia del mono araña ecuatoriano de cabeza café, des-

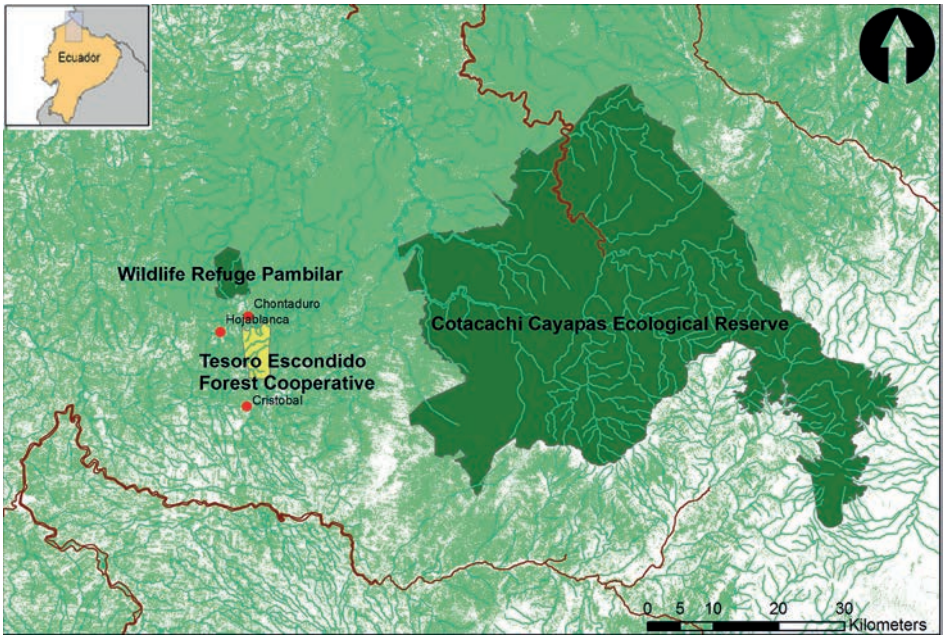


Figura 4. Ubicación de la Asociación Tesoro Escondido en referencia con la Reserva Ecológica Cotacachi Cayapas y el Refugio de Vida Silvestre El Pambilar pertenecientes al SNAP en el noroccidente del Ecuador. Los tres poblados más cercanos se representan con puntos rojos, mientras que los ríos principales se representan con líneas rojas. El bosque remanente en la región se encuentra representado con verde claro y fue adaptado de Hansen *et al.* (2013).

de los primeros estudios llevados a cabo en campo (Madden & Albuja 1989; Mena-Valenzuela 2003), sobre todo en comunidades cercanas a la RECC. Estudios posteriores reportan presión por cacería por parte de comunidades colonas en la sección sur de la RECC (Shanee 2009), así como en la parte oeste (Cueva 2008). Actualmente, la cacería de *A. f. fusciceps* por parte de comunidades indígenas Chachis en la zona oeste de la RECC aún ocurre, sin embargo, esta continúa siendo cacería de subsistencia (Morelos-Juárez 2015).

Finalmente, dentro de las amenazas para la especie, se encuentra el tráfico ilegal de vida silvestre, el cual ha sido poco estudiado en el Ecuador a pesar de su importancia (de la Torre 2012; Tirira 2013). En el año 2014 la Unidad de Policía de Ambiente de Ecuador (UPMA) rescató 2056 especímenes vivos (entre ellos 481 mamíferos) (MAE 2013), que eventualmente iban a ser traficados para ser convertidos en mascotas o sacrificados por su carne. A pesar de que la legislación ecuatoriana reconoce los derechos de la naturaleza desde el año 2008, los cambios no han sido significativos y la misma normativa en algunos puntos podría considerarse incongruente (Correa 2014), por lo que la fauna silvestre del país sigue siendo víctima de una regulación y control ineficientes frente a este negocio tan lucrativo.

Actualmente se trabaja en el estudio comportamental ex-situ de la especie, así como en la rehabilitación de la población cautiva más grande de la subespecie, la cual está albergada en las antiguas instalaciones de la Fundación Ecológica Rescate Jambelí, para una posterior potencial reintroducción en zonas donde se encuentra extinta, considerando parámetros identificados durante el estudio de Fuentes *et al.* (2015b).

En vista de la situación crítica de la especie y su hábitat, actualmente se desarrollan estrategias para su protección. Uno de los modelos integrales de conservación de *A. f. fusciceps* y de su hábitat se lleva a cabo en la Asociación Tesoro Escondido, en Esmeraldas. Esta asociación de agricultores cuenta con 3000 ha, aproximadamente 90 % de las cuales son aún bosque primario. Se localiza a 25 km de la RECC y a 8 km del Refugio de Vida Silvestre el Pambilar (Figura 4). Las principales amenazas de los bosques de Tesoro Escondido son la fuerte presión de la industria maderera y de palmicultoras en la zona, así como la expansión agrícola, principalmente de cacao, y por último la extracción de madera local por parte de los campesinos residentes. La primera estrategia de conservación que se ha implementado en Tesoro Escondido desde el año 2013, ha sido la inclusión de personas locales en la investigación de *A. f. fusciceps* como «parabiólogos». Este enfoque ha sido utilizado en la conservación de otras especies amenazadas (Laurance 2013), como por ejemplo en Bolivia en la protección del «Gran Chaco» (Cuéllar & Noss 2014) y en Ecuador estudiando al oso andino *Tremarctos ornatus* (Treves & Schloegel 2010). En Tesoro Escondido esta estrategia ha generado una fuente de ingresos alternativa a las actividades extractivas, además de generar conciencia ambiental y empoderamiento sobre la conservación de la zona. Los parabiólogos se han convertido efectivamente en embajadores de la conservación de los bosques en sus comunidades.

El rápido avance de la frontera agrícola y la presión de las industrias extractivas llevaron a un grupo de la comunidad de Tesoro Escondido junto con la ONG ecuatoriana Fundación Cambugán, respaldada por la Universidad de Sussex, a formar una reserva con el fin de proteger permanentemente los bosques de la zona y así asegurar un futuro para las poblaciones de *A. f. fusciceps* del área. La Reserva de los Monos Araña Tesoro Escondido conserva actualmente 1500 ha de bosque primario, teniendo como visión central la participación de las comunidades vecinas en el manejo de la misma. Casas de campesinos locales se han transformado en pequeñas estaciones biológicas que reciben estudiantes y voluntarios tanto nacionales como internacionales llevando a cabo proyectos de investigación, no solo sobre el mono araña ecuatoriano de cabeza café sino también de otras especies amenazadas como el jaguar *(Panthera onca)*. Una parte importante de la investigación que se realiza en la Reserva se enfoca a la conectividad de sus bosques con otras zonas protegidas cercanas, así como en la regeneración de áreas degradadas y reforestación con plantas nativas y clave para los monos araña.

Asimismo, en la Asociación Tesoro Escondido se implementa un programa de desarrollo comunitario ligado a la conservación de *A. f. fusciceps*. A través de esta iniciativa se han identificado las fortalezas productivas locales, como la producción de cacao nacional fino de aroma (o Cacao Arriba), y se ha promocionado a aquellas familias interesadas en producir este rubro, comprometiéndose a su vez a la conservación de sus bosques. El programa está permitiendo una mejor protección del bosque y de las especies que habitan en este, así como una mejora en la calidad y el manejo de su cacao. Actualmente, su producto cuenta con compradores directos nacionales e internacionales, alcanzando así un comercio justo que reconoce el valor agregado de la conservación de los bosques y de una de las especies de primates más amenazadas del Ecuador. Conjuntamente se imparte un programa de educación ambiental en las escuelas locales, así como otras alternativas para producir artesanías con productos no maderables del bosque. El objetivo de este modelo integral se enfoca en la replicabilidad de estas estrategias en otras comunidades donde se encuentre *A. f. fusciceps.*

Otra área en la que se llevan a cabo esfuerzos para la conservación del mono araña ecuatoriano de cabeza café es el Refugio de Vida Silvestre El Pambilar (perteneciente al Sistema Nacional de Áreas Protegidas), en donde se ha implementado un programa de investigación basándose en el monitoreo de mamíferos medianos y grandes por medio de transectos lineales con el fin de determinar la fluctuación anual de la densidad de las mismas. Entre las especies investigadas se encuentra *A. f. fusciceps*. Asimismo, se ha implementado un programa de educación ambiental, que es impartido a las unidades educativas de los alrededores del RVSP, donde se demuestra la necesidad de conservar a *A. f. fusciceps* y a otras especies importantes del noroccidente del Ecuador.

El análisis de los estudios y acciones conservacionistas a favor del mono araña ecuatoriano de cabeza café indican que es necesario realizar más estudios con el fin de obtener un mejor entendimiento del estado de conservación de las poblaciones presentes en el país. Las estrategias conservacionistas presentadas en este trabajo demuestran la importancia de la inclusión de las comunidades locales como parte fundamental para asegurar el éxito de estas acciones de conservación, así como la traducción y difusión de la información científica adquirida hacia todos los actores involucrados, incluyendo instituciones a cargo de la toma de decisiones. Únicamente a través de una buena coordinación entre los diferentes actores implicados en la tarea de conservación de esta especie emblemática podremos llegar a asegurar la persistencia de sus poblaciones en el Ecuador.

## AGRADECIMIENTOS

En Tesoro Escondido agradecemos el financiamiento brindado por Scott Rassmussen Family Fund, Holly Hill Trust, Conservation Leadership Programme, The Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología en México (CONACyT). Agradecemos el apoyo en campo de toda la comunidad de Tesoro Escondido, la participación y colaboración de las familias Paredes, Baluarte, Duarte, Elizalde, Medina, Encarnación y Mora. Al grupo de la Reserva Tesoro Escondido y parabiólogos, Nestor Paredes, Patricio Paredes, Yadira Giler, Mario Paredes, Galo Conde, Wagner Encarnación, Gustavo Fajardo, Daniel Velazquez y Yonathan Loor. En Hoja Blanca a Yasmani y Jessica Pantoja. A los estudiantes y voluntarios Bayron Calle, Mick van Reem, Elisa Arteaga y Alejandra Silva. A las escuelas de Fiba Jaki de Chonta Duro, Escuela de Hoja Blanca y Escuela 28 de Septiembre de Cristóbal Colón. En Manabí apreciamos el financiamiento pro-

porcionado por la Secretaria Nacional de Planificación y Desarrollo (Senplades) del Ecuador, bajo el número de proyecto CUP 91740000.0000.377803. Agradecemos a D. M. Griffith, B. Nieto, E. de la Montaña, Q. Macías y F. Muñoz por su colaboración en el trabajo de campo. En el Refugio de Vida Silvestre El Pambilar agradecemos el apoyo de José Eduardo Narváez, Rosario Tene y Bolívar Leverone, administradores del área y a los guardaparques Víctor Tacuri y Teresa Guananga.

## BIBLIOGRAFÍA

Altmann J (1974) Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49(4):227–267.

Baird A (2007) *RAPID-Development of playback for rapid population assessment of the Critically Endangered brown-headed spider monkey (Ateles fusciceps) in Ecuador*. Tesis de maestría. Universidad de Oxford Brookes. Oxford, UK. 108 pp.

Barreto WJ, Aquino M & D Zaia (1990) A new method for total protein determination. *Analytical Letters* 23(7):1279-1290.

Calle-Rendón B, Peck M, Bennett S, Morelos-Juárez C & F Alfonso (2015) Comparison of forest regeneration in two sites with different primate abundances in North-western Ecuador. *International Journal of Tropical Biology and Conservation* 64(2):493-506.

Cartaya S & S Zurita (2015) Determinación de la deforestación total y la tasa porcentual de cambio en la Reserva Natural de Pacoche y una zona no protegida en el centro-norte de Manabí. *Revista la Técnica* 14:72-79.

Castellanos HG & P Chanin (1996) Seasonal differences in food choice and patch preference of long-haired spider monkeys (*Ateles belzebuth*). En: Norconk MA, Rosenberger AL & PA Garber (eds.) *Adaptive radiations of Neotropical primates*. Springer. Nueva York, EE. UU. Pp. 451-466.

Cervera L & DM Griffith (2015) New population and range extension of the Critically Endangered Ecuadorian brown-headed spider monkey (*Ateles fusciceps fusciceps*) in western Ecuador. Tropical Conservation Science 9(1):167-177.

Cervera L, Lizcano DJ, Tirira DG & G Donati (2015) Surveying two endangered primate species (*Alouatta palliata aequatorialis* and *Cebus aequatorialis*) in the Pacoche Marine and Costal Wildlife Refuge, West Ecuador. *International Journal of Primatology* 36(5):933-947.

Chesson J (1983) The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecological Society of America* 64(5):1297-1304.

CITES (2007). Convention on international trade in endangered species of wild fauna and flora. http://www.cites.org.

Correa J (2014) *Los primates, sujetos del derecho ecuatoriano*. Tesis de grado. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. 133 pp.

Critical Ecosystem Partnership Fund (2005) *Chocó-Manabí Conservation Corridor:* Colombia and Ecuador. Quito, Ecuador. 144 pp.

Cuéllar E & Noss, A. (2014) Diversidad de mamíferos y participación local en la conservación en el Gran Chaco Boliviano. *Therya* 5(1):39-60.

Cueva X (2008) *Parámetros demográficos de Ateles fusciceps fusciceps y Alouatta palliata aequatorialis en el noroccidente ecuatoriano*. Tesis de grado. Universidad Central del Ecuador. Quito, Ecuador. 121 pp.

Cueva X & W Pozo (2010) Densidad y tamaño poblacional efectivo del bracilargo en el Noroccidente ecuatoriano. *Boletín Técnico* 9:85-97.

De la Torre S (2012) Conservation of Neotropical primates: Ecuador –a case study. *International Zoo Yearbook* 46(1):25–35.

Defler TR (2004) Primates of Colombia (Conservation International Tropical Field Guides). University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. 550 pp.

Dew J (2005) Foraging, food choice, and food processing by sympatric ripe-fruit specialists: *Lagothrix lagotricha poeppiggi* and *Ateles belzebuth belzebuth*. *International Journal of Primatology* 26(5):1107-1135.

Dodson CH & AH Gentry (1991) Biological extinction in western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78:273-295.

Dowd D (2009) *Incorporating environmental impact assessments and population viability analyses into multi-criteria decision analysis for the conservation of* Ateles fusciceps. Tesis de maestría. Universidad Oxford Brookes. Oxford, UK.

Estévez-Noboa MI (2009) *Estudio poblacional y uso de hábitat de* Alouatta palliata*,* Ateles fusciceps *y* Cebus capucinus *en el Bosque Protector los Cedros, Provincia de Imbabura*. Tesis de grado en Biología. Universidad Central del Ecuador. Quito, Ecuador.

Estrada A, Raboy BE & LC Oliveira (2012) Agroecosystems and primate conservation in the tropics: a review. *American Journal of Primatology* 74(8):696-711.

Felton AM, Felton A, Wood JT & DB Lindenmayer (2008) Diet and feeding ecology of *Ateles chamek* in a Bolivian semihumid forest: The Importance of ficus as a staple food resource. *International Journal of Primatology* 29(2):379-403.

Freile JF & M Vázquez (2005) *Los bosques del suroccidente de la provincia de esmeraldas: una visión general. Biodiversidad en el suroccidente de la provincia de Esmeraldas: un reporte de las evaluaciones ecológicas y socioeconómicas rápidas*. EcoCiencia y MAE. Quito, Ecuador.

Fuentes N, Alfonso F & D Mantilla (2015a*) Distribución actual del primate más amenazado de Ecuador (*Ateles fusciceps*) en el Noroccidente Ecuatoriano*. Fundación Ecociencia. 34 pp. (no publicado).

Fuentes N, Alfonso F, Hernández A & M Marín (2015b) *Informe Ministerio del Ambiente: Programa de rehabilitación y reintroducción del mono araña ecuatoriano de cabeza café en el Bosque Protector Mashpi. Quito, Ecuador.* 60 pp.

Gavilanez-Endara MM (2006) Demografía, actividad y preferencia de hábitat de tres especies de primates (*Alouatta palliata*, *Ateles fusciceps* y *Cebus capucinus*) en un bosque nublado del Noroccidente Ecuatoriano. Tesis de gra-

do. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. 162 pp

Guerra J (2009) *Proyecto "Sistemas integrados de gestión participativa de recursos forestales y agrícolas por la agricultura familiar en la Amazonía"*. CIRAD, INIAP, EMBRAPA, IPAM, UNAS. Informe final. Quito, Ecuador.

Hansen MC, Potapov PV, Moore R, M Hancher, SA Turubanova, A Tyukavina, D Thau, SV Stehman, SJ Goetz, TR Loveland, A Kommareddy, A Egorov, L Chini, CO Justice & JRG Townshend (2013) High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342:850-853.

Lambin EF, Geist HJ & Lepers E (2003) Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual review of environment and resources* 28(1):205–241.

Laska M, Hernández L & E Rodríguez Luna (2000) Food preferences and nutrient composition in captive spider monkeys, *Ateles geoffroyi*. *International Journal of Primatology* 21(4):671-683.

Laurance W (2013) Does research help to safeguard protected areas? *Trends in Ecology & Evolution* 28(5):261-266.

Lessmann J, Munoz J & E Bonaccorso (2014) Maximizing species conservation in continental Ecuador: a case of systematic conservation planning for biodiverse regions. *Ecology and Evolution* 4(12):2410-2422.

Link A & A Di Fiore (2005) Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rainforest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22:235-246.

Madden RH & VL Albuja (1989) Estado actual de *Ateles fusciceps fusciceps* en el noroccidente ecuatoriano. *Revista Politécnica* 4:113-157.

Magnusson F (2006) *Census of the brown-headed spider monkey (Ateles geoffroyi fusciceps) in the Andean cloud forest of the Los Cedros Biological Reserve, Ecuador*. Tesis de maestría. Universidad de Oxford Brookes. Oxford, UK. 83 pp.

Mena-Valenzuela P (2003) *Evaluación ecológica rápida de mamíferos en el sector sur de la Cordillera del Cóndor. Provincia de Zamora Chinchipe, Ecuador*. Reporte. Zamora, Ecuador. Pp. 144-145.

Ministerio del Ambiente (2013) Resultados del estado de excepción forestal en Esmeraldas y las medidas para su extensión. http://www.ambiente.gob.ec/tag/esmeraldas/ (Consultado el 02-XII-2013).

Morelos-Juárez C (2015) *Conservation of brown-headed spider monkeys (Ateles fusciceps fusciceps) in NW Ecuador: applying and Agent-Based Model*. Tesis de doctorado. Universidad de Sussex. Brighton, UK.

Morelos-Juárez C, Tapia A, Conde G & M Peck (2015) Diet of the critically endangered Brown-headed Spider Monkey *Ateles fusciceps fusciceps* in the Ecuadorian Chocó: Conflict between primates and loggers over fruiting tree species. *PeerJ Preprints* 3:e1963.

Moscoso P (2010) *Estado poblacional del mono araña de cabeza café (Ateles fusciceps) en el noroccidente del Ecuador, con notas ecológicas de una relación interespecífica con Alouatta palliata*. Tesis de grado. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. 182 pp.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca, GA & J Kent (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772):853-858.

Nakagawa N (2009) Feeding rate as valuable information in primate feeding ecology. *Primates* 50(2):131-141.

Peck M, Thorn J, Mariscal A, Baird A, Tirira D & D Kniveton (2010) Focusing conservation efforts for the Critically Endangered brown-headed spider monkey (*Ateles fusciceps*) using remote sensing, modelling, and playback survey methods. *International Journal of Primatology* 32(1):134-148.

Ramos-Fernández G & RB Wallace (2008) Spider monkey conservation in the 21st century: recognizing risks and opportunities. En: Campbell C (ed.) *Spider monkeys. Behaviour, ecology and evolution of the genus Ateles*. Cambridge University Press. New York, EE. UU. Pp. 351-376.

Ross C & KE Jones (1999) Socio-ecology and the evolution of primate reproductive rates. En: Lee DC (ed.) *Comparative primate socio-ecology*. Cambridge: University Press. Cambridge, UK. Pp. 73-110.

Russo S, Campell C, Dew J, Stevenson P & S Suarez (2005) A multi-forest comparison of dietary preferences and seed dispersal by *Ateles* spp. *International Journal of Primatology* 26(5):1017-1037.

Salaman P (1994) *Surveys and conservation of biodiversity in the Chocó, South-west Colombia*. BirdLife Study Report 61. Cambridge, UK. 167 pp.

Schaefer H, Schmidt V & J Wesenberg (2002) Vertical stratification and caloric content of the standing fruit crop in a tropical lowland forest. *Biotropica* 34(2):244-253.

Schwitzer C, Mittermeier RA, Rylands AB, Taylor LA, Chiozza F, Williamson EA, Wallis J & FE Clark (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, EE. UU. 87 pp.

Shanee S (2009) *Population reinforcement feasibility study for the brown headed spider monkey (*Ateles geoffroyi fusciceps*) at the Los Cedros Reserve, Ecuador*. Tesis de maestría. Universidad de Oxford Brookes. Oxford, UK. 95 pp.

Shimooka Y, Campbell C, Di Fiore A, Felton A, Izawa K, Link A, Nishimura A, Ramos-Fernández G & RB Wallace (2008) Demography and group composition of *Ateles*. En: Campbell C (ed.) *Spider monkeys. Behaviour, ecology and evolution of the genus Ateles*. Cambridge University Press. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. Pp. 329-350.

Sorensen TC & LM Fedigan (2000) Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. *Biological Conservation* 92:227-240.

Soxhlet F (1879) Die gewichtsanalytische Bestimmung des Milchfettes. *Polytech. J. (in Ger.)*:461-465.

Sierra R (2001) The role of domestic timber markets in tropical deforestation and forest degradation in Ecuador: Implications for conservation planning and policy. *Ecological Economics* 36:327-340.

Sierra R, Campos F & J Chamberlin (2002) Assessing biodiversity conservation priorities: ecosystem risk and representativeness in continental Ecuador. *Landscape and Urban Planning* 59:95-110.

Stevenson P & A Link (2010) Fruit Preferences of *Ateles belzebuth* in Tinigua Park, Northwestern Amazonia. *International Journal of Primatology* 31(3):393-407.

Stevenson P, Quinones M & J Ahumada (2000) Influence of fruit availability on ecological overlap among four Neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica* 32:533-544.

Tirira D (2004) Present status of the brown-headed spider monkey (*Ateles fusciceps* Gray, 1866) (Primates: Atelidae) in Ecuador. *Lyonia* 6:1-8.

Tirira DG (2013) Tráfico de primates nativos en el Ecuador. *Boletín Técnico 11. Serie Zoológica* (8-9):36-57.

Tapia A (2014). *Estudio piloto sobre la ecología alimentaria del Mono Araña de Cabeza Marrón (*Ateles fusciceps*) en el Chocó Ecuatoriano*. Tesis de grado. Universidad San Francisco de Quito. Quito, Ecuador. 36 pp.

Tirira DG, Gavilánez MM, Moscoso P, Arcos R, de la Torre S, Pozo WE & MR Peck (2011) Mono araña de cabeza marrón (*Ateles fusciecps*). En: Tirira DG (ed.) *Libro Rojo de los mamíferos del Ecuador*. Fundación mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Ministerio del Ambiente del Ecuador. Quito, Ecuador. Pp. 73-75.

Treves A & C Schloegel (2010) *Community engagement and training parabiologists for the protection of globally threatened species in and around southern Sangay National Park, Ecuador.* Midterm Report. Land Tenure Centre University of Wisconsin US & Fundación Cordillera Tropical. Madison, EE. UU. 339 pp.

van Schaik CP, Terborgh JW & SJ Wright (1993) The phenology of tropical forests –Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.

Wallace R (2005) Seasonal variation in diet and foraging behavior of *Ateles chamek* in a southern Amazonian tropical forest. *International Journal of Primatology* 26(5):1053-1075.

Winckell A, Zebrowski C & M Sourdat (1997) Los paisajes naturales del Ecuador. Centro Ecuatoriano de Investigación Geográfica –Instituto Geográfico Militar. Quito, Ecuador. 183 pp.

Youlatos D (2002) Positional behavior of black spider monkeys (*Ateles paniscus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 23(5):1071-1093.

Zapata-Ríos & E Araguillin (2013) Estado de conservación del jaguar y el pecarí de labio blanco en el Ecuador occidental. *Biodiversidad Neotropical* 3(1):21-29.

# Ecología de la alimentación y comportamiento reproductivo de *Cebuella pygmaea* en Ecuador

Stella de la Torre[1]*, Pablo Yépez[2], Alfredo Payaguaje[3] y Hernán Payaguaje[3]

[1]*Universidad San Francisco de Quito, Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales. Av. Interoceánica y Pampite, Cumbayá, Quito, Ecuador.*

[2]*Fundación Raíz Ecuador.*

[3]*Nacionalidad Secoya del Ecuador.*

*sdelatorre@usfq.edu.ec

**Resumen**

En este capítulo aportamos al conocimiento de la ecología de la alimentación y el comportamiento reproductivo del leoncillo *Cebuella pygmaea*. Estudiamos treinta y cuatro grupos silvestres de once poblaciones en la Amazonía ecuatoriana. Veinte especies vegetales han sido registradas como fuentes de exudados. El número de especies de exudados usadas por una población varía entre dos y once. Ninguna de las especies de exudados registradas en las poblaciones es considerada abundante en inventarios botánicos realizados en la Amazonía alta. Entre las presas animales más cazadas por los leoncillos están los saltamontes (Orthoptera: Tettigoniidae), insectos palo (Phasmidae) y orugas (Lepidoptera). Registramos dos periodos de nacimiento de crías por año, uno en diciembre-enero y otro en junio-julio; sin embargo, no todos los grupos se reproducen en cada periodo. La tasa de supervivencia de los infantes hasta el cuarto mes de edad es relativamente baja. La alta especificidad en dieta y la baja tasa de supervivencia de infantes parecen estar relacionadas con las bajas densidades de esta especie.

**Abstract**

**Feeding ecology and reproductive behavior of *Cebuella pygmaea* in Ecuador**

In this chapter we present information on feeding ecology and reproductive behavior of the pygmy marmoset *Cebuella pygmaea*. We studied thirty four wild groups from eleven populations in the Ecuadorian Amazon. Twenty plant species have been recorded as exudate sources. The number of exudate species used by a population varies from two to eleven. Based on several botanic inventories carried out in the upper Amazon basin, none of the twenty exudate species is considered abundant. Grasshoppers (Orthoptera: Tettigoniidae), stick insects (Phasmidae) and carterpillars (Lepidoptera) are among the most common animal prey eaten by pygmy marmosets. We recorded two annual reproductive peaks, one in December-January, and another in June-July, although not all of the groups reproduce in every peak. Infant survival rate to the fourth month of age is relatively low. The high specialization in diet and the low infant survival rate appear to be related to the naturally low population densities of this primate in the wild.

**Palabras clave** Amazonía ecuatoriana, dieta, leoncillos, reproducción.

**Key words** Ecuadorian Amazon, diet, pygmy marmosets, reproduction.

de la Torre S, Yépez P , Payaguaje A & H Payaguaje (2018) Ecología de la alimentación y comportamiento reproductivo de Cebuella pygmaea en Ecuador. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.). *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 453-461.

## INTRODUCCIÓN

El leoncillo *Cebuella pygmaea* (Cebidae: Callitrichinae) es uno de los primates neotropicales más especializados en hábitat, dieta y sistema de reproducción (Coimbra-Filho & Mittermeier 1977; Soini 1988; de la Torre *et al.* 2009). Este pequeño primate, con un peso de apenas 120 g, vive en bosques de galería a orillas de ríos y lagunas en la Amazonía alta en Ecuador, Colombia, Perú, Bolivia y Brasil. Su dieta se basa en exudados de algunas especies de plantas y es complementada con presas animales (Soini 1988; Yépez *et al.* 2005). El leoncillo vive en grupos familiares, formados por una pareja adulta y sus crías de diferentes edades. Los partos de gemelos son frecuentes y pueden darse dos veces por año. El macho y las crías de mayor edad ayudan en el transporte y cuidado de las crías en un sistema de reproducción cooperativo (Soini 1988; de la Torre *et al.* 2009). Dado su alto grado de especialización, esta especie es particularmente afectada por varias actividades humanas y es por esa razón que desde el año 2011 fue catalogada como Vulnerable en Ecuador (Tirira 2011). Entender mejor los factores que limitan sus poblaciones es fundamental para diseñar estrategias de conservación efectivas para este primate; en ese contexto, en este artículo buscamos contribuir con información sobre la ecología alimenticia y comportamiento reproductivo de los leoncillos, recopilada a partir de observaciones sistemáticas de treinta y cuatro grupos de once poblaciones diferentes en la Amazonía ecuatoriana desde 1996.

Estudios previos realizados en Perú, Colombia y Ecuador han presentado información sobre las especies de plantas usadas por los leoncillos como fuentes de exudados (de la Torre *et al.* 2009; Moynihan 1976; Ramírez *et al.* 1977; Soini 1982, 1988; Yépez *et al.* 2005). El número de especies usadas varía desde tres, reportadas por Moynihan (1976) en un breve estudio en el suroriente de Colombia, hasta cincuenta y ocho, reportadas por Soini (1988) para varios grupos en el nororiente de Perú. Ramírez y colaboradores (1977) estudiaron el comportamiento de alimentación de dos poblaciones de leoncillos en Perú y encontraron evidencia de que las especies de exudados diferían entre las poblaciones. Años más tarde, con nuestro equipo de trabajo confirmamos esos resultados y reportamos diferencias significativas en el uso y la preferencia de las especies de exudados en cuatro poblaciones de la Amazonía del Ecuador (Yépez *et al.* 2005). Estas diferencias interpoblacionales no estuvieron relacionadas con la abundancia de las especies de exudados en los diferentes bosques, lo cual sugiere que podrían deberse a procesos de aprendizaje y transmisión cultural. En este capítulo complementaremos los resultados de ese estudio con información obtenida hasta 2015 sobre las especies de exudados y los tipos de presas animales que son parte de la dieta de treinta y cuatro grupos de leoncillos de once poblaciones en la Amazonía ecuatoriana. Presentamos además un análisis de los patrones de alimentación de las diferentes clases de edad en tres grupos de una de estas poblaciones, para hacer una evaluación preliminar del papel del comportamiento cooperativo en la alimentación de este primate. Finalmente, analizamos la información sobre la formación de grupos, nacimientos y muertes de infantes en los grupos de estudio a lo largo de los años para describir el comportamiento reproductivo de esta especie y evaluar su influencia en la dinámica de sus poblaciones.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Áreas de estudio

Las once poblaciones de leoncillos habitan en bosques de galería en la Amazonía central y norte del Ecuador, con diferente grado de conservación y a altitudes desde los 200 m s. n. m. hasta los 400 m s. n. m. (Figura 1). A continuación, presentamos una breve descripción de cada área, en orden alfabético.

1. Amazoonico (1° 02’ 56’’ S, 77° 31’ 28’’ O). Esta población se ubica en bosques a orillas del río Arajuno. Estos bosques forman una franja delgada entre el río y los bosques de colina o tierra firme; hasta fines de la década de los noventa fueron usados para agricultura pero a partir de entonces se han regenerado y son parte de una reserva privada. Dos grupos de leoncillos en esta población se estudiaron entre 2003 y 2004 (150 horas de observación directa).

2. Flor del pantano (0° 26’ 59’’ S, 76° 51’ 53’’ O). Esta población se ubica en bosques de galería en la orilla norte del río Napo. Estos bosques son propiedad de colonos y son usados en parte para agricultura por lo que son considerablemente fragmentados y afectados por tala selectiva. Tres grupos de leoncillos en esta población se estudiaron en 2015 (41 horas de observación directa).
3. Lagartococha (0° 23’ 43’’ S, 75° 25’ 15’’ O). Esta población se ubica en bosques inundados en el sistema hidrográfico del río Lagartococha, en la frontera con Perú. Estos bosques son parte de la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno y debido a su lejanía no están afectados por deforestación, aunque sufren periódicamente el impacto de la cacería. Dos grupos de leoncillos en esta población se estudiaron en 2005 (78 horas de observación directa).
4. La Hormiga (0° 00’ 30’’ S, 76° 10’ 57’’ O). Esta población se ubica en bosques inundados en el sistema hidrográfico del río Cuyabeno en la Reserva del mismo nombre. Estos bosques no están afectados por deforestación aunque sufren el impacto de una alta presión de turismo. Tres grupos de leoncillos en esta población se estudiaron entre 1996 y 1997 (980 horas de observación directa).
5. Sacha (0° 28’ 48’’ S, 76° 28’ 02’’ O). Esta población se ubica en bosques de galería a orillas del río Napo. Estos bosques fueron usados para la agricultura hasta fines de la década de los noventa, a partir de entonces se han regenerado y son parte de una reserva privada. Cuatro grupos de leoncillos en esta población se estudiaron entre 2001 y 2003 (507 horas de observación directa).
6. San Pablo (0° 16’ 37’’ S, 76° 25’ 29’’ O). Esta población se ubica en bosques de galería a orillas del río Aguarico. Estos bosques están severamente fragmentados y por décadas han sufrido una alta presión de cacería. Cuatro grupos de leoncillos en esta población se estudiaron desde 2001; en 2015 solo sobrevivía uno de esos grupos (930 horas de observación directa).

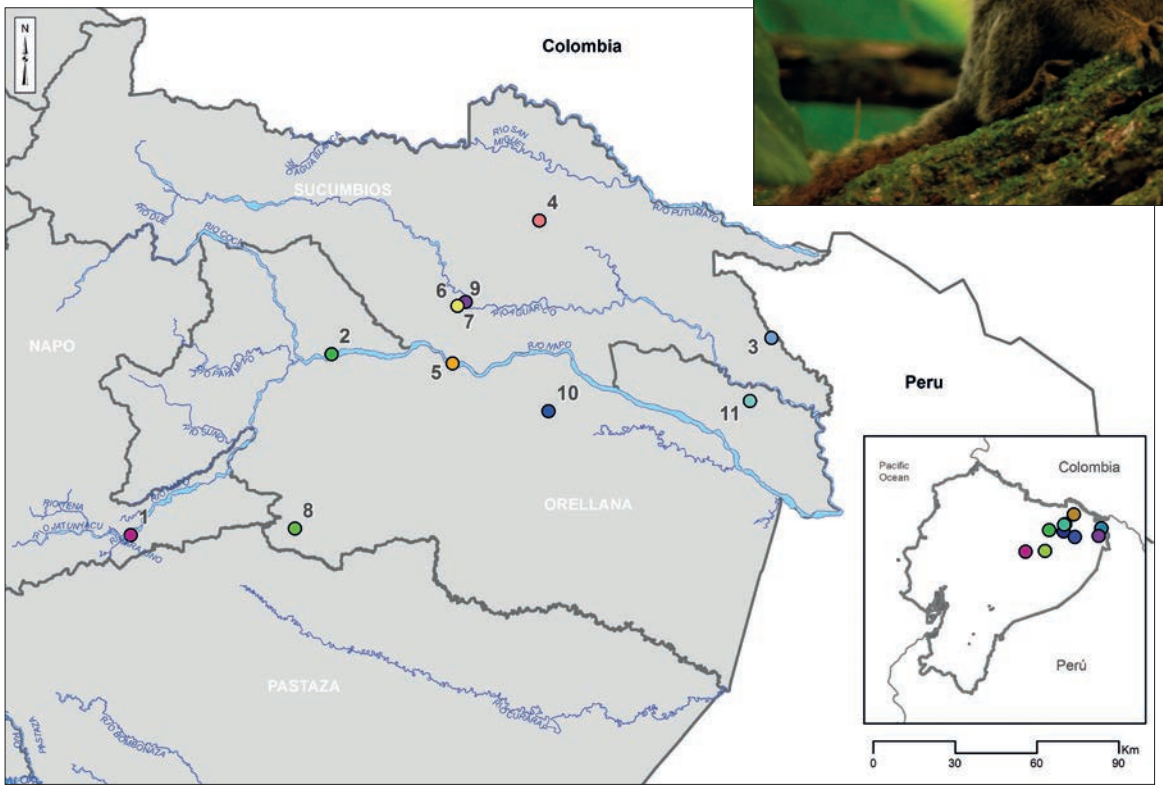


Figura 1. Ubicación de las 11 poblaciones de leoncillos estudiadas (1: Amazoonico, 2: Flor del Pantano, 3: Lagartococha, 4: La Hormiga, 5: Sacha, 6: San Pablo, 7: Sehuaya, 8: Shiripuno, 9: Shushufindi, 10: Tiputini, 11: Zancudo). Fotografía P. Yépez.

7. Sehuaya (0° 17’ 23’’ S, 76° 27’ 03’’ O). Esta población se ubica en bosques de galería a orillas del río Aguarico. Estos bosques están moderadamente fragmentados y han sufrido una alta presión de cacería en la última década. Tres grupos de leoncillos en esta población se estudiaron entre 2009 y 2011 (123 horas de observación directa).
8. Shiripuno (1° 01’ 36’’ S, 76° 59’ 05’’ O). Esta población se ubica en bosques de galería a orillas del río Shiripuno. Estos bosques tienen un grado relativamente bajo de fragmentación pero, por décadas, han sufrido una alta presión de cacería. Dos grupos de leoncillos en esta población se estudiaron en 2015 (32 horas de observación directa).
9. Shushufindi (0° 17’ 23’’ S, 76° 27’ 03’’ O). Esta población se ubica en bosques de galería a orillas del río Shushufindi. Estos bosques están moderadamente fragmentados y, por décadas, han sufrido una alta presión de cacería. Tres grupos de leoncillos en esta población se estudiaron entre 2004 y 2005 (96 horas de observación directa).
10. Tiputini (0° 38’ 17’’ S, 76° 09’ 07’’ O). Esta población se ubica en bosques de galería a orillas del río Tiputini, en la Reserva de Biósfera Yasuní. Estos bosques no están afectados por deforestación, tienen un bajo impacto humano y están manejados por la Estación de Biodiversidad Tiputini de la Universidad San Francisco de Quito. Cinco grupos de leoncillos en esta población se estudiaron entre 2007 y 2015 (1345 horas de observación directa).
11. Zancudo (0° 36’ 12’’ S, 75° 29’ 27’’ O). Esta población se ubica en bosques inundados a orillas de la laguna de Zancudococha en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno. Estos bosques no están afectados por deforestación y han sufrido un mínimo impacto de cacería y turismo. Tres grupos de leoncillos en esta población se estudiaron entre 1997 y 1998 (775 horas de observación directa).

Las observaciones de los grupos en cada población se realizaron a lo largo del día para cubrir todo el periodo de actividad de los leoncillos. La información sobre las especies utilizadas como fuentes de exudados, las presas animales consumidas y el tamaño y composición de los grupos se registró con una combinación de muestreos instantáneos de barrido cada hora y muestreos focales (Martin & Bateson, 1994). Las especies de exudados fueron identificadas con muestras de herbario, revisiones de expertos y guías especializadas.

En 2015, en tres grupos de la población de Tiputini realizamos además muestreos focales *ad libitum* para registrar el tiempo que cada miembro del grupo dedicaba a alimentarse de exudados *vs*. el tiempo que dedicaba a excavar los huecos para que el exudado fluya (esto es, cada vez que un animal se acercaba a una fuente de exudados, comenzaba un focal, el focal terminaba cuando el individuo dejaba la fuente de exudados). Dado que, por la posición de los animales en ocasiones era difícil identificar individualmente a cada miembro del grupo, comparamos con un ANOVA la proporción normalizada del tiempo de alimentación *vs*. el tiempo de excavación entre los focales de las tres clases de edad: adulto, subadulto y juvenil (Soini 1988). Estas tres clases de edad se distinguen por el tamaño (mayor en adultos), presencia de marcas faciales blancas (claramente definidas en adultos) y proporción de la cabeza en relación con el cuerpo (mayor en juveniles).

La información sobre las épocas de nacimientos y la supervivencia de los infantes hasta su cuarto mes de vida se obtuvo de algunos grupos de seis de las poblaciones estudiadas. Estos grupos pudieron ser observados a lo largo de un año para registrar el número de infantes nacidos durante el año, los meses de los nacimientos y el número de infantes que sobrevivieron hasta su cuarto mes de edad. En aquellas poblaciones que fueron estudiadas durante más de un año, para este análisis se utilizaron los datos del año en el que se tuvo la información más completa.

## RESULTADOS

### Ecología de la alimentación

#### *Exudados*

Todos los grupos, en todas las poblaciones, tuvieron dos picos diarios de alimentación de exudados: el primero temprano en la mañana (06:00 a 08:00 h) y el segundo al final de la tarde (16:00 a 18:00 h). El porcentaje de tiempo dedicado a esta actividad, estimado por el porcentaje de individuos observados alimentándose de exudados durante los muestreos de barrido, varió desde un 15 % en la población de San Pablo, has-

Tabla 1. Especies vegetales registradas como fuentes de exudados para los leoncillos de las poblaciones de estudio.

| ESPECIES | Amazoonico | Flor del Pantano | Lagartococha | La Hormiga | Sacha | San Pablo | Sehuaya | Shiripuno | Shushufindi | Tiputini | Zancudo |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Piptadenia pteroclada* | | | | | | X | | | | X | |
| *Inga marginata* | X | X | | | | X | X | X | | | |
| *Inga edulis* | | | | | | X | | | X | | |
| *Inga ruiziana* | | | | X | | X | | | X | X | |
| *Inga nobilis* | | | | | | | | | | X | |
| *Inga velutina* | | | X | | | | | | | | |
| *Cedrela odorata* | | X | | | X | X | | | | | |
| *Colubrina arborescens* | X | | | | | | | | | | |
| *Terminalia oblonga* | | X | | | X | | | | | | |
| *Aristolochia* sp. (liana) | | | | | X | | | | | | |
| *Spondias mombin* | | | | X | X | X | X | X | | X | |
| *Citrus maxima* | | | | | | X | | | | | |
| *Citrus medica* | | | | | X | X | | | | | |
| *Pseudolmedia laevis* | | | | | | X | | | | | |
| *Sterculia* cf. *apetala* | | | X | | | X | | X | X | X | |
| *Dipteryx* sp. | | | | | | | | | | | X |
| *Parkia* cf. *balslevii* | | | | | | | | X | X | X | X |
| *Sloanea* sp. | | X | | | | | X | | | X | |
| *Ochroma pyramidale* | | | | | | X | | | X | X | |
| *Piptadenia* sp. (liana) | | | | | | | | | | X | |

ta un 35 % en la población de Tiputini (en estos análisis no se incluyeron los datos de las poblaciones de Shiripuno y Flor del Pantano por el pequeño tamaño de muestra).

Registramos un total de veinte especies de exudados (dieciocho especies de árboles y dos lianas) que son parte de la dieta de los leoncillos en las once poblaciones. Algunas de las especies son exclusivas para una sola población (ej. *Colubrina arborescens* para Amazoonico), mientras que otras son comunes a varias poblaciones (*Sterculia* cf. *apetala*, *Parkia* cf. *balslevii, Inga marginata* y *Spondias mombin*) (Tabla 1). El número de especies de exudados usadas por una población varía entre dos (poblaciones de Amazoonico, La Hormiga, Zancudo y Lagartococha) y once (población de San Pablo). Estas diferencias parecen tener relación con el número de grupos estudiados y el tiempo de estudio en cada población; las poblaciones de Tiputini y San Pablo, con 5 y 4 grupos estudiados durante 9 y 15 años, respectivamente, son las que registran un mayor número de especies de exudados (9 y 11, respectivamente). Adicionalmente, en la población de San Pablo tenemos evidencia de que al disminuir la abundancia de las especies usadas preferentemente como fuentes de exudados como consecuencia de tala, los leoncillos ampliaron su dieta para incluir otras especies (como *Cedrella odorata* y *Ochroma pyramidale*) que no habían consumido durante los primeros diez años de estudio.

Para alimentarse de exudados, los leoncillos deben excavar pequeños huecos (aprox. 1–2 cm de diámetro, 0,2 cm de profundidad) en la corteza de los árboles y lianas con sus incisivos inferiores. Una vez que el hueco ha sido excavado, la velocidad a la que fluye el exudado es variable (las primeras gotas de exudado tardan en

aparecer desde pocos minutos a más de un día) por lo que el individuo que excava un hueco no es quien necesariamente se alimenta del exudado de ese hueco. En los tres grupos de la población de Tiputini en los que estudiamos el patrón de excavación de huecos y alimentación de exudados, encontramos diferencias significativas entre clases de edad en el patrón de alimentación y excavación. En todos los grupos, los dos individuos adultos dedicaron más tiempo a excavar huecos que a alimentarse de exudados, mientras que los juveniles se alimentaron más y excavaron menos ($F_{2, 232} = 58{,}29$; $p < 0{,}0001$) (Figura 2). Estos resultados apuntan no solo a la importancia del comportamiento cooperativo en la alimentación de los leoncillos sino también a la energía que la pareja reproductora invierte para facilitar la alimentación de los otros miembros del grupo. Esta inversión solo puede darse si es que las fuentes de exudados tienen niveles de producción que satisfagan las necesidades de todos los miembros del grupo. El abandono de un territorio por parte de un grupo, registrado en varias ocasiones durante nuestro estudio, podría deberse, en algunos casos, a la disminución de la productividad de las fuentes de exudados. Sin embargo, otros factores, como la caída de árboles y una excesiva afluencia humana, parecen también influir en la decisión de un grupo de abandonar un territorio.

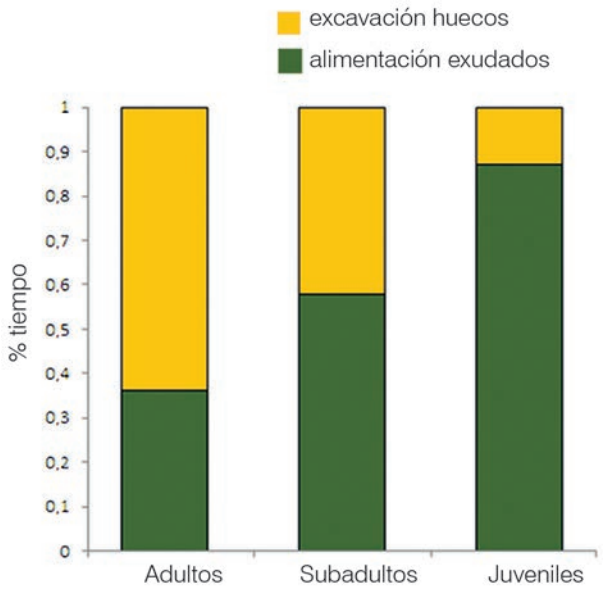


Figura 2. Proporción de tiempo dedicada a la alimentación de exudados y a la excavación de huecos por adultos, subadultos y juveniles en tres grupos de la población Tiputini.

### *Presas animales*

La búsqueda de presas animales se lleva a cabo de forma oportunista a lo largo de todo el día; sin embargo, en todos los grupos se registró un pico en esta actividad en horas de la mañana, después del pico de alimentación de exudados. El porcentaje de tiempo diario dedicado a la búsqueda de insectos, estimado por el porcentaje de individuos observados realizando esta actividad en los muestreos de barrido, varió entre 5 y 15 % en 9 de las 11 poblaciones estudiadas (en estos análisis no se incluyeron los datos de las poblaciones de Shiripuno y Flor del Pantano por el pequeño tamaño de muestra). Esta diferencia entre grupos y poblaciones podría deberse a diferencias en la abundancia de presas animales entre áreas y estaciones climáticas pero la relación no es clara.

La identificación de las presas es difícil, no solo por su tamaño sino también por la rapidez con que los leoncillos las manipulan y consumen. Las presas cazadas son principalmente insectos como saltamontes (Orthoptera: Tettigoniidae), insectos palo (Phasmidae), orugas y mariposas (Lepidoptera), libélulas (Odonata) y hormigas (Formicidae). Hemos registrado también el consumo de algunas especies de lagartijas (Dactyloidae, Gekkonidae) y ranas pequeñas (Hylidae). En muestreos focales de los grupos de la población de Tiputini hemos registrado porcentajes de éxito de cacería entre 14 y 85%, (n = 65) y el uso de tres diferentes técnicas de cacería: búsqueda rápida, búsqueda lenta y acecho.

## Comportamiento reproductivo

El tamaño promedio de grupo fue de 4,9 ± 1,3 individuos. La población con el tamaño de grupo más grande fue la de Zancudococha (promedio: 6,4 ± 0,8) mientras que los grupos de menor tamaño fueron los de la población de Amazoonico (promedio: 3,8 ± 1,1) (Tabla 2). En todos los grupos, hubo una pareja de un macho y una hembra adultos. También en todos los grupos, con excepción de un grupo (T1) en la población de Tiputini entre los años 2007 y 2011, hubo al menos un individuo adicional de alguna otra clase de edad. La pareja del grupo T1 no tuvo crías sino solo después de cinco años desde que fue vista por primera vez en 2007; esto sugiere que el proceso de establecimiento y reproducción en los nuevos grupos es considerablemente largo y complejo. Las interacciones que

registramos entre los dos individuos de esta pareja en sus inicios eran extremadamente raras. Las tasas de acicalamiento (*grooming*) registradas para esa pareja en 2007, por ejemplo, fueron más bajas que las registradas en otros grupos de leoncillos (0,01±0,009 eventos de acicalamiento/hora de observación en la pareja, *vs.* 0,30±0,04 eventos de acicalamiento/hora de observación en el grupo Z3 en la población de Zancudo). La mayoría de las escasas interacciones en esa época eran agonísticas (la hembra emitía series de "*babbling*" cuando coincidía con el macho en el árbol de exudados y luego se alejaba rápidamente). A inicios del año 2012, la pareja tuvo su primera cría y esta sobrevivió; aproximadamente un año después la pareja tuvo gemelos. Uno de los gemelos desapareció (murió) durante su primer mes de vida, el segundo fue observado por dos meses más y luego desapareció.

Tabla 2. Promedio (± desviación estándar) del tamaño de grupo, número de grupos estudiados, número total de infantes nacidos/año (año de estudio) y tasa de supervivencia de infantes al cuarto mes de edad en las poblaciones de estudio.

| Población | Promedio del número de individuos por grupo (± error estándar) | Número de grupos estudiados | Número total de infantes nacidos / año (año de estudio) | Tasa de supervivencia de infantes al cuarto mes de edad |
|---|---|---|---|---|
| Amazoonico | 3,8 ± 1,1 | 2 | 0 (2003) | - |
| Flor del Pantano | 3,7 ± 1,5 | 3 | nr | - |
| Lagartococha | 5,5 ± 0,7 | 2 | nr | - |
| La Hormiga | 4,9 ± 1,4 | 3 | 3 (1997) | 0,67 |
| Sacha | 5,0 ± 0,7 | 4 | 4 (2003) | 0,50 |
| San Pablo | 5,4 ± 1,1 | 4 | 3 (2003) | 0,33 |
| Sehuaya | 5,3 ± 1,4 | 3 | 3 (2010) | 0,67 |
| Shiripuno | 5,0 ± 2,8 | 2 | nr | - |
| Shushufindi | 4,3 ± 1,5 | 3 | nr | - |
| Tiputini | 5,1 ± 1,1 | 5 | 3 (2013) | 0,33 |
| Zancudo | 6,4 ± 0,8 | 3 | 5 (1997) | 0,80 |

nr: nacimientos no registrados durante los meses de estudio de campo.

En trece grupos de seis de las poblaciones de estudio en los que pudimos registrar durante un año el nacimiento de infantes y su supervivencia hasta el cuarto mes de edad, encontramos que un 61 % de los grupos tuvo dos épocas de nacimientos en el año, la primera en diciembre-enero y la segunda en junio-julio. Los otros grupos tuvieron una sola época de nacimientos y esta no siempre coincidió con los meses antedichos. En la población de Amazoonico en 2003 no registramos nacimientos. En los trece grupos estimamos la tasa de supervivencia de los infantes nacidos en una estación reproductiva al dividir el número total de infantes que sobrevivieron al cuarto mes de edad sobre el número total de infantes nacidos en esa población en un año de estudio. En ninguna población registramos una tasa de supervivencia de infantes de 1 (100 % de supervivencia al cuarto mes). El promedio en las seis poblaciones fue de 0,55, lo cual evidencia que aproximadamente la mitad de los infantes que nacen en un determinado año, mueren a temprana edad (Tabla 2).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La información que hemos recopilado y que presentamos en este capítulo complementa los resultados de estudios anteriores sobre la importancia de los exudados en la dieta de los leoncillos (Ramírez *et al.* 1977; Soini 1988; Yépez *et al.* 2005) y evidencia la existencia de diferencias interpoblacionales en el tiempo que los animales dedican a la alimentación de exudados. Los factores relacionados con estas diferencias son varios e incluyen posibles diferencias en el tiempo dedicado a excavar huecos en cortezas con diferente dureza (el tiempo de excavación de huecos fue incluido dentro del tiempo de alimentación en los muestreos de barrido), así como diferencias en las tasas de producción de exudados y en estrategias para reducir el riesgo de detección en áreas fuertemente perturbadas por actividades humanas (Yépez *et al.* 2005).

De las veinte especies de plantas registradas como fuentes de exudados para los treinta y cuatro grupos estudiados, cuatro se destacan como las más comúnmente utilizadas por los leoncillos de varias poblaciones: *Sterculia* cf. *apetala*, *Parkia* cf. *balslevii*, *Inga marginata* y *Spondias mombin*. Dada su importancia, es posible que la distribución y abundancia de estas cuatro especies en los bosques de galería determine en buena

medida la densidad de las poblaciones de leoncillos. Estas especies han sido también registradas en bosques de colinas o de tierra firme pero el número de individuos es mucho menor que en bosques de várzea y de igapó (bosques de galería) (obs. pers.). Ninguna de estas cuatro especies, sin embargo, ha sido considerada como abundante en inventarios botánicos realizados por varios autores en bosques de galería de la Amazonía alta de Ecuador (Cerón *et al.* 2005; Cerón 2006; Cerón *et al.* 2006) y Perú (Tuomisto 1993). Tampoco son abundantes ninguna de las 16 especies restantes registradas (Tabla 1), con excepción de la balsa *Ochroma pyramidale* que puede ser dominante en áreas de sucesión secundaria. Sin embargo, en los territorios de todos los grupos, la balsa es una especie poco frecuente; más aún, solo dos grupos de leoncillos, uno en Tiputini y otro en San Pablo, han sido reportados consumiendo esporádicamente sus exudados.

En 2005 reportamos un total de dieciocho especies utilizadas como fuentes de exudados por trece grupos de leoncillos de cuatro poblaciones en la Amazonía ecuatoriana (Yépez *et al.* 2005); el hecho de que al incluir información de veintiún grupos y siete poblaciones adicionales solo hayamos incrementado en dos el número de especies de exudados, sugiere que nuestro inventario es bastante completo para las poblaciones de leoncillos en el Ecuador. Nuestros resultados difieren de los reportados por Soini (1988) para Perú, con 58 especies de árboles utilizados para consumo de exudados, varias de las cuales están presentes en los territorios de los grupos de leoncillos estudiados en Ecuador sin que hayamos registrado nunca su consumo. Estas diferencias evidencian la considerable plasticidad comportamental de esta especie de primate y apuntan a la necesidad de realizar estudios sobre la dieta de exudados de los leoncillos en toda su área de distribución.

Es también necesario realizar estudios más detallados sobre las presas animales consumidas por los leoncillos. Aunque la identificación taxonómica de las presas es difícil, los órdenes registrados en nuestro estudio fueron también registrados por Soini (1988) en las poblaciones de Perú. Actualmente estamos caracterizando las técnicas de cacería de varios grupos de leoncillos en Tiputini para evaluar su efectividad como cazadores e identificar los factores ambientales (por ejemplo, tipo de presa, edad de los individuos) que podrían influir en las técnicas utilizadas. Con estos resultados esperamos eventualmente conocer más sobre el papel de los leoncillos como reguladores de las poblaciones de insectos y complementar nuestra investigación sobre la variabilidad comportamental de esta especie.

El tamaño de los grupos varió entre 2 y 9 individuos, este rango también fue reportado por Soini en el Perú (Soini 1988). La información que presentamos sobre el proceso de establecimiento y reproducción de uno de los grupos de la población de Tiputini, ilustra la complejidad de este proceso. Esto, sumado a las relativamente bajas tasas de nacimientos y de supervivencia de los infantes, a la alta especialización en la dieta y a la baja abundancia relativa de las especies de exudados, explicaría las bajas densidades poblacionales de los leoncillos, aún en bosques en buen estado de conservación. En Tiputini, por ejemplo, en un área de aproximadamente 600 ha de bosques en buen estado de conservación, viven alrededor de 30 monos araña *Ateles belzebuth* que han sido estudiados en los últimos años (A. Link com. pers.). En la misma área, el número de leoncillos que hemos registrado a lo largo de 9 años de muestreos intensivos, no excede los 40, incluyendo a animales de grupos que han desaparecido.

Estos mismos factores hacen difícil que las poblaciones se recuperen cuando han sido afectadas por actividades humanas. De los 34 grupos de leoncillos que reportamos en este estudio, 16 (47 %) desaparecieron y no pudieron ser encontrados a pesar de los esfuerzos de búsqueda realizados en toda el área de cada población. Si bien es posible que algunos de los grupos hayan migrado grandes distancias, el hecho de que los territorios de varios de los grupos desaparecidos hayan sido afectados por deforestación (tala selectiva), sugiere que esta posibilidad es baja y que es más probable que los leoncillos de estos grupos hayan muerto.

Nuestros resultados evidencian la vulnerabilidad de esta especie de primate al impacto humano. El hecho de que no existan estudios actuales de las poblaciones de leoncillos en los otros países de su área de distribución no es garantía de que estas poblaciones estén en mejor estado que las poblaciones ecuatorianas. De hecho, los bosques de galería donde habitan los leoncillos son las áreas preferidas para asentamientos humanos en toda la Amazonía por lo que es posible que la mayoría de las poblaciones de esta especie estén atravesando por similares problemas de conservación. Con la información que presentamos en este capítulo, más allá de llamar la atención sobre los problemas de conservación de esta especie, esperamos motivar la realización de nuevas investigacio-

nes enfocadas a conocer el estado de las poblaciones en todo su rango de distribución, a entender mejor cuál es la influencia de factores como la disponibilidad de alimento, la depredación y la competencia interespecífica sobre la dinámica de sus poblaciones y a restaurar los hábitats degradados con las especies de plantas claves para la supervivencia de los leoncillos.

## AGRADECIMIENTOS

Dejamos constancia de nuestro agradecimiento a las siguientes instituciones y personas por facilitar y apoyar nuestra investigación: Ministerio del Ambiente del Ecuador, Universidad San Francisco de Quito, Estación de Biodiversidad Tiputini, Sacha Lodge, Tropic, Neotropic Turis, Transturi, Selva Viva, Fundación VIHOMA, National Geographic Society, NIH, Primate Action Funds, University of Wisconsin Davis Fund, USFQ Chancellor Grants, Charles T. Snowdon, Ramiro SanMiguel, Robert Burton, Monserrat Bejarano, Amalia de la Torre, Lucía de la Torre, Galo Andre Izurieta, Gary Judas, Daniel Payaguaje, Delfín Payaguaje, Carolina Proaño, Alfredo Tangoy, Fernanda Tomaselli, Erika Troya, Andrea Vega, Catherine Schwartz, Alanna Marron, Bernardo Galindo, Anna del Valle, Santiago Molina, Delaney Cargo, Natalia Herdoiza, Maricela Rivera, Hernán Castañeda, Margarita Brandt, Beatriz Romero, Carmen Atwater, Kauleen Proctor, Pierick Martin, Patrick Clay, Sara Francis y Gustavo SanMiguel.

## BIBLIOGRAFÍA

Cerón CE, Payaguaje A, Payaguaje D, Payaguaje H, Reyes CI & P Yépez (2005) El sendero etnobotánico Secoya "Sehuayeha", río Shushufindi, Sucumbíos Ecuador. En: Yépez P, de la Torre S, Cerón C & W Palacios (eds.) *Al inicio del sendero: Estudios Etnobotánicos Secoya*. Ed. Arboleda. Quito, Ecuador. Pp 85-163.

Cerón CE (2006) Los bosques inundados por aguas negras de la Amazonía ecuatoriana. *Cinchona* 7:62-81.

Cerón CE, Reyes CI, Tonato L, Grefa A & M Mendua (2006) Estructura, composición y etnobotánica del sendero "Ccottacco shaiqui" Cuyabeno-Ecuador. *Cinchona* 7:82-114.

Coimbra-Filho AF & RA Mittermeier (1977) Tree-gouging, exudates-eating and the ''short-tusked'' condition in *Callithrix* and *Cebuella*. En: Kleiman DG (ed.) *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., USA. Pp. 105-115.

de la Torre S, Yépez P & CT Snowdon (2009) Ecology and conservation of pygmy marmosets in Amazonian Ecuador. En: *Davis LC, Ford SM & L Porter (eds.) The Smallest Anthropoids: The Marmoset/Callimico Radiation*. Springer Verlag. New York, USA. Pp. 451-464.

Martin P & P Bateson (1994) *Measuring Behaviour, an Iintroductory Guide*. Cambridge University Press. Cambridge, USA. 222 pp.

Moynihan M (1976) Notes on the ecology and behavior of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*, in Amazonian Colombia. En: Thorington RW & PG Heltne (eds.) *Neotropical Primates, Field Studies and Conservation*. National Academy of Sciences Press. Washington, D.C., USA. Pp. 79-84.

Ramirez M, Freese C, Revilla J (1977) Feeding ecology of the pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in northeastern Peru. En: Kleiman DG (ed.) *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., USA. Pp 91-104.

Soini P (1982) Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Folia Primatologica* 39:1-21.

Soini P (1988) The pygmy marmosets, genus *Cebuella*. En: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho AF & GA da Fonseca (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. *Vol. II*. World Wildlife Fund. Washington, D.C., USA. Pp 79-129.

Tirira DG (2011) *Libro Rojo de los mamíferos del Ecuador. 2.ª edición*. Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Ministerio del Ambiente del Ecuador. Quito, Ecuador. Pp. 400.

Tuomisto H (1993) Clasificación de vegetación en la selva baja peruana En: Kalliola R, Puhakka M & W Danjoy (eds.) *Amazonía peruana, vegetación húmeda tropical en el llano subandino*. Proyecto Amazonia, Universidad de Turku, Oficina de Evaluación de Recursos Naturales. Lima, Perú. Pp. 103-112.

Yépez P, de la Torre S & CT Snowdon (2005) Interpopulation differences in exudate feeding of pygmy marmosets in Ecuadorian Amazonia. *American Journal of Primatology* 66:145-158.

# Potential feeding resources for the spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) of El Salvador

Karenina Morales Hernández

*Primates - El Salvador, Apartado Postal No. 43, Santa Ana, El Salvador.*
*Grupo de Trabajo de Mastozoología de El Salvador (GTMES).*

kareninamorales@yahoo.com

**Abstract**

This study provides data on food resources for *Ateles geoffroyi*, available in three forests in south-eastern El Salvador. As food is a critical element to ensure a healthy population, studies about this kind of resources are necessary to monitor their availability, changes throughout time, how climate change affects them and how monkeys respond to those changes. This information could help to protect spider monkey habitats and avoid local extinctions. I monitored important food trees according to findings of a previous study I conducted in Chaguantique and El Tercio forests in 2003, where I initially study *A. geoffroyi*. I monitored 13 tree species in each area and the results showed that monkeys can find food resources during the transition from dry to rainy season, and at least some high quality food such as fruits, are available while the transitional time. Species of the Moraceae family are important food sources in these forests and are available during times when others are not providing ripe fruits for the monkeys.

**Resumen**

**Recursos alimenticios potenciales para los monos araña (*Ateles geoffroyi*) de El Salvador**

El presente estudio aporta datos sobre los recursos alimenticios disponibles para *Ateles geoffroyi*, disponible en tres bosques del sureste de El Salvador. Uno de los factores principales que determinan una población saludable de monos es la alimentación, por esta razón el monitoreo de este tipo de recursos debe, idealmente, ser continuo para poder documentar cómo estos varían en el tiempo, los efectos que el cambio climático cause en ellos y cómo los monos responden ante estos cambios. Esta información puede ser usada para la protección de los monos araña y su hábitat, así como para evitar una extinción local. Con base en los hallazgos obtenidos en un estudio previo que realizara en los bosques de Chaguantique y El Tercio en 2003, cuando comencé a estudiar los *A. geoffroyi*, se marcó y realizó el monitoreo de 13 especies de árboles en cada área incluida en el presente trabajo. Los resultados mostraron que los monos pueden encontrar recursos alimenticios durante la transición de la estación seca a la estación lluviosa y que al menos algunos alimentos de alta calidad energética como frutos están disponibles en el período de transición. Las especies de la familia *Moraceae* son importantes fuentes de alimento en estos bosques y se encuentran disponibles cuando otros no están produciendo frutos maduros para el consumo de los monos.

**Key words** *Brosimum*, *Ficus*, Moraceae, Usulután.
**Palabras clave** *Brosimum, Ficus*, Moraceae, Usulután.

Morales Hernández K (2018) Potential feeding resources for the spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) of El Salvador. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 463-470.

## INTRODUCTION

The only monkey reported as native to El Salvador at present, is the black-handed spider monkey *Ateles geoffroyi*, mainly found in the forests of Jiquilisco Bay in the Department of Usulután (13.333°N; 88.55°W) in the south-eastern of the country (Morales Hernández 2002, 2003). San Diego Forest, located in the Northwest, and with no connectivity to forests in Usulután (Figure 1), is home of two individuals of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) and since El Salvador is not part of their current natural distribution, it is thought that the presence of the two individuals is a consequence of pet trade. It is clear San Diego offers the habitat conditions for their survival, as reported in different *Alouatta* studies, carried out in their natural range; these monkeys have not being studied yet (Morales Hernández 2005; 2010).

The fact that *A. geoffroyi* is the only wild non-human primate reported for El Salvador at present, makes this country the only one in the Mesoamerican region with one native species of non-human primate (Morales Hernández 2004). Spider monkeys face many threats for surviving and one way to get action into their conservation is obtaining information in the wild, in order to create and reinforce laws and actions regarding their protection, before a local extinction occurs. The forests included in this study are Nancuchiname (Figure 2), Normandia and Chaguantique (Figure 3), located in Usulután. In the 1980s, south-eastern El Salvador, including the forests with spider monkeys, was unsafe and access was very difficult or even impossible due to the dangers posed by the civil war in those years, making extremely risky to reach some areas; Nancuchiname, for example, was landmined (C. Dueñas 2016, personal communication). On the one hand, this tragic event in the 1980s contributed, to a certain degree, to conserve some forests and wildlife, because hunting or logging were reduced, despite still being present, but on the other hand, the war had devastating consequences when large forested areas were bombarded, causing destruction and severe damages to forests and wildlife, as observed in some northern areas of the country.

The dangerous situation during the years of civil war, the lack of funding for research or even interest in primate investigation, were some of the reasons why monkeys had never been studied in El Salvador until 2002, when I first started. That study focused on spider monkeys of El Tercio and Chaguantique forests, later I included Nancuchiname and Normandia forests.

Information about food availability, behavioral responses to seasonal changes through time and the effects of climate change in Salvadoran monkeys is needed to help establishing a conservation plan for the species in El Salvador, so the aim of this work was to provide data on food resources available in Normandia, Nancuchiname and Chaguantique, as well as to inform about conservation efforts and the current situation of primate studies in the country.

## METHODS

The three study sites are located in the Jiquilisco Bay zone in the Department of Usulután, El Salvador (Figure 1). The average temperature in these forests is 26.6 ºC (21.3 - 34.6 °C), the average altitudes are 0 to 20 m a.s.l. and annual precipitation ranges from 1500 - 1700 mm (MARN 2000); these forests are composed of evergreen and semi-deciduous plant species. Normandia is composed of two forest fragments. The largest fragment in the southern part of the area contains 435.40 hectares and is used by the monkeys. It is adjacent to a mangrove forest. The smaller section (56.70 hectares) is isolated and separated from the southern portion by approximately two kilometers of sugar cane fields; monkeys do not use this area. The size of Nancuchiname forest is 829.04 hectares, making it the largest continuous area that currently contains spider monkeys in the country. There are a large number of semi-connected forest fragments between the southern section and this forest. The Lempa River (Figure 2), the largest one in El Salvador, forms the western boundaries of this natural area. Chaguantique (59.75 hectares) is composed of two forest fragments and at the time of monitoring only one con-

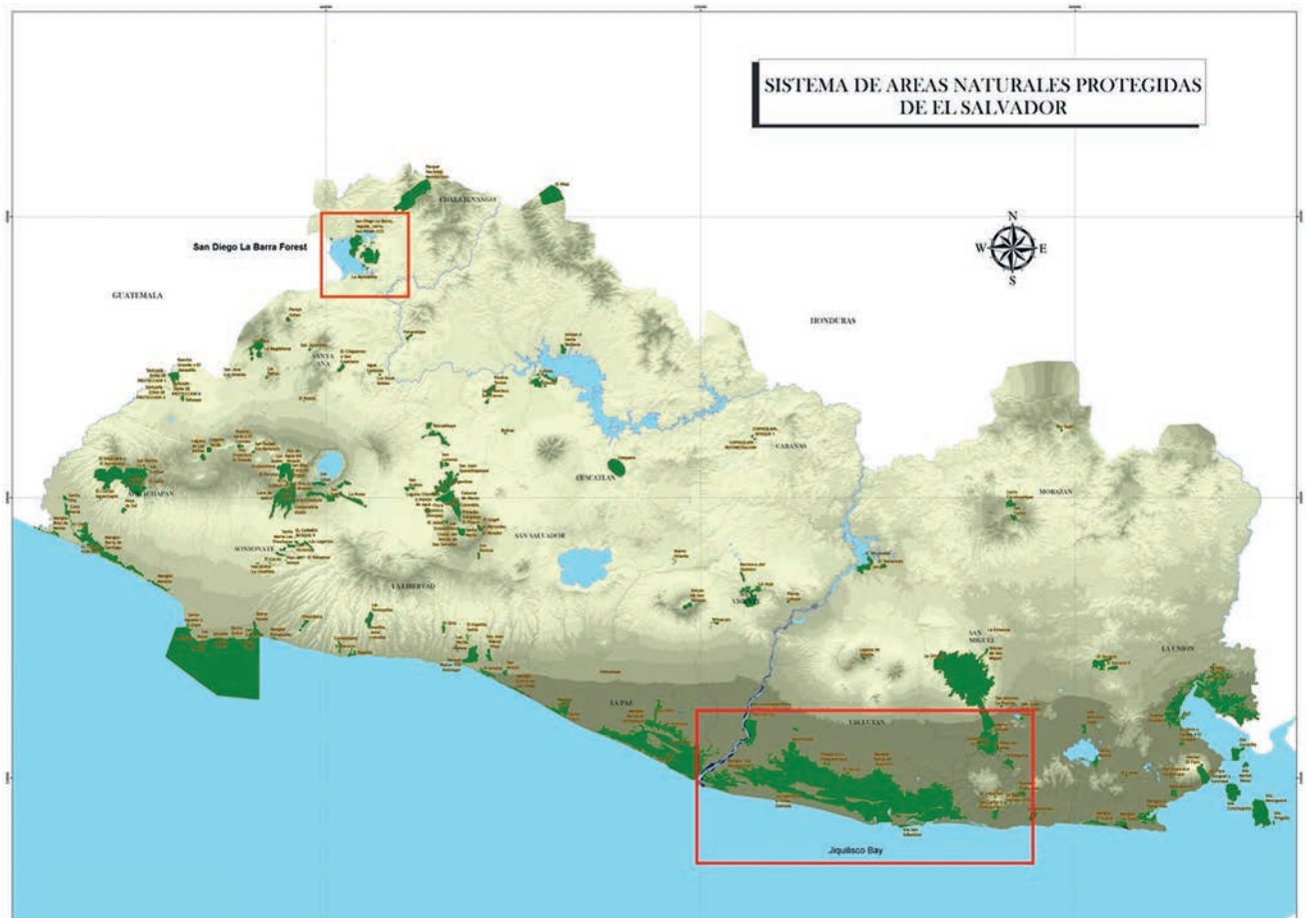


Figure 1. Location of San Diego La Barra Forest (North-west) and Jiquilisco Bay (south-east) of El Salvador.

tained monkeys (Figure 3). The fragments in Chaguantique have been re-connected by restoring a 60 m wide corridor between the two sections and local people. Forests guards report that monkeys use the two fragments at present, but they still continue to use only one as their sleeping area.

For monitoring the trees, I followed the methodology described by the National Research Council (1981) and Ganzhorn (2003). Leaves, flowers and fruits were monitored from April to July 2004. Data were collected every two weeks in each area. The trees were marked using aluminium tags that included scientific name, Salvadoran common names, sampled tree number and date of labelling. A scale of 100 was established, with intervals of 25 as the arbitrary scoring. The intervals were from 0 - 25 % (rare) to 75 - 100 % (abundant). Percentages were estimated directly using binoculars (10X50 mm) and noted on data sheets.

## RESULTS

The results of this study are presented using descriptive statistic. The estimations for the abundance of leaves, flowers and fruits were tabulated and graphed. Eight individuals of 13 different tree species were labelled, making a total number of 314 trees (Table 1).

In Nancuchiname, 15 species of trees were labeled (135 trees). The leaves of *Brosimum alicastrum*, *Ficus insipida* and *Castilla elastica* were available during all the study. *F. insipida* and *C. elastica* showed the highest percentages in fruits, while the production in *B. alicastrum* was lower. None of the Moraceae species showed flowers from April to July in Nancuchiname. Leaves showed the highest abundance for the 3 species of the Leguminosae, in *Albizia saman* the production of flowers was absent

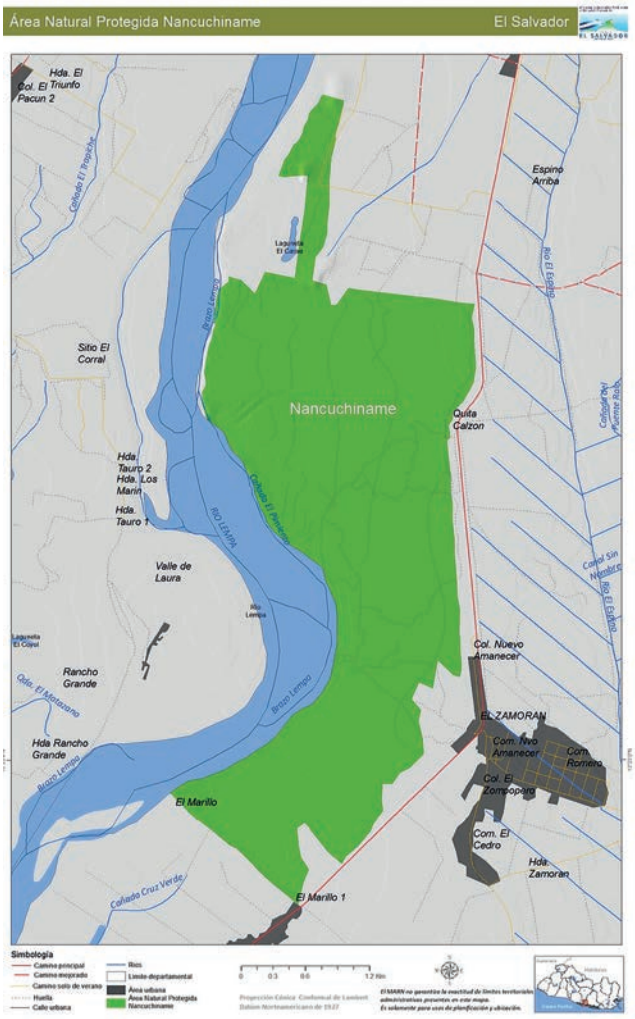


Figure 2. Lempa River and Nancuchiname Forest, in the Department of Usulután, El Salvador.

and very low for the other species. Other important food resources for the monkeys in Nancuchiname belong to the families Anacardiaceae, Cecropiaceae, Sterculiaceae and Annonaceae.

In Normandia, 13 species of trees were monitored; 4 species represented the Moraceae family, of which 2 were *Ficus*. Leaves and fruits were produced during the 4 months of monitoring, but fruits showed small percents. The Leguminosae family was represented with 3 species, *Inga oerstediana, Albizia saman* and *Andira enermis*. *Inga oerstediana* showed the highest percent of fruits (40 %), while leaves had high percentage (above 80 %) in the 3 species.

In Chaguantique, due to logistic problems, trees were monitored only for the month of April (only 2 surveys in the trails), and 8 individuals of 10 species (6 genera) were labelled and monitored. In this forest, the highest percentage for fruit production were for the families: Moraceae (*B. alicastrum, C. elastica*), Cecropiaceae (*Cecropia peltata*) and Sapotaceae (*Sideroxylon capiri*) with 40 - 60 % for the month of April; the highest percentage for flower production were for Moraceae (*B. alicastrum*), Anacardiaceae (*Spondias mombin*) and Leguminoseae (*A. saman*) ranging from 45 - 60 % and for leaves, the families: Moraceae (*F. insipida, B. alicastrum*), Cecropiaceae (*C. peltata*), Sapotaceae (*Sideroxylon capiri*) and Leguminoseae (*A. saman*) showed the highest percentage in production ranging from 80 - 100 % in one month of monitoring.

## DISCUSSION

Flowers, fruits and leaves of the labeled trees in Nancuchiname and Normandia were available in small percentages during the monitoring. Leaves always had the highest percentages in both areas, and on average the production of leaves of those trees reached 68 %, these same trees only reached 23 % in fruit production, and the less percent for flowers with an average of only 9 %. Despite the fact that fruits, which have the highest energy content (Strier 2003), were not in the peak of production, monkeys still had a potential vast supply of leaves available for their consumption (*Ficus* 92 %, *Brosimum* 90.6 %, *Sterculia* 81 %).

According to the data presented in this work, the production of flowers of *Ficus* was low during the study period, but it is important to note that figs do not produce obvious flowers and instead, the fruits grow as hollow spheres lined inside with hundreds of tiny flowers (Low 2001; Datwyler & Weiblen 2004). These data were taken from the ground with the help of binoculars, but since *Ficus* inflorescences are not obvious even at close distance, it was not possible to determine which "fruits" were hosting the tiny flowers. This means that even if I could not observe inflorescences, they might have been in production in the moment of collecting the data. Flower production is shown as very low during the 4 months of study, but they could have been present; the same was observed for *B. alicastrum,* whose fruits, leaves and petioles were ingested by the monkeys. In some

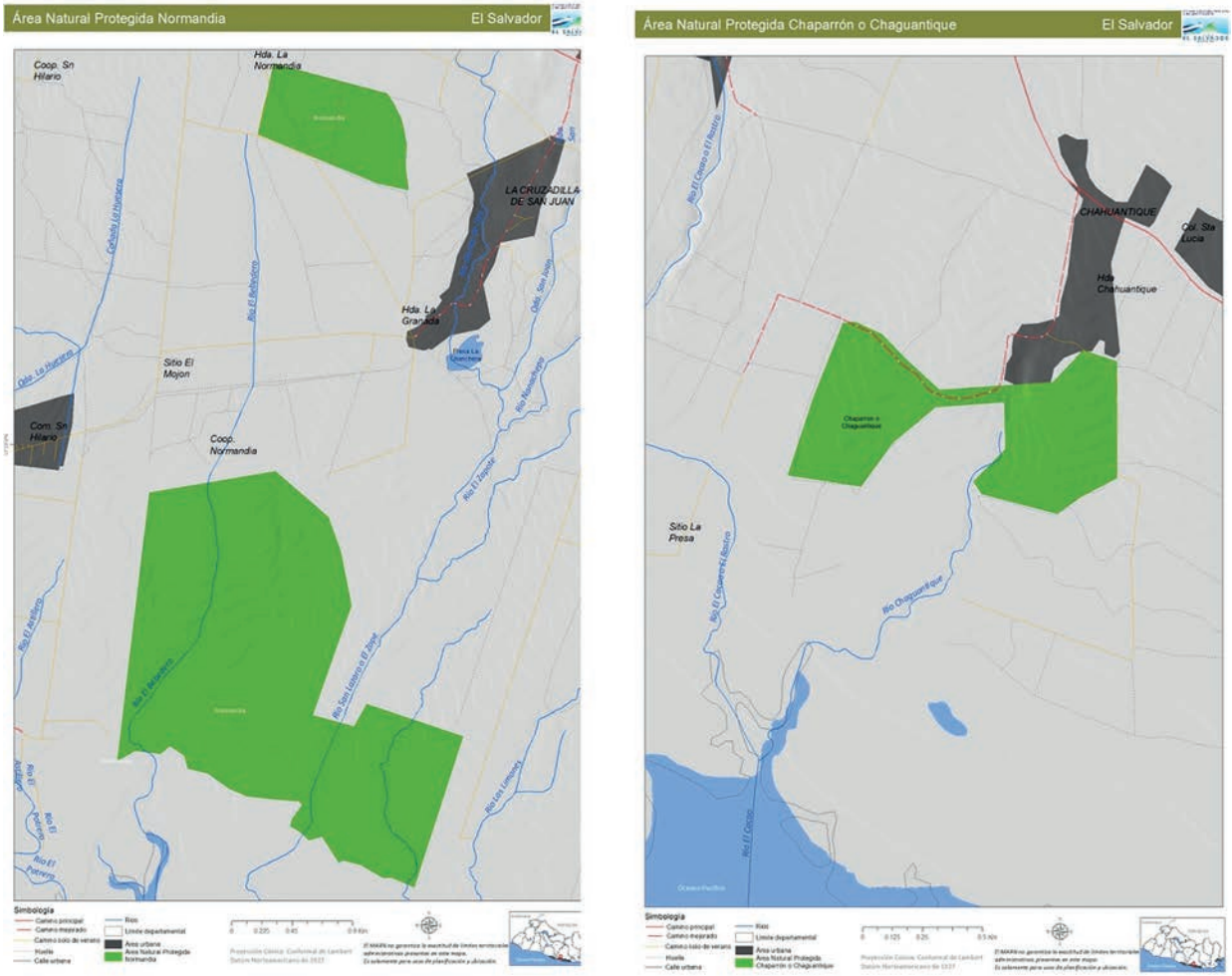


Figure 3. Normandía and Chaguantique Forests in the Department of Usulután, Jiquilisco Bay area, El Salvador.

cases, flowers are very small and green and difficult to detect and monitor (Ganzhorn 2003).

*Ficus*, *Brosimum, Castilla* and *Cecropia* are among the reported genera considered important in the diets of Mesoamerican monkeys, such as howler and spider monkeys of Sierra de Santa Marta, Mexico; Santa Rosa, Costa Rica (Chapman 1988); Tikal, Guatemala (Cant 1990), as well as for South American monkeys like *Alouatta belzebul discolor* in Paranaíta, Mato Grosso, Brazil (Pinto & Setz 2004).

*Ficus* are important sources of fruits when other resources are relatively scarce; they also provide monkeys with young and mature leaves; Pereira *et al.* 2007). Additionally, monkeys can take advantage of consuming the wasps and their larvae that figs contain, in order to supplement their diet with animal protein. Cant (1990) reported the ingestion of caterpillars feeding on *Brosimum* leaves by *Ateles geoffroyi* in Tikal, Guatemala, which provides extra protein and fat. I observed a mon-

Table 1. Family and genus of the trees monitored in Nancuchiname, Normandia and Chaguantique.

| Family | Species |
|---|---|
| Moraceae | *Brosimum alicastrum* |
| | *Ficus insipida* |
| | *Ficus obtusifolia* |
| | *Castilla elastica* |
| Leguminosae | *Inga oerstediana* |
| | *Andira inermis* |
| | *Albizia saman* |
| Sapotaceae | *Chrysophyllum cainito* |
| | *Sideroxylon capiri* |
| Anacardiaceae | *Spondias mombin* |
| | *Mangifera indica** |
| Cecropiaceae | *Cecropia peltata* |
| Sterculiaceae | *Sterculia apetala* |
| Rutaceae | *Zanthoxylum aguilarii* |
| Annonaceae | *Annona* spp. |

*Non native species.

key in Chaguantique feeding from an unidentified species of lichen (15 m from the ground) on a *Brosimum* tree, the ingestion of lichens has been reported for spider monkeys and other species of primates, although lichens contain less protein than the foliage (Link 2003; Xiang *et al*. 2007).

In Normandia and Nancuchiname, monkeys may face hard periods of fruit scarcity in the transition from the dry season to the rainy season, this possibility is supported by the low percentages of fruits available during this study (23 %), but while the keystone species (Moraceae) presented low percentages in their production, monkeys can get hold of other species that provide certain energy to overcome the hard periods of low fruit production. For instance, in all *Cecropia* species the fruits are surrounded by a perianth that becomes fleshy and serves as a reward to animal dispersal agents such as monkeys, its infructescences are an important source of nutrition for many Neotropical animals (Lobova *et al*. 2003).

*Brosimum* and *Ficus* trees are without doubt keystone species for the spider monkeys in Nancuchiname, Normandia and Chaguantique forests, they provide food and refuge to monkeys and other arboreal mammals and to birds. The significant role of *Brosimum* and *Ficus* spp. and other Moraceae species can be expected for other monkey forests in the Department of Usulután, where they also occur; *Castilla* and *Cecropia* are also important food resources (flowers and ripe fruits). Spider monkeys in Nancuchiname and Normandia do not use these trees as sleeping sites (Morales Hernández 2003) due to their small size and because they do not present dense crowns, making them risky sleeping sites.

If the production of fruits and flowers in some of these trees decreases at certain periods during the year, but if those are tall tree species with large crowns (like *Ficus*), they are still key for the survival of the spider monkeys in Salvadoran forests, because they also provide other benefits such as a safe sleeping site that monkeys use throughout the year, as I have observed in these areas. In El Salvador at least five species of *Ficus* occur: *F. costarricana, F. goldmanii, F. pertusa, F. obtusifolia, F. insipida*, two of which were included in this phenological study (*F. insipida* and *F. obtusifolia*).

The production of flowers, and consequently fruits, varies significantly in different species; some trees may remain reproductively inactive for long periods, even for years (National Research Council 1981). For instance, *Ficus* spp. does not show seasonal production of fruits and flowers (van Roosmalen & Klein 1988).

Each fig tree may bear several crops of fruits each year (Low 2001), but they tend to fruit asynchronously making it possible to find at least one tree in fruit (Cowlishaw & Dunbar 2000), indicating that monkeys might have figs available at different times of the year, and leaves at all times in Nancuchiname, Normandia and Chaguantique.

Genera such as *Enterolobium*, *Cordia*, *Pouteria, Coccoloba, Tabebuia* and *Ceiba* (Leguminosae, Cordiaceae, Sapotaceae, Poligonaceae, Bignoniaceae and Bombacaceae) are present in Nancuchiname, Normandia and Chaguantique, and they are potential food source for the monkeys as reported in different studies (Stevenson *et al*. 2002; DiFiore 2004; de Melo *et al*. 2005; Dew 2005; Suárez 2006). Phenological data are not available for other monkey forests in El Salvador; however, the composition of forests near these study sites is similar, making possible that those genera serve as food resources for monkeys inhabiting other sites in all the Jiquilisco Bay area.

## Monkey sightings

In Nancuchiname and Normandia, spider monkeys were difficult to observe, even in Chaguantique, which is the smallest forest containing primates in El Salvador. I observed spider monkeys only once in Normandia. That group consisted of two adults and a juvenile, but I could not determine their sexes. In these two areas, monkeys tend to be very evasive and flee when they hear people approaching, so it was not possible to include behavioral observations. The evasive reactions are due to the presence of hunters in these locations.

The dense forest coverage in some points of Normandia and Nancuchiname made the use of my GPS unit (GPS Garmin) impossible. Although the use of a GPS was not feasible, this could be used in future monitoring, because modern units have better reception of satellite signals.

## Habitat fragmentation and implications for wild spider monkeys in El Salvador

Fragmentation, extensive destruction and exploitation of tropical forests have a direct impact in primate populations all over the world, but it has been reported

that this problem is especially severe in Central America, due to the history of habitat destruction and hunting in some countries (Gonzalez-Kirchner 1999). Fragmentation has negative effects in all environments and at all levels. Evidence that supports this was found by Feer & Hingrat (2005) in a study showing how populations of beetles are affected when dung production decreases due to the low numbers or local extinctions of species as *Ateles* and *Alouatta*.

In Nancuchiname, Normandia and Chaguantique forests, spider monkeys and other wildlife are exposed to the threats caused by the habitat fragmentation. The limitations that finding food resources present and the shortages in fruit production during the transition from the dry to the rainy season, are factors that affect negatively monkeys in El Salvador, though still to this day, the main threats for monkeys and wildlife in this country are the isolation of their forests, human activities and the lack of a permanent conservation plan, as well as reinforcement of the laws that could protect them and their habitats.

Hunting for consumption is not a serious problem in El Salvador as it is in other countries where *Ateles geoffroyi* exists, in El Salvador this is rather an opportunistic activity. In contrast, illegal pet trade, including that coming in from neighboring countries (as in the case of *A. pigra* in San Diego, also *Cebus* spp. and other species of *Ateles*) affect seriously wild populations. This is the reason why the laws to tackle this situation are urgently needed.

## CONCLUSIONS

Spider monkeys can find food resources during the transition from dry to rainy season in Nancuchiname, Normandia and Chaguantique (flowers and leaves). Also, at least high quality food (fruits) is available during this time, but the monkeys need to complement their intake with other sources of energy. The species of the Moraceae family included in this study (*Brosimum, Ficus* and *Castilla*) represent an important source of food and are available in times when other species are not providing ripe fruits.

This short-term monitoring of relevant tree species of the potential diet of the spider monkeys in three study sites was intended to present basic information about the availability of key food species that monkeys can use during the transition from dry to rainy season in El Salvador, and it confirms the need of more ecological studies in this country. It is fundamental to provide support to researchers in order to continue monitoring and updating information that will help in short and long term, to conserve the monkeys and their habitats. Yet, many questions still remain unclear about the presence of *Ateles geoffroyi* in these small, isolated and highly perturbed forests, while in other areas of the species range, the same factors that affect monkeys here, have caused their decline or extinction. It is evident that trees such as the species of the Moraceae family might play an important role in their survival in El Salvador.

Long-term phenological studies of the keystones species for *A. geoffroyi* are urgent, as well as updates in populations studies, also more of the keystone species should be planted in Nancuchiname and Normandia forests. Conservation education is important to protect the existing habitat; the continued employment of forest guards in Nancuchiname, Normandia and Chaguantique is essential for the protection of spider monkeys; and it is necessary to assure the guards good conditions to perform their work, provide them with the right equipment and constant training, and their efforts in protecting and monitoring wildlife and habitats should be more appreciated. Finally, more ecological studies in El Salvador will support the urgent need for laws to protect wildlife and their remaining habitats in this country.

### ACKNOWLEDGMENTS

This work has been supported by grants from Primate Conservation Inc. and Alaska Biological Research; I specially thank Prof. Anthony F. Gasbarro (Fairbanks University) and Project Salvador. I am very grateful to Noel Rowe for all his support. To the people who have supported me and my work since the beginning and continue believing that the monkeys of El Salvador are important and worthwhile conserving, I thank every one of them. I specially thank every park ranger in all

habitat monkey forests in El Salvador, who work so hard every day to protect the forests, sometimes even exposing their lives, without them conservation and these studies could never be possible. Special thanks to Celina Dueñas and Luis Armando Pineda of the Ministry of the Environment and Natural Resources of El Salvador for their support and work for Salvadoran biodiversity. I owe special thanks to Dr. Bernardo Urbani for his support and encouragement.

## BIBLIOGRAPHY


Cant JGH (1990) Feeding Ecology of Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*) at Tikal, Guatemala. *Human Evolution* 5(3):269-281.

Chapman CA (1988) Patterns of Foraging and Range Use by Three Species of Neotropical Primates. *Primates* 29(2):177-194.

Cowlishaw G & RIM Dunbar (2000) *Primate Conservation Biology*. The University of Chicago Press. Chicago, US. 498 pp.

Datwyler SL & GD Weiblen (2004) On the origin of the fig: Phylogenetic relationships of Moraceae from ndhF sequences[1]. *American Journal of Botany* 91(5):767-777.

Dew JL (2005) Foraging, Food Choice, and Food Processing by Sympatric Ripe-Fruit Specialists: *Lagothrix lagotricha poeppigii* and *Ateles belzebuth belzebuth*. *International Journal of Primatology* 26(5):1107-1135.

DiFiore A (2004) Diet and Feeding Ecology of Woolly Monkeys in a Western Amazonian Rain Forest. *International Journal of Primatology* 25(4):767-801.

Feer F & Y Hingrat (2005) Effects of Forest Fragmentation on a Dung Beetle Community in French Guiana. *Conservation Biology* 19(4):1103-1112.

Frankham R, Ballou JD & DA Briscoe (2004) *Introduction to Conservation Genetics*. 4th Edition. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 644 pp.

Ganzhorn JU (2003) Habitat description and phenology. In: Setchell JM & DJ Curtis (eds.) *Field Laboratory Methods in Primatology*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 456 pp.

Gonzalez-Kirchner JP (1999) Habitat Use, Population Density and Subgrouping Pattern of the Yucatan Spider Monkey (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) in Quintana Roo, Mexico. *Folia Primatology* 70:55-60.

Link A (2003) Insect-Eating by Spider Monkeys. *Neotropical Primates* 11(2):104-106.

Lobova TA, Mori SA, Blanchard F, Peckham H & P Charles Dominique (2003) *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany* 90(3):388-403.

Low T (2001) The Fabulous Fig. *Living Planet* (December) 23-31.

de Melo FR, Cosenza BA, Ferraz DS, Souza SLF, Nery MS & MJR Rocha (2005) The near extinction of a population of Northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) in Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Primates* 13(1):10-14.

MARN - Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales de El Salvador (2000) Mapeo de la Vegetación Natural de los Ecosistemas Terrestres y Acuáticos de Centroamérica: El Salvador.

Morales Hernández K (2002) Wild Populations of Spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in El Salvador, Central America. *Neotropical Primates* 10(3):153-154.

Morales Hernández K (2003) *Estudio preliminar de la población de Ateles geoffroyi* «m*ono araña*» *en Chaguantique y El Tercio, Departamento de Usulután, El Salvador.* Senior Thesis. University of El Salvador. San Salvador, El Salvador. 102 pp.

Morales Hernández K (2004) Survey of Black Handed Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*) Populations in El Salvador, Central America. *Folia Primatologica* 75(S1):306-307.

Morales Hernández K (2005) Black Howler Monkeys in El Salvador: A Result of the Pet Trade. *Neotropical Primates* 13(2):37-38.

Morales Hernández K (2010) *Monos aulladores negros (Alouatta pigra) en El Salvador: Razones para protegerlos*. Documento presentado al Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales de El Salvador.

National Research Council (1981) *Techniques for the Study of Primate Population Ecology*. National Academic Press. Washington, USA. 255 pp.

Pereira RAS, Rodrigues E & AO Menezes Jr (2007) Phenological patterns of *Ficus citrifolia* (*Moraceae*) in a seasonal humid-subtropical region in Southern Brazil. *Plant Ecology* 188:265-275.

Pinto LP & EZF Setz (2004) Diet of *Alouatta belzebul discolour* in an Amazonian Rain Forest of Northern Mato Grosso State, Brazil. *International Journal of Primatol*ogy 25(6):1197-1211.

Serio-Silva JC & V Rico-Gray (2002) Interacting effects of forest fragmentation and howler monkey foraging on germination and dispersal of fig seeds. *Oryx* 36(3):1-6.

Stevenson PR, Castellanos MC, Pizarro JC & Garavito M (2002) Effects of seed dispersal by three Ateline monkey species on seed germination at Tinigua, National Park, Colombia. *International Journal of Primatol*ogy 23(6):1187-1204.

Strier KB (2003) Primate Behavioral Ecology. 2nd Edition. Pearson Education Group, Inc. New York, USA. 432 pp.

Suárez SA (2006) Diet and Travel Costs for Spider Monkeys in a Non-seasonal, Hyperdiverse Environment. *International Journal of Primatology* 27(2):411-436.

van Roosmalen MGM & L Klein (1988) The spider monkeys, genus *Ateles*. In: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra Filho & GAB da Fonseca (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Vol. 2. World Wildlife Fund. Washington, USA. Pp. 455–537

Xiang ZF, Huo S, Xiao W, Quan RC & CC Grueter (2007) Diet and feeding behaviour of *Rinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet: Adaptations to a Marginal Environment. *American Journal of Primatology* 69:1-18.

# Dispersión de semillas por monos (*Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*) y escarabajos coprófagos en la Selva Maya de Guatemala y México

Gabriela Ponce-Santizo*[1] y Ellen Andresen[2]

[1]*Wildlife Conservation Society – Programa para Guatemala, Petén, Guatemala.*

[2]*Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad. Universidad Nacional Autónoma de México – Campus Morelia, Michoacán, México.*

*gponce@wcs.org

**Resumen**

Los monos aulladores (*Alouatta* spp.) y araña (*Ateles* spp.) son considerados como dispersores efectivos de semillas para las plantas cuyos frutos consumen. La dispersión primaria ocurre generalmente por defecación, lo cual provoca una interacción postdispersión de las semillas con escarabajos coprófagos (Scarabaeinae, Coleoptera). Estos insectos actúan como dispersores secundarios, con importantes consecuencias para el destino final de las semillas. En este capítulo presentamos un panorama de lo que conocemos sobre la ecología de la interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos, enfocado en las dos especies de monos que habitan la Selva Maya de Guatemala y México, *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*. Con este capítulo pretendemos mostrar la importancia de incluir, en los estudios de dispersión por monos, el destino postdispersión, ya que determina de manera importante la efectividad del dispersor primario. Finalmente, discutimos la relevancia de estas interacciones planta-animal en el contexto de la conservación.

**Abstract**

**Seed dispersal by monkeys (*Alouatta pigra* and *Ateles geoffroyi*) in the Maya Forest of Guatemala and Mexico**

Howler (*Alouatta* spp.) and spider monkeys (*Ateles* spp.) are considered effective seed dispersers for the plants whose fruits they eat. Primary seed dispersal occurs mostly through defecation, which in turn leads to a post-dispersal interaction between seeds and dung beetles (Scarabaeinae, Coleoptera). These insects act as secondary dispersers, with important consequences for the seeds' final fate. In this chapter we review current knowledge about the interaction among primates, seeds and dung beetles, focusing on the two primate species that inhabit the Maya Forest of Guatemala and Mexico, *Allouatta pigra* and *Ateles geoffroyi*. With this chapter we aim to show the importance of including, in primate seed dispersal studies, an assessment of post-dispersal seed fate, as it is this fate what will largely determine the effectiveness of the primary disperser. Finally, we discuss the relevance of these plant-animal interactions in the broader context of conservation.

**Palabras clave** Diplocoria, mono araña, mono aullador, Scarabaeinae.

**Key words** Diplochory, howler monkey, Scarabaeinae, spider monkey.

Ponce-Santizo G & E Andresen (2018) Dispersión de semillas por monos (*Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*) y escarabajos coprófagos en la Selva Maya de Guatemala y México. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz. *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 471-480.

## INTRODUCCIÓN

Las interacciones planta-animal juegan un papel importante en la ecología y evolución de los taxones interactuantes, así como en la estructuración de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Herrera & Pellmyr 2002). En los bosques tropicales, dada la altísima riqueza de especies de plantas y de animales, las interacciones que ocurren entre estos dos grupos son innumerables, y muchas de ellas se consideran cruciales en la generación y mantenimiento de la diversidad en estos ecosistemas (Fleming & Kress 2013). Una de las interacciones planta-animal más prominentes en bosques tropicales es la interacción mutualista que ocurre entre animales frugívoros y las plantas que producen frutos carnosos. En los bosques tropicales húmedos y lluviosos la gran mayoría de las especies de plantas leñosas (75-90 %; Jordano 2014) presentan frutos adaptados para la dispersión por animales frugívoros. Por otro lado, un gran número de especies animales, principalmente mamíferos y aves, incluyen un alto contenido de frutos en su dieta y dispersan semillas viables como consecuencia de su alimentación (e.g., en cinco bosques húmedos neotropicales las comunidades de frugívoros incluyen entre 79 y 117 especies de aves y mamíferos (Fleming & Kress 2013).

La dispersión de semillas es un proceso crucial en el ciclo de vida de las plantas. Este proceso no solo tiene consecuencias en las poblaciones de plantas, sino también en genes, comunidades y ecosistemas (Traveset *et al.* 2014). Con relación a las poblaciones se han reconocido diversos beneficios que las plantas pueden obtener de la dispersión, como la colonización de nuevos sitios, el escape de mortalidad en la cercanía de la planta madre y la deposición determinística en sitios altamente favorables para la semilla o plántula (Howe & Smallwood 1982). Sin embargo, las ventajas para las plantas solamente pueden ocurrir cuando el vector de dispersión es efectivo (Schupp *et al*. 2010). La efectividad de un vector de dispersión en general, y de los animales frugívoros en particular, depende de la cantidad y calidad de dispersión (Schupp *et al*. 2010). Esta última, a su vez, depende de todos los factores bióticos y abióticos que afectan el destino postdispersión de las semillas.

Un grupo de animales frugívoros cuya función en la dispersión en bosques tropicales ha sido reconocida ampliamente es el de los primates (Chapman 1995; Lambert & Chapman 2005; Russo & Chapman 2011). Los primates constituyen 25-45 % de la biomasa de animales frugívoros en estos ecosistemas (Chapman 1995), y dispersan muchas especies de plantas. En general, se considera a los primates como dispersores efectivos para la mayoría de especies cuyos frutos consumen, debido a que el número de semillas dispersadas (cantidad de dispersión) puede ser alto, y debido a que el procesamiento y deposición de las mismas (calidad de dispersión) tienden a ser adecuados para la germinación y establecimiento de las plántulas (Chapman 1995; Andresen 2005; Russo & Chapman 2011; Fuzessy *et al.* 2016).

Sin embargo, los primates son dispersores primarios, es decir que a través de la deposición de las semillas ellos crean una «plantilla» inicial sobre la cual actúan subsecuentes procesos postdispersión que afectan el destino final de estas (Lambert & Champan 2005). Una característica de la dispersión por primates a través de la defecación, que puede tener diversos efectos (positivos y negativos) sobre el destino de las semillas (y por lo tanto

Figura 1. Mapa que muestra la cobertura de la Selva Maya (verde oscuro) en México, Guatemala y Belice. También se indican los sitios de enfoque para el presente capítulo (círculos rojos), en el norte de Guatemala (Tikal) y sureste de México (Lacandona y Calakmul). Mapa: Hansen/UMD/Google/USGS/NASA.

Figura 2. Fotografía de los taxones focales: a) mono araña (*Ateles geoffroyi*) (Foto M. Mérida), b) mono aullador (*Alouatta pigra*). Foto: José Moreira.

sobre la efectividad de dispersión), es la presencia de material fecal alrededor de las mismas. Uno de los efectos mejor estudiados de la materia fecal sobre el destino de semillas defecadas por primates es la atracción de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae, Coleoptera) que actúan como dispersores secundarios (Andresen 2002, 2005; Andresen & Feer 2005). Se ha propuesto que la interacción primate-semilla-escarabajo coprófago constituye un sistema diplocórico, es decir, un proceso en el cual la dispersión ocurre mediante dos diferentes vectores en dos diferentes pasos sucesivos, llamados Fase I: dispersión primaria y Fase II: dispersión secundaria (Culot *et al*. 2015). La dispersión primaria se refiere al movimiento inicial que permite a las semillas alejarse de la planta madre, y la dispersión secundaria se refiere al movimiento horizontal o vertical de las semillas posterior a la dipsersión primaria (Andresen 2005).

En este capítulo presentamos un panorama de lo que se conoce sobre la ecología de dispersión por primates como dispersores primarios, y escarabajos coprófagos como dispersores secundarios, enfocado en las dos especies de monos que habitan la Selva Maya en el norte de Guatemala y sureste de México (península de Yucatán y Chiapas) (Figura 1): el mono aullador, *Alouatta pigra*, y el mono araña, *Ateles geoffroyi* (Figura 2). Iniciamos el capítulo discutiendo los aspectos característicos de la dispersión primaria por estas dos especies de monos. Posteriormente revisamos los estudios que han abordado la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos (Figura 3). Finalmente, discutimos la interacción primate-semilla-escarabajo en el contexto de las perturbaciones antropogénicas y los hábitat degradados, presentando algunas reflexiones sobre las perspectivas de conservación de primates y sus interacciones bióticas en la Selva Maya de Guatemala y México.

## Dispersión primaria de semillas por *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi* en la Selva Maya

Algunas características de los primates frugívoros, tales como la estructura social, la dieta, el comportamiento de forrajeo, la manipulación del fruto y los patrones de defecación, pueden ser importantes en determinar la efectividad de cada especie como dispersora primaria (Chapman 1995; Lambert & Chapman 2005; Russo & Chapman 2011). Muchas de las características de *A. pigra* y *A. geoffroyi* relevantes a la dispersión de semillas son generales para todas las especies de los géneros *Alouatta* y *Ateles*, respectivamente. No es el propósito de este capítulo repetir los detalles de esta información, ya que se pueden encontrar en diversas publicaciones

Figura 3. Una especie representativa de escarabajo coprófago (*Canthon femoralis*) en la Selva Maya de Guatemala. Foto: Melvin Mérida.

(González-Zamora *et al*. 2009; Arroyo-Rodríguez *et al*. 2015; Dias & Rangel 2015). En esta sección mencionaremos y compararemos las principales características de estos dos géneros y en cada caso daremos ejemplos particulares para las dos especies de interés.

Las diferencias en la dieta de *Ateles* y *Alouatta* determinan la cantidad de semillas y especies que dispersan. La dieta casi exclusivamente frugívora de *Ateles* y la dieta facultativamente frugívora/folívora de *Alouatta* hacen que los primeros generalmente dispersen por endozoocoría más semillas y más especies que los segundos (González-Zamora *et al.* 2009; Amato & Estrada 2010). Así, por ejemplo, en la región de Calakmul, en la península de Yucatán (Lat: 18°30'12.0171"N y Lon: 89°30'39.6069"O), se ha registrado que *A. geoffroyi* dispersó por endozoocoria 20 especies de plantas en un periodo de cinco meses (Velázquez 2015), y de ocho especies en un solo mes de observación en el Parque Nacional Tikal (Ponce-Santizo *et al*. 2006). Por el contrario, en esta última investigación *A. pigra* solo dispersó por endozoocoria dos especies en el mismo periodo. Sin embargo, es importante mencionar que algunas especies pueden ser escupidas, en vez de defecadas, lo cual también constituye un importante mecanismo de dispersión.

Es importante recalcar la flexibilidad alimenticia de los monos aulladores cuya dieta puede variar entre altamente folívora y altamente frugívora, dependiendo de la disponibilidad de frutos (Arroyo-Rodríguez *et al*. 2015). Esto contrasta con una alimentación mucho más especializada de los monos araña, los cuales siempre consumen un alto porcentaje de frutos (Dew 2008; González-Zamora *et al*. 2009). En el Parque Nacional Tikal, en la Selva Maya de Guatemala (Lat: 17°13'19.0692"N y Lon: 89°37'25.3663"O), *Brosimum alicastrum* (Moraceae) es una de las especies más consumidas por monos araña y monos aulladores (Ponce-Santizo *et al.* 2006). En la época de baja disponibilidad de frutos maduros *A. pigra* consumió diversas partes de este árbol: hojas tiernas/brotes (40 %), hojas maduras (24 %), frutos inmaduros y semillas (24 %), frutos maduros (6 %) y otros ítems (6 %). En cambio, durante este mismo periodo, *A. geoffroyi* consumió solo frutos inmaduros y semillas (100 %; Ponce Santizo 2004) de *B. alicastrum*. Cuando la disponibilidad de frutos maduros aumentó, se registró un aumento en el uso de frutos maduros por ambas especies (44 % *A. pigra*, 57 % *A. geoffroyi*), aunque el consumo de frutos inmaduros y semillas continuó siendo alto (56 % y 4 3 %; Ponce Santizo 2004). Información detallada sobre las especies de frutos usadas por *A. pigra* y *A. geoffroyi* se puede encontrar en estudios enfocados en la dieta de estas especies y en revisiones sobre el tema (González-Zamora *et al.* 2009 y Arroyo-Rodríguez *et al.* 2015, así como referencias citadas en estos trabajos).

En términos de la calidad de dispersión, tanto *A. pigra* como *A. geoffroyi* pueden actuar como dispersores y como depredadores de semillas de una especie de planta, dependiendo del estado de madurez del fruto y de la parte del fruto consumida. Por ejemplo, en el caso mencionado anteriormente, *A. pigra* y *A. geoffroyi* actuaron como dispersores de *Brosimum alicastrum* a partir del momento en que hubo disponibilidad de frutos maduros, pero actuaron principalmente como depredadores antes del período de maduración de frutos Ponce-Santizo *et al*. 2006). Este mismo patrón ha sido reportado para *A. pigra* en la región de Calakmul, donde más frutos maduros de *B. alicastrum* y *Manilkara zapota* (Sapotaceae), fueron consumidos al aumentar su disponibilidad en el área (Rivera & Calmé 2006). Sin embargo, en general, para ambas especies de mono, el consumo de frutos maduros es mucho mayor que el de frutos inmaduros y semillas (Rivera & Calmé 2006; González-Zamora *et al.* 2009).

El el tipo de manipulación a la que es sujeta un fruto durante el forrajeo también puede afectar el destino final de las semilla (Lambert & Chapman 2005). Así, dependiendo del tamaño de la semilla y de la facilidad con la que esta se separa de la parte carnosa del fruto, los monos pueden escupirlas o tragarlas, lo cual determina las características de deposición de las mismas (e.g. agregación, distancia con respecto al árbol parental, presencia de materia fecal) (Andresen 2005). Las semillas grandes que se desprenden fácilmente de la pulpa (e.g. *B. alicastrum*, 9 x 16 mm) raramente son tragadas por *A. pigra* y *A. geoffroyi*, sino que son escupidas intactas (Ponce Santizo 2004). Las semillas escupidas pueden tener importantes ventajas de supervivencia y germinación, en comparación con las que quedan embebidas en la pulpa de los frutos (Traveset *et al.* 2007). A pesar de que en términos generales, el método más común de dispersión por primates neotropicales (que a diferencia de los primates Paleotropicales carecen de abazones) es por defecación (Lambert & Chapman 2005), el destino de aquellas que son escupidas por monos del Nuevo Mundo permanece prácticamente inexplorado, mereciendo mayor atención en estudios futuros.

La estructura social, aunada al comportamiento de forrajeo y a la fisiología digestiva de los primates, determinan los patrones de defecación y por lo tanto los patrones espaciales de deposición de semillas lo cual, a su vez, tiene importantes consecuencias para su destino (Russo & Chapman 2011). Para todas estas características el contraste entre *Alouatta* y *Ateles* es marcado (Andresen 1999; Ponce-Santizo *et al*. 2006). Con respecto a la estructura social, los monos aulladores viven en grupos cohesivos por lo que, para alimentarse, utilizan árboles con suficientes frutos para todo el grupo (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2015). Por otro lado, los monos araña tienen una estructura social de fisión-fusión que les permite separarse en subgrupos para forrajear. En Tikal, por ejemplo, los grupos de *A. pigra* (8 individuos en promedio) forrajean en un parche de alimento (un árbol o grupo de árboles cercanos) durante períodos largos de tiempo (75 min/parche en promedio), mientras que los subgrupos de 1-3 individuos de *A. geoffroyi* forrajean en parches de alimento durante períodos de tiempo cortos (26 min/parche) (Ponce-Santizo *et al.* 2006).

Con respecto a los patrones de defecación, *A. pigra* y *A. geoffroyi* también difieren. *A. pigra* defeca principalmente al despertar en la mañana y después de un descanso a la mitad del día, y la mayoría de los individuos defecan juntos, dejando como resultado un área de 30,5±5,1 $m^2$ (0,30-65,34 $m^2$) cubierta de heces (con un promedio de 5 g de heces/$m^2$; Ponce-Santizo *et al.* 2006). Esto resulta en un patrón relativamente agregado de deposición de semillas. *A. geoffroyi* también presenta un pico de defecación al despertar, pero durante el resto del día la defecación puede ocurrir en cualquier momento y lugar (Ponce-Santizo *et al.* 2006; Velázquez 2015). Debido a que el peso de la defecación individual de los monos araña (10,8 ±2 g) es menor a la registrada para monos aulladores (30,5±5 g; t=2,53, g.l.=65, p= 0,014), y debido a que los monos araña defecan de manera individual (excepto en la mañana), el área cubierta por heces también tiende a ser mucho menor (2±0,3 $m^2$; t=3,942, g.l.=37, p=0,01). Por esta razón el patrón de dispersión de semillas provocado por los monos araña es considerado disperso.

Al aumentar la agregación espacial de las defecaciones y, consecuentemente, de la lluvia de semillas, puede aumentar el riesgo de mortalidad denso-dependiente de las semillas y de las plántulas que logren establecerse (Russo & Augspurger 2004). Por esto se podría pensar que un patrón de defecación más disperso, como el observado más frecuentemente en los monos araña, podría beneficiar la regeneración de plantas, en comparación a un patrón más agregado, como el observado para monos aulladores. Sin embargo, es necesario tomar en consideración todos los procesos postdispersión que alteraran los patrones espaciales de la deposición inicial (Andresen 2005; Lambert & Chapman 2005; Russo & Chapman 2011). Para el caso de semillas defecadas por monos, un proceso postdispersión muy frecuente y de gran relevancia es la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos (Andresen 2005).

## Dispersión secundaria de semillas por escarabajos

Los escarabajos coprófagos (subfamilia Scarabaeinae) son un grupo de insectos muy abundante y diverso en los bosques húmedos tropicales y juegan un papel sumamente importante en la remoción de heces de vertebrados, principalmente de herbívoros (Hanski & Cambefort 1991), una gran proporción de las cuales contienen semillas. Los escarabajos coprófagos adultos no consumen las semillas embebidas en las heces, pero muchas de ellas son movidas accidentalmente con la materia fecal cuando esta es re-localizada y enterrada por los escarabajos para alimentarse u ovipositar (Andresen & Feer 2005). Esta dispersión secundaria por los escarabajos coprófagos puede favorecer el establecimiento de plántulas a partir de las semillas defecadas por mamíferos. Este efecto positivo puede ocurrir mediante la dispersión vertical, ya que las semillas enterradas por los escarabajos sufren menor depredación (Andresen & Levey 2004), o por la dispersión horizontal, la cual disminuye la agregación espacial de las semillas (Lawson *et al*. 2012).

No todas las semillas defecadas son movidas por los escarabajos coprófagos, y la probabilidad de dispersión secundaria es afectada por muchísimos factores (Andresen 2005; Andresen & Feer 2005; Culot *et al.* 2011; 2015). Por ejemplo, existe una relación negativa entre el tamaño de las semillas y la proporción que es enterrada; asimismo la probabilidad de dispersión secundaria depende del tamaño y grupo funcional de los escarabajos que llegan a una defecación (Andresen 2002). Existen características relacionadas con el dispersor primario, tales como el tipo de heces, el tamaño de las defecaciones, y el patrón espacial de defecación, que

también afectan la probabilidad de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos. Son estas características las de particular relevancia para el estudio de la interacción primate-semilla-escarabajo como un sistema diplocórico (Andresen 2005; Culot *et al*. 2015).

El tamaño de las defecaciones y el tipo de heces producido por las diferentes especies de primates pueden afectar la composición y estructura del ensamble de escarabajos que son atraídos a una defecación, lo cual, a su vez, puede afectar la probabilidad de dispersión secundaria (Ponce-Santizo *et al*. 2006; Santos-Heredia *et al*. 2011; Culot *et al.* 2011). Con respecto al tamaño de las defecaciones, varios estudios con otras especies de primates han mostrado que porciones mayores de heces atraen más escarabajos que porciones menores (Andresen 2002; Culot *et al.* 2011). Asimismo, cuando las semillas están cubiertas por mayor cantidad de materia fecal, la probabilidad de que sean enterradas por escarabajos es mayor ( Andresen & Levey 2004; Culot *et al.* 2009). En este sentido, será importante que estudios futuros determinen si las diferencias en el tamaño de las defecaciones individuales de *A. pigra* y *A. geoffroyi* mencionadas arriba se traducen en distintos patrones de dispersión secundaria para estas dos especies.

Con respecto al tipo de heces, solo un estudio ha comparado las heces de *A. pigra* y *A. geoffroyi* en términos de los escarabajos atraídos y de la dispersión secundaria (Ponce-Santizo *et al.* 2006). En dicho trabajo, en el Parque Nacional Tikal, no se encontraron diferencias en el número de especies atraídas a las heces de monos aulladores (29 spp.) y monos araña (25 spp.; $x^2$=0,3, g.l.=1, p>0,05). Sin embargo, se encontró que un mayor número de individuos fue atraído a las heces de monos aulladores (1169) que a las heces de mono araña (967; $x^2$=19,2, g.l.=1, p<0,05). Además, con heces de *A. pigra* se capturó un mayor porcentaje (2,7 %) de escarabajos grandes (>15 mm), en comparación a heces de *A. geoffroyi* (1,5 %). Este último resultado es relevante, debido a que los escarabajos de mayor tamaño son los que tienden a mover más semillas (Andresen 2002). En concordancia con esto, se encontró que aproximadamente el 20 % de semillas artificiales de 1 cm fueron enterradas por Scarabaeinae cuando estuvieron en heces de *A. pigra*, *vs.* heces de *A. geoffroyi* (4 %). Sin embargo, para la dispersión horizontal de las semillas, no se encontró diferencias según el tipo de heces (Ponce-Santizo *et al*. 2006). En el único otro estudio que ha comparado los ensambles de escarabajos coprófagos atraídos a heces de *Alouatta vs. Ateles* (*Ateles hybridus* y *Alouatta seniculus* en Colombia), y contrario a los resultados obtenidos en Tikal, se encontró un mayor número de especies atraídas a heces de *A. seniculus*, pero similar número de individuos atraídos a ambos tipos de heces (Santos-Heredia *et al*. 2010). Con respecto a la dispersión secundaria de semillas, la investigación en Colombia mostró resultados no concluyentes. En un primer experimento se encontró un patrón similar al de Tikal, registrando una mayor dispersión vertical con heces de *A. seniculus* (68,3 %) *vs. A. hybridus* (53 %) y ninguna diferencia en la dispersión horizontal. Sin embargo, en un segundo experimento no se encontró un efecto del tipo de heces para la dispersión vertical (Santos-Heredia *et al*. 2011). En ambos trabajos (Guatemala y Colombia) los autores sugirieron que la textura o consistencia de las heces podría ser más importante que la especie de mono, en determinar la probabilidad de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos. En particular, heces más consistentes y menos acuosas favorecerían la dispersión secundaria por Scarabaeinae (Ponce-Santizo *et al.* 2006, Santos-Heredia *et al.* 2010). Esta hipótesis tendrá que ser comprobada en futuros estudios.

El patrón espacial en el que son depositadas las heces con semillas también les confiere a estas últimas ciertas ventajas, o desventajas, con relación a su destino final. Como se mencionó anteriormente *Ateles* y *Alouatta* difieren en este aspecto, ya que los primeros provocan una lluvia de semillas más dispersa espacialmente, y los segundos, una más agregada (Andresen 1999; Ponce-Santizo *et al*. 2006). En un experimento llevado a cabo en el Parque Nacional Tikal se encontró que el patrón de defecación (disperso *vs.* agregado) no tuvo efecto sobre la probabilidad de dispersión vertical ($x^2$=0,04, g.l =1, p=0,85; Ponce-Santizo *et al*. 2006). En el caso de la dispersión horizontal, hubo una tendencia interesante, mostrando que bajo un patrón agregado, la probabilidad de dispersión fue mayor en comparación al patrón disperso (67 *vs.* 53 %, respectivamente; $x^2$ =3,78, g.l.=1, p=0,052). Esta tendencia es un aspecto importante que debería explorarse con más estudios, debido a que precisamente en un patrón agregado de defecación sería de gran beneficio que la dispersión horizontal ocurriera más frecuentemente, para disminuir el riesgo de mortalidad denso-dependiente (Andresen 2002). En otra comparación de *Alouatta vs. Ateles* en un bosque colombiano, la dispersión vertical fue más frecuente en un pa-

trón agregado (68 % *vs.* 53 %), pero no se registró ningún efecto sobre la dispersión horizontal (Santos-Heredia *et al*. 2011). Son necesarios estudios adicionales para determinar de manera más concluyente acerca del efecto del patrón de defecación sobre el destino postdispersión de las semillas.

Finalmente, otro aspecto muy variable de la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos, y que amerita más esfuerzos de investigación, es la profundidad a la que quedan enterradas las semillas, la cual puede variar entre unos milímetros hasta >15 cm (Andresen & Feer 2005). La profundidad de enterramiento puede estar relacionada con algunas características de la dispersión primaria por los monos. Por ejemplo, algunos estudios han encontrado una mayor profundidad de enterramiento para semillas cubiertas con más heces (Andresen 2002; Andresen & Levey 2004), pero en otro estudio se encontró el efecto contrario (Culot *et al.* 2011). En Tikal, al comparar las defecaciones de *A. pigra* y *A. geoffroyi*, no se encontró efecto, ni del tipo de heces, ni del patrón de defecación (aislado *vs.* agregado), sobre la profundidad de dispersión vertical por los escarabajos coprófagos (Ponce-Santizo *et al*. 2006). Por otro lado, en Colombia, aunque tampoco se encontró un efecto del tipo de heces (*Alouatta seniculus vs. Ateles hybridus*), sí se encontró una mayor profundidad de entierro para defecaciones agregadas *vs.* aisladas (Santos-Heredia *et al*. 2011).

La profundidad de enterramiento puede tener efectos positivos y negativos sobre el destino de las semillas defecadas por los monos (Andresen 1999, 2001). La ventaja de un enterramiento profundo es que disminuye el rastro de olor que permite a los depredadores vertebrados localizar las semillas (Santos-Heredia *et al*. 2011). Por otro lado, se ha encontrado que al aumentar la profundidad de enterramiento disminuye la probabilidad de emergencia de las plántulas (Andresen & Levey 2004), por lo que debe existir un rango de profundidades óptimas de enterramiento para cada especie de planta (Andresen & Feer 2005). Otros efectos que la profundidad de entierro podría tener sobre las semillas son los relacionados con las condiciones microclimáticas subterráneas, más moderadas y menos variables en comparación a la superficie del suelo (Gallagher 2014). Sin embargo, si estas condiciones favorecen o inhiben la germinación, también va a depender de la especie, y es un tema que no se ha explorado en el contexto de la dispersión por escarabajos coprófagos.

## Conservación de la interacción primates-semillas-escarabajos en la Selva Maya

Perturbaciones antropogénicas como la cacería, la deforestación y la fragmentación de los bosques tropicales reducen las poblaciones de vertebrados dispersores, incluyendo los primates (Estrada *et al.* 2012). Debido a la complejidad de las interacciones ecológicas que ocurren en los bosques tropicales, distintos tipos y grados de perturbación pueden tener efectos contrastantes sobre la dispersión y los procesos postdispersión que afectan la regeneración de las plantas (Wrigth *et al*. 2007). Esta diversidad de efectos, tanto directos como indirectos, pueden alterar los patrones de reclutamiento de las plantas de muchas maneras, y en pocos casos los efectos netos sobre las poblaciones o comunidades de plantas serán predecibles (Wright 2003).

Algunos estudios han documentado un impacto negativo importante en el reclutamiento de las especies de plantas que son dispersadas por animales frugívoros cuyas poblaciones disminuyen drásticamente o desaparecen en los bosques tropicales (Wright *et al*. 2007). En este sentido, existen algunos estudios en la Selva Maya que han abordado este tema para el caso particular de *A. pigra* y *A. geoffroyi*. Por ejemplo, en la Selva Lacandona González Di Pierro (2011) encontró evidencia de que la ausencia de monos aulladores en fragmentos de bosque puede modificar la estructura de la vegetación y la diversidad de especies de árboles al reducirse el reclutamiento de las especies dispersadas por *A. pigra*. De manera similar, Gutiérrez-Granados & Dirzo (2010) en la península de Yucatán encontraron que la ausencia de *A. geoffroyi* en sitios sujetos a extracción forestal puede impactar indirectamente en la diversidad y reclutamiento de la vegetación al interrumpirse las interacciones planta-frugívoro.

Con relación a los dispersores secundarios, numerosos estudios han explorado los efectos de las perturbaciones del hábitat sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Nichols *et al.* 2007), y en algunos casos también sobre sus funciones ecológicas (Braga *et al.* 2013). Con particular relevancia para la interacción primates-semillas-escarabajos, varios estudios han encontrado que una disminución en la abundancia de mamíferos afecta negativamente las comunidades de Scarabaeinae, y como consecuencia también podría disminuir la dispersión secundaria (Andresen & Laurance 2007; Culot *et al.* 2013). Adicionalmente, se ha pro-

puesto que en bosques neotropicales las comunidades de escarabajos coprófagos son mantenidas mayormente por las heces de monos aulladores, encontrándose que la densidad de monos aulladores se relaciona con la riqueza y abundancia de Scarabaeinae (Estrada *et al.* 1999; Ponce Santizo 2008).

En la Selva Maya podemos mencionar tres investigaciones acerca de los efectos de las perturbaciones atropogénicas sobre los escarabajos coprófagos y sobre su función en la dispersión secundaria. Por ejemplo, en un estudio en la Selva Lacandona no se encontraron diferencias en la riqueza de las comunidades de escarabajos coprófagos en fragmentos de distintos tamaños (17-55 ha) y en bosque continuo, pero sí se observó una disminución (2-3 veces) en las abundancias de estos insectos en los fragmentos (Ponce Santizo 2008). En otro trabajo más reciente en la Selva Lacandona, y estudiando un rango mayor de tamaños de fragmentos de bosque (3-92 ha), se encontró que la riqueza, abundancia y biomasa de Scarabaeinae fueron menores en fragmentos pequeños rodeados de menor cobertura forestal (Sánchez-de-Jesús *et al*. 2015). Finalmente, en una tercera investigación en esta región, se vio que el cambio de uso del suelo también puede tener un fuerte impacto en las comunidades de Scarabaeinae y sus funciones (Santos-Heredia 2015). En dicho trabajo se encontró que las plantaciones arbóreas de hule mantienen comunidades empobrecidas de escarabajos coprófagos con baja funcionalidad ecológica, en comparación al bosque conservado y a otros tipos de agroecosistemas.

No solamente la riqueza y abundancia de los Scarabaeinae es importante desde el punto de vista funcional, sino que es de gran relevancia la presencia y abundancia de especies grandes (≥10 mm), ya que son las que realizan una mayor proporción de la función (Larsen *et al*. 2005). Así por ejemplo, en la Selva Lacandona estuvieron ausentes varias especies grandes en los fragmentos de bosque (Ponce Santizo 2008). Sin embargo, a pesar de estas diferencias en la composición de especies y de una menor abundancia total de escarabajos en los fragmentos la funcionalidad de la comunidad de escarabajos coprófagos como dispersores secundarios se mantuvo igual a la observada en el bosque. En este caso es posible que la dispersión fuera similar en los fragmentos debido a que la mayor parte de la biomasa en todos los sitios estuvo conformada por la misma especie abundante y grande (>15 mm), *Copris laeviceps* (Ponce Santizo 2008).

Finalmente, en años recientes se ha establecido la importancia de algunos tipos de agroecosistemas para la conservación de la biodiversidad (Estrada *et al*. 2012). En la Selva Maya, algunos estudios se han enfocado en ver el papel de cultivos bajo sombra, en particular de los cacaotales bajo sombra, como hábitat alternativo para monos y escarabajos. Así, por ejemplo, se ha visto que estos agroecosistemas pueden representar un hábitat permanente para *A. pigra* y probablemente también un hábitat temporal para *A. geoffroyi* (Zárate *et al*. 2014). Asimismo, se pudo observar que *A. pigra* mantiene su función ecológica como dispersor primario en este tipo de vegetación. Igualmente, dos estudios en los cacaotales mostraron que las comunidades de escarabajos coprófagos, así como su función en la dispersión secundaria, se mantienen en estos cultivos (Ponce Santizo 2008; Santos-Heredia 2015). Este es un aspecto que debe explorase en más detalle para determinar qué tipos de agroecosistemas e intensidades de manejo permiten el mantenimiento de las comunidades de primates y escarabajos coprófagos, y con esto el proceso de dispersión de semillas, y cuáles no.

En conclusión, dada la gran relevancia de las interacciones planta-animal para el funcionamiento de los ecosistemas en general, y de los bosques tropicales en particular, se ha enfatizado mucho en la última década cómo las perturbaciones antropogénicas afectan de manera no solamente directa a los grupos de organismos, sino también indirecta, a través de las redes de interacciones. En particular, cada vez más estudios están mostrando cómo la pérdida de ciertos grupos de animales (un proceso conocido como defaunación) que juegan importantes funciones ecológicas por medio de sus interacciones con otros organismos, tiene consecuencias para la estructuración de las comunidades bióticas y el funcionamiento de los ecosistemas (Dirzo *et al*. 2014). Esto apunta claramente a la necesidad de reenfocar los esfuerzos de manejo y gestión, hacia la conservación de las interacciones bióticas, y no solamente de grupos focales de organismos (Dirzo *et al.* 2014; Valiente-Banuet *et al.* 2015).

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Ministerio de Relaciones Exteriores del Gobierno de México y PAPIIT-UNAM (IN208403), SEMARNAT- CONACYT (SEMARNAT 2002-CO1-0597) y Fundación Ponce & Santizo

por apoyo financiero para estudios de posgrado e investigación de G. Ponce Santizo. Al Parque Nacional Tikal, Universidad del Valle de Guatemala y Wildlife Conservation Society por apoyo durante el estudio realizado en 2003. A Alfredo Cuarón, Enio Cano, Horacio Paz, Alejandro Estrada, Fernando Vaz de Mello y Víctor Sánchez-Cordero por apoyo académico. A familia Lombera- González de Chajul por apoyo durante trabajo de campo, a José Moreira y Melvin Mérida por fotografías y literatura, y a Víctor Hugo Ramos por proporcionarnos el mapa.

## BIBLIOGRAFÍA

Amato KR & A Estrada (2010) Seed dispersal patterns in two closely related howler monkey species (*Alouatta palliata* and *A. pigra*): A preliminary report of differences in fruit consumption, traveling behavior, and associated dung beetle assemblages. *Neotropical Primates* 17:59-66.

Andresen E (1999) Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rainforest. *Biotropica* 31:145-158.

Andresen E (2001) Effects of dung presence, dung amount, and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 17:61-78.

Andresen E (2002) Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology* 27:257-270.

Andresen E (2005) Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: Un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia Número Especial* II:73-84.

Andresen E & DJ Levey (2004) Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia* 139:145-154.

Andresen E & F Feer (2005) The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. En: Forget PM, Lambert J, Hulme P & SB Vander Wall (eds.) *Seed fate: Predation, dispersal and seedling establishment*. CABI International. Reino Unido. Pp. 331-349.

Andresen E & SG Laurance (2007) Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica* 39:141-146.

Arroyo-Rodríguez V, Andresen E, Bravo S & PR Stevenson (2015) Seed dispersal by howler monkeys: current knowledge, conservation implications, and future directions. En: Kowalewsky MM, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation*. Springer. Canadá. Pp. 111-140.

Braga RF, Korasaki V, Andresen E & J Louzada (2013) Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: A rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. *PLoS ONE* 8(2): e57786doi:101371/journalpone0057786.

Chapman CA (1995) Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology* 4:74-82.

Culot L, Huynen MC, Gérard P & EW Heymann (2009) Short-term post-dispersal fate of seeds defecated by two small primate species (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*) in the Amazonian forest of Peru. *Journal of Tropical Ecology* 25:229-238.

Culot L, Mann DJ, Muñoz Lazo FJJ, Huynen MC & EW Heymann (2011) Tamarins and dung beetles: An efficient diplochorous dispersal system in the Peruvian Amazonia. *Biotropica* 43:84-92.

Culot L, Bovy E, Vaz-de-Mello FZ, Guevara R & M Galetti (2013) Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biological Conservation* 163:79-89.

Culot L, Huynen MC & E Heymann (2015) Partitioning the relative contribution of one-phase and two-phase seed dispersal when evaluating seed dispersal effectiveness. *Methods in Ecology and Evolution* 6:178-186.

Dew L (2008) Spider monkeys as seed dispersers. En: Campbell C (ed.). *Spider monkeys, behavior, ecology and evolution of the genus* Ateles. Cambridge University Press.UK. Pp. 155-184.

Dias PA & A Rangel (2015) Diets of howler monkeys. En: Kowalewsky MM, Garber P, Cortés Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation*. Springer. Canada. Pp. 111-140.

Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB & B Collen (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401-406.

Estrada A, Anzures A & R Coates-Estrada (1999) Tropical rainforest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, México. *American Journal of Primatology* 48:253-262.

Estrada A, Raboy BE & LC Oliveira (2012) Agroecosystems and primate conservation in the tropics: A review. *American Journal of Primatology* 74:696-711.

Fleming TH & WJ Kress (2013) *The Ornaments of Life*. The University of Chicago Press.USA. 588 Pp.

Fuzessy LF, Cornelissen TG, Janson C & FAO Silveira (2016) How do primates affect seed germination? A meta- analysis of gut passage on neotropical plants. *Oikos* 125:1069-1080.

Gallagher RS (2014)(ed.) *Seeds. The Ecology of Rregeneration in Plant Communities*. 3.ra edición. CABI,USA. 320 pp.

González Di Pierro AM (2011) *Presencia de* Alouatta pigra *y regeneración en fragmentos forestales de la Selva Lacandona*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. UNAM. Morelia, Michoacán, México. 140 pp.

González-Zamora A, Arroyo-Rodríguez V, Chaves OM, Sánchez-López S, Stoner KE & P Riba Hernández (2009) Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: Current knowledge and future Directions. *American Journal of Primatology* 71:8-20.

Gutiérrez-Granados G & R Dirzo (2010) Indirect effects of timber extraction on plant recruitment and diversity via reductions in abundance of frugivorous spider monkeys. *Journal of Tropical Ecology* 26:45-52.

Hanski I & Y Cambefort (1991). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. EE. UU. 481 pp.

Herrera CM & O Pellmyr (2002) *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell.USA. 313 pp.

Howe HF & J Smallwood (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.

Jordano P (2014) Fruits and frugivory. En: Gallagher RS (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed. CABI.UK. Pp. 18-61.

Lambert JE & CA Chapman (2005) The fate of primate-dispersed seeds: deposition pattern, dispersal distance and implications for conservation. En: Forget P-M, Lambert J, Hulme P & SB Vander Wall (eds.) *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI.UK. Pp. 137-150.

Larsen T, Williams NM & C Kremen (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8:538-547.

Lawson CR, Mann DJ & OT Lewis (2012) Dung beetles reduce clustering of tropical tree seedlings. *Biotropica* 44:271-275.

Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila M & K Vulinec (2007) Dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137:1-19.

Ponce Santizo G (2004) *Dispersión de semillas por mono araña (*Ateles geoffroyi*), saraguate negro (*Alouatta pigra*) y escarabajos coprófagos en el Parque Nacional Tikal, Guatemala*. Tesis de pregrado. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala. 92 pp.

Ponce-Santizo G, Andresen E, Cano E & A Cuarón (2006) Dispersión primaria de semillas por primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica* 38:390-397.

Ponce Santizo G (2008) *Dispersión secundaria de semillas defecadas por monos en hábitats con diferentes niveles de perturbación*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán, México. 85 pp.

Rivera A & S Calmé (2006) Forest fragmentation and its effects on the feeding ecology of black howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka M & L Luecke (eds). *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates*. Springer.USA. Pp.189-214.

Russo SE & CK Augspurger (2004) Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7:1058-1067.

Russo SE & C Chapman (2011) Primate seed dispersal. Linking behavioral ecology with forest community structure. En: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder S & RM Stumpf (eds.) *Primates in Perspective*. Oxford University Press.UK. Pp. 523-534.

Sánchez-de-Jesús HA, Arroyo-Rodríguez V, Andresen E & F Escobar (2015) Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology* 31:843-854.

Santos-Heredia C (2015) *Funciones ecológicas de los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae: Coleoptera) en un paisaje antropogénico en el sur de México*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán, México. 107 pp.

Santos-Heredia C, Andresen E, & DA Zárate (2010) Secondary seed dispersal by dung beetles in a Colombian rain forest: effects of dung type and defecation pattern on seed fate. *Journal of Tropical Ecology* 26:355-364.

Santos-Heredia C, Andresen E & P Stevenson (2011) Secondary seed dispersal by dung beetles in an Amazonian forest fragment of Colombia: influence of dung type and edge effect. *Integrative Zoology* 6:399-408.

Schupp EW, Jordano P & JM Gómez (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333-353.

Traveset A, Robertson AW & J Rodríguez-Pérez (2007) A review on the role of endozoochory in seed germination. En: Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ & DA Westcott (eds.) *Seed Dispersal. Theory and its Application in a Changing World*. CABI Publishing,UK. Pp 78-103.

Traveset A, Heleno R &M Nogales (2014) The ecology of seed dispersal. En: Gallagher RS (ed.) *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Publishing, Reino Unido. Pp 62-93.

Valiente-Banuet A, Aizen MA, Alcántara JM, Arroyo J, Cocucci A, Galetti M, García MB, García D, Gómez JM & P Jordano (2015) Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29:299-307.

Velázquez G (2015) *Impacto de la extracción forestal en los sitios dormideros y patrones de deposición de semillas de* Ateles geoffroyi yucatanensis *en Nuevo Becal, Calakmul, México*. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur. Campeche, México. 62 Pp.

Wright SJ (2003) The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73-86.

Wright SJ, Stoner K, Beckman N, Corlett T, Dirzo R, Muller-Landau HC, Nuñez-Iturri G, Peres CA & BC Wang (2007) The plight of large animals in tropical forests and the consequences of plant regeneration. *Biotropica* 39:289-291.

Zárate D, Andresen E, Estrada E & JC Serio-Silva (2014) Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *American Journal of Primatology* 76:890-899.

# Estado de conservación de *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi* en el Paisaje de los Bosques Lluviosos Ancestrales, Guatemala

Marleny Rosales-Meda*[1] y María Susana Hermes[1]

[1]*Organización para la Conservación de la Naturaleza y Desarrollo Comunitario (ORCONDECO), Alta Verapaz, Guatemala.*

info@orcondeco.org - mrosalesmeda@orcondeco.org - mshermes@orcondeco.org

**Resumen**

Del 2010 al 2014, las poblaciones de *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi vellerosus* fueron estudiadas como parte de un programa de monitoreo desarrollado al noroeste del Paisaje de los Bosques Lluviosos Ancestrales en Alta Verapaz, Guatemala. *A. pigra* presentó una distribución espacial más amplia en el agropaisaje, utilizando remanentes protegidos y no protegidos de bosque primario, bosque secundario y cultivos de cardamomo/cacao con sombra nativa. La distribución de *A. geoffroyi* estuvo asociada a serranías y bosques primarios. Los resultados muestran el valor de los agropaisajes heterogéneos e interconectados para la conservación de estos primates, pero también evidencian nuevas amenazas que deben ser mitigadas. Recientemente, la pérdida de hábitat ocasionada por megaproyectos de carreteras y palma africana ha disminuido la ocurrencia y distribución de *A. pigra*. Estos resultados poseen implicaciones regionales importantes que deben considerarse para proteger el hábitat y las poblaciones de primates en los agropaisajes del norte de Guatemala, donde dichos megaproyectos continúan expandiéndose aceleradamente sin regulaciones socio-ambientales apropiadas.

**Abstract**

**Conservation status of *Alouatta pigra* and *Ateles geoffroyi* in the Ancestral Rainforest Landscape, Guatemala**

From 2010 to 2014, populations of *Alouatta pigra* and *Ateles geoffroyi vellerosus* were studied as part of a monitoring program carried out in the northwest of Ancestral Rainforests Landscape in Alta Verapaz, Guatemala. *A. pigra* had a broader spatial distribution in agroecosystem, using protected and unprotected remnants of primary forest, secondary forest and cardamom/cocoa crops under native shade. The distribution of *A. geoffroyi* was associated to mountains and primary forests. Results show the value of heterogeneous and interconnected agroecosystems for the conservation of these primates, but also reveal new threats that must be mitigated. Recently, habitat loss caused by road and African palm megaprojects has reduced the occurrence and distribution of *A. pigra*. These results have important regional implications that must be considered to protect habitat and primate populations throughout the agroecosystems of northern Guatemala, where these megaprojects continue to expand rapidly without proper socio-environmental regulations.

**Palabras clave** Distribución, monitoreo, megaproyectos, ocurrencia.
**Key words** Distribution, monitoring, megaprojects, occurrence.

Rosales-Meda M & MS Hermes (2018) Estado de conservación de *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi* en el paisaje de los bosques lluviosos ancestrales, Guatemala. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 481-492.

# INTRODUCCIÓN

## Los primates en Guatemala

En Guatemala habitan tres especies de primates: *Alouatta pigra* (mono aullador negro / mono aullador maya), *Ateles geoffroyi vellerosus* (mono araña) y *Alouatta palliata palliata* (mono aullador de manto). Su distribución geográfica está asociada a los bosques lluviosos tropicales y semi-tropicales, bosques ribereños e inundables de las regiones norte y central del país (Estrada *et al.* 2006c; Rylands *et al.* 2006; Rosales-Meda *et al.* 2008). Dichas especies son clave para el mantenimiento de los ecosistemas tropicales porque desempeñan diversas funciones ecológicas importantes como depredadores de flora y dispersores de semillas que favorecen los procesos de regeneración natural, restauración del paisaje e incremento de la heterogeneidad espacial (Estrada *et al*. 2006a,b; Mittermeier *et al.* 2013).

Los primates se consideran indicadores de la calidad de hábitat y estado de conservación de los ecosistemas, debido a que guardan una estrecha relación con la cobertura boscosa y la complejidad estructural/florística del paisaje (Harvey *et al.* 2006; Mittermeier *et al.* 2013). También se ven afectados negativamente por la pérdida de bosque nativo, la disminución de la conectividad física del paisaje y el aumento del efecto de borde (Estrada *et al.* 2006b,c; Rosales-Meda *et al.* 2008; Linder 2013; Vijay *et al.* 2016). Algunas especies, como *A. geoffroyi,* son altamente sensibles a la fragmentación y pérdida de hábitat, son de las primeras especies en desaparecer localmente y disminuyen drásticamente su abundancia poblacional en paisajes muy perturbados y con alta presión de cacería y tráfico de especies (Hermes & Rosales-Meda 2011; Mittermeier *et al.* 2013). Los primeros datos poblacionales de primates reportados en el país corresponden a *A. pigra* y *A. geoffroyi* (Coelho *et al*. 1976). En 1995, Silva *et al.* realizaron el primer estudio de caracterización poblacional de los tres primates guatemaltecos. Desde entonces, la primatología en Guatemala se ha ido fortaleciendo pero los estudios aún son escasos. La mayoría de investigaciones han sido de corto plazo y se han realizado dentro de las áreas protegidas, principalmente en Parques Nacionales (Schlichte 1978; Horwich & Johnson 1986; Estrada *et al.* 2006c).

## La importancia de los agropaisajes en la conservación de los primates

La pérdida de hábitat, cacería y tráfico de especies constituyen las principales amenazas para la conservación de los primates, ya que han ocasionado serias disminuciones poblacionales y extinciones en el ámbito local y regional (Linder 2013; Mittermeier *et al.* 2013; Vijay *et al.* 2016). En términos generales, las iniciativas para evitar la pérdida de hábitat y de especies generalmente se han centrado en promover la investigación y protección en áreas protegidas, con énfasis en Parques Nacionales (Harvey *et al.* 2006; Vijay *et al.* 2016). Sin embargo, dichas iniciativas no han logrado el éxito deseado debido a que la mayoría de éstas áreas son pequeñas y aisladas entre sí, se encuentran relacionadas e influenciadas por el paisaje circundante y carecen de los recursos necesarios para funcionar apropiadamente (Linder 2013; Vijay *et al.* 2016). Por ello, los esfuerzos de conservación no deberían limitarse únicamente al ámbito de las áreas protegidas, ya que la mayoría son insuficientes para mantener la biodiversidad y sus procesos ecológicos en el largo plazo y en grandes regiones (Mandujano *et al.* 2006; Hermes 2008; Linder 2013).

Los agropaisajes son los escenarios cada vez más predominantes y están formados por áreas rurales utilizadas principalmente para actividades productivas humanas (agricultura, ganadería) donde también se encuentran inmersos remanentes de bosque nativo, zonas de regeneración natural y bosques manejados, entre otros (Estrada *et al.* 2006b; Mandujano *et al.* 2006). Algunos primates muestran una gran flexibilidad ecológica y de comportamiento en respuesta a los cambios ambientales (Reynolds *et al.* 2003; Estrada *et al.* 2005; Rosales-Meda 2008; Linder 2013). En Guatemala, estudios recientes evidencian que existen poblaciones importantes de primates en agropaisajes heterogéneos ubicados en territorios de comunidades indígenas y rurales del norte del país (Baumgarten & Williamson 2007; Rosales-Meda *et al.* 2008; Ponce *et al.* 2009; Hermes & Rosales-Meda 2011), pero su habilidad para sobrevivir y utilizar los hábitats disponibles en estos paisajes es aún poco conocida.

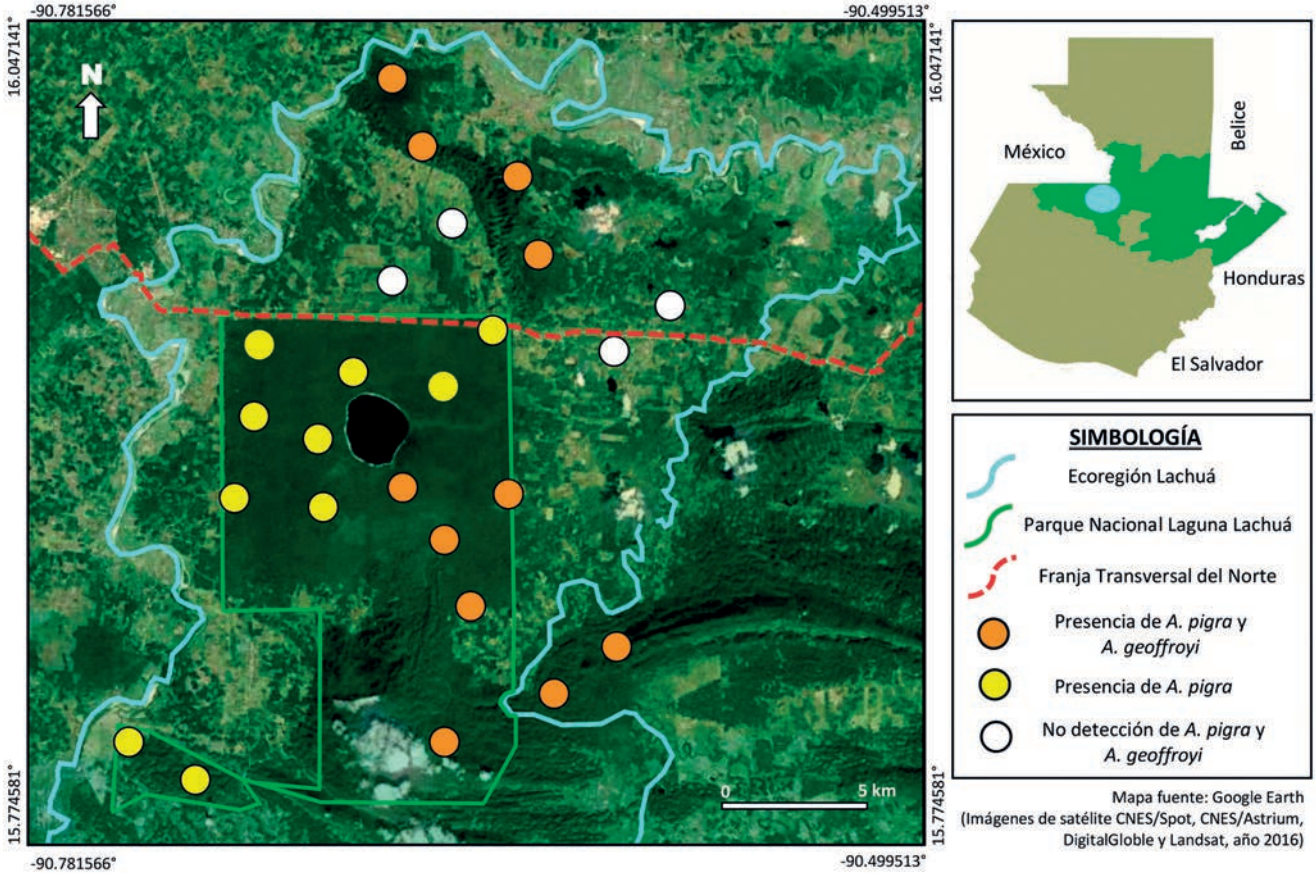


Figura 1. Ubicación geográfica del agropaisaje del humedal Ramsar Ecoregión Lachuá y distribución espacial de *A. pigra* y *A. geoffroyi* en los sitios de muestreo (año 2014) en el noroeste del Paisaje de los Bosques Lluviosos Ancestrales de Guatemala.

## El Paisaje de los Bosques Lluviosos Ancestrales

Entre estos agropaisajes, se destaca la región que denominamos *Paisaje de los Bosques Lluviosos Ancestrales* de Guatemala, conformado por bosques, serranías, humedales, agropaisajes y comunidades humanas de cuatro departamentos del país (norte de Quiché y Alta Verapaz, sur de Petén, Izabal) (Figura 1). El nombre de este paisaje se basa en dos aspectos fundamentales: (1) biogeográfico: esta región tuvo un papel determinante en el mantenimiento de la biodiversidad existente en nuestro país (Gerald & Leyden 2007); y (2) cultural-espiritual: maya-Q´eqchi´, los cerros y valles que conforman este paisaje tienen una representación elemental dentro de su cosmovisión actual e histórica (Haste & De Ceuster 2001) (Figura 2).

En el ámbito biogeográfico, este paisaje forma parte del «arco húmedo» o «selva tropical lluviosa» que comprende las regiones montañosas de sierra de Lacandón y el sureste mexicano, la sierra de Chamá, sierra Santa Cruz y el este de Honduras, donde la precipitación pluvial anual es mayor a los 2000 mm (Miranda 1978). Esta región es de suma importancia debido a que fue un refugio del Pleistoceno que luego permitió recolonizar las tierras bajas del Petén y la península de Yucatán (Gerald & Leyden 2007; Knapp & Davidse 2007). Su vegetación nativa se encuentra clasificada como selva alta perennifolia o selva alta/mediana siem-

Figura 2. Vista panorámica del agropaisaje del humedal Ramsar Ecoregión Lachuá en el Paisaje de los Bosques Lluviosos Ancestrales de Guatemala.

preverde cuyas especies arbóreas características son *Terminalia amazonia*, *Vochysia guatemalensis*, *Dialium guianense*, *Swietenia macrophylla* y *Brosimum alicastrum*, entre otras (Miranda 1978). También es una de las regiones más biodiversas del país y provee hábitat para muchas especies endémicas, amenazadas o en peligro de extinción que son prioritarias para la conservación en el ámbito regional y nacional (Rosales-Meda *et al*. 2010; Hermes & Rosales-Meda 2011). Estas selvas también son muy importantes porque están escasamente representadas en el Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas.

Desde 1980 en esta región han ocurrido asentamientos de población desarraigada víctima del conflicto armado interno guatemalteco, principalmente perteneciente a la etnia indígena maya-q´eqchi´. Actualmente, la mayoría de las comunidades humanas de la región basan su economía en la producción agrícola de subsistencia (principalmente maíz *-Zea maiz-* y frijol *-Phaseolus vulgaris)* y en el cultivo de cardamomo (*Elettaria cardamomum*) (INAB/UICN 2010). Dichas actividades son complementadas con la extracción de algunos productos maderables y no maderables del bosque (Rosales-Meda & Hermes 2010). El proceso de colonización en la región ha generado una situación social y económica heterogénea. No obstante, aún persisten elementos importantes en la representación y apropiación del espacio manifestado en las prácticas sociales, culturales y de articulación con la naturaleza (Wilson 1999; Haste & De Ceuster 2001; Rosales-Meda & Hermes 2010). La naturaleza es la base de la comovisión maya y juega un papel fundamental para guiar la vida individual y comunitaria. La concepción y forma de entender el mundo y lo divino está íntimamente relacionado al *Cerro-Valle (Tzuul Taq'a)*, que mora y es honrado en las serranías montañosas de este paisaje (Haste & De Ceuster 2001; Rosales-Meda & Hermes 2013) (Figura 2). Históricamente, la región también fue habitada por la antigua civilización maya y es común encontrar sitios arqueológicos, montículos y tiestos de su legado; así como apellidos familiares característicos del linaje ancestral maya en las comunidades (Dillon *et al.* 1988; Rosales Meda 2003; Van Akkeren 2012).

## Investigación de trayectoria con primates

Desde el año 2002 las autoras han realizado investigaciones ecológicas (caracterización poblacional, demografía, distribución, alimentación) y etnobiológicas de las poblaciones de *A. pigra* y *A. geoffroyi* en el humedal Ramsar Ecoregión Lachuá ubicado al noroeste del Paisaje de los Bosques Ancestrales (Rosales-Meda 2003; Rosales-Meda *et al*. 2008). La Ecoregión Lachuá posee una extensión aproximada de 53,720 ha y está conformada por el Parque Nacional Laguna Lachuá -PNLL- (14,301 ha), 49 comunidades indígenas y varias reservas comunitarias y privadas (INAB/UICN 2010; Figura 1).

En el 2009, las suscritas inician un «Programa de Monitoreo Ecológico Participativo de la Riqueza y Distribución Espacial del ensamble de Mamíferos Mayores Amenazados y en Peligro de Extinción» (≥ 1 kg) en la Ecoregión Lachuá, en el cual los primates han sido uno de los grupos estudiados (Hermes & Rosales-Meda 2011). El programa de monitoreo ha permitido recolectar información valiosa de largo plazo para guiar y fortalecer la conservación de primates local y regional, aunque este no posea un diseño de muestreo específico para este grupo. Desde el 2011, el Paisaje de los Bosques Lluviosos Ancestrales ha sufrido cambios dramáticos debido a la construcción de la mega carretera Franja Transversal del Norte -FTN- que atraviesa de este a oeste toda la región centro-norte del país (departamentos Huehuetenango, Quiché, Alta Verapaz e Izabal) para fortalecer la interconexión comercial regional con México, Honduras y el resto de Mesoamérica (Solano 2012; Rogers 2013). Como resultado, actualmente la Ecoregión Lachuá se encuentra en un estado muy vulnerable debido a fuertes presiones económicas y sociales asociadas a la FTN que están acelerando la pérdida de recursos naturales y biodiversidad del humedal (Quezada *et al.* 2014). Aspectos políticos y megaproyectos de desarrollo que promueven la siembra de extensos monocultivos de palma africana (*Elaeis guineensis*) para producción de biocombustibles y el establecimiento de grandes latifundios para ganadería extensiva están ejerciendo una fuerte demanda sobre los recursos naturales y amenazando la forma tradicional de vida de las comunidades locales (El Observador 2013; Solano 2015). Estos acelerados cambios también han traído consecuencias negativas para la supervivencia de muchas especies de fauna silvestre, incluyendo los primates (Hermes & Rosales-Meda 2011).

En el presente capítulo se comparte información sobre el estado poblacional de *A. pigra* y *A. geoffroyi* en el área de estudio del programa de monitoreo dirigido

por las autoras, analizando los cambios en sus tasas de ocurrencia y distribución espacial durante el periodo 2010 a 2014. También se brindan recomendaciones para asegurar la supervivencia de sus poblaciones en el corto y mediano plazo, esperando que fortalezcan los programas y estrategias de conservación, reforestación y mitigación ambiental impulsados en el ámbito regional y gubernamental.

## MÉTODOS

### Diseño de muestreo del Programa de Monitoreo

Se estableció realizando un reconocimiento en el bosque primario intervenido del PNLL y los principales remanentes boscosos de su área de influencia (≥ 300 ha). Dichos remanentes incluyen bosques ribereños, bosques secundarios jóvenes (altura de 7 a 13 m) y bosques secundarios con cultivos bajo sombra (cardamomo, cacao y café) ubicados en reservas naturales comunitarias y privadas. Los recorridos fueron georreferenciados y trasladados al programa ArcView GIS© v.3.3. Luego, se sobrepuso una rejilla digital de hexágonos (100 ha c/u) al polígono del PNLL y a cada remanente boscoso principal identificado. Se seleccionaron aleatoriamente 50 % de los hexágonos efectivos de muestreo considerando tres criterios de inclusión: (a) sitios no colindantes y separados, al menos, 750 m entre sí; (b) zonas no pantanosas, y (c) zonas con capacidad para retener huellas y otros rastros. En cada unidad muestreal (n=25 hexágonos en total), se habilitó un transecto de 1000 m con cinco estaciones de observación (c/200 m).

### Entrenamiento de investigadores locales

Doce guardarecursos y cinco habitantes locales han sido involucrados como investigadores de campo. Mediante talleres teórico-prácticos, los investigadores locales han sido entrenados y retroalimentados periódicamente en técnicas básicas de detección, identificación, muestreo y registro de mamíferos mayores prioritarios necesarios para estandarizar sus conocimientos y habilidades para desarrollar de forma apropiada los muestreos. También practican el uso de los binoculares para la identificación y descripción de aspectos generales de individuos/tropas de primates y otros mamíferos arborícolas. Se realizan evaluaciones teórico-prácticas sobre la detección e identificación de las especies en estudio para asegurar la confiabilidad de los registros.

### Muestreos

Los muestreos fueron realizados durante los meses de febrero a septiembre durante el periodo 2010 al 2014. Se realizó un muestreo por mes de manera simultánea en cada transecto para buscar y registrar evidencias directas (avistamientos) e indirectas (huellas y otros rastros) de mamíferos mayores prioritarios. Para maximizar los avistamientos directos, se realizó una parada de 10 minutos en cada estación de observación para buscar y registrar mamíferos arborícolas y terrestres. Los individuos y rastros detectados fueron identificados en el campo utilizando guías ilustradas de mamíferos mayores (Aranda 2000; Hermes & Rosales-Meda 2008). Para cada registro de primates, los investigadores anotaron en las boletas respectivas el nombre de la especie observada, total de individuos, edad y sexo, tipo de cobertura vegetal donde se detectó y datos generales sobre aspectos físicos, alimentación y comportamiento, entre otros.

### Análisis de datos

Para ambos primates, se utilizó estadística descriptiva para analizar aspectos generales sobre el total medio de individuos registrados por año ($X_{total}$ = media del total de individuos observados por mes), el tamaño de los grupos y su *ocurrencia* por tipo de cobertura vegetal. Para *A. pigra*, se comparó el total de individuos observados por mes entre años de monitoreo, utilizando la prueba de Kruskal-Wallis (H). En el presente estudio, se denominan «ocurrencias» a los avistamientos directos de individuos solitarios, grupos y subgrupos de cada especie en las unidades muestreales. Se estimaron tasas de ocurrencia ($\sum$) como sustitutos de índices de abundancia relativa y distribución espacial a partir de los datos de detección/no-detección de ambos primates en los sitios de muestreo en la Ecoregión Lachuá. Se utilizó el programa MARK© v. 8.0 para estimar «$\sum$» de cada especie en el área de estudio considerando la probabilidad

de detección (p) mediante el modelo propuesto por MacKenzie *et al.* (2002). Los parámetros «∑» y «p» fueron estimados utilizando dos modelos: a) nulo= homogeneidad de «p» entre ocasiones de muestreo y b) heterogeneidad= «p» diferente entre ocasiones de muestreo. Se empleó el Criterio de Información de Akaike (CIA) corregido para tamaños de muestra reducidos ($CIA_c$) para seleccionar los mejores modelos (Burnham & Anderson 2004). Dichas estimaciones se realizaron para los siguientes periodos de muestreo de cada año (2010 a 2014): cuatrimestre 1 (febrero-mayo), cuatrimestre 2 (junio-septiembre) y anual (febrero-septiembre).

## RESULTADOS

### Total de individuos registrados y tamaño de grupos

Se registró un total medio por año de 232 a 311 individuos de *A. pigra* en la Ecoregión Lachuá durante el periodo 2010 a 2014 (Tabla 1). El tamaño medio de sus tropas fue de 5,4 (± 1,97), con rango de 2 a 9 individuos. El total medio de individuos registrados por año disminuyó considerablemente en el 2012 ($X_{2012}$= 256 ± 3,79) con respecto a los dos años previos de muestreo ($X_{2010}$= 298 ± 7,16; $X_{2011}$= 311 ± 9,02). El total de individuos observados por mes mostró diferencias significativas entre estos periodos de muestreo (H=18,121, gl=2, p=0,001), lo cual refleja la disminución ocurrida en los registros de individuos entre el 2010 y 2012. En el 2014, el total medio de individuos aumentó ligeramente ($X_{2014}$= 247 ± 8,98) en comparación con el 2013 ($X_{2013}$= 232 ± 8,41). Por el contrario, el total medio de individuos registrados de *A. geoffroyi* se mantuvo relativamente estable durante los cinco años de muestreo, con un rango de 114 a 129 individuos (± 8,53 y 7,27 respectivamente) registrados por año (Tabla 1). El tamaño de las unidades sociales observadas de esta especie fue variable, con un rango de 2 a 10 individuos.

### Tasas de ocurrencia y distribución espacial

Del 2010 al 2014, se registraron un total de 2871 ocurrencias de *A. pigra* y *A. geoffroyi* (n= 2,168 y n=703, respectivamente). Se observaron más ocurrencias de mono aullador negro en los remanentes boscosos del área de influencia (59 %) que en el PNLL (41 %). El tipo de cobertura vegetal donde se registraron más ocurrencias de esta especie fue en los bosques primarios intervenidos y

Tabla 1. Total medio de individuos registrados y tasa de ocurrencia estimada a partir de los mejores modelos seleccionados para *A. pigra* y *A. geoffroyi* en la Ecoregión Lachuá, Guatemala, periodo 2010 al 2014.

| Especie | Año | $X_{total}$ [a] | DE [b] | Periodo de muestreo | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Cuatrimestre 1 [c] | | Cuatrimestre 2 [d] | | Anual [e] | |
| | | | | ∑ [f] | p [g] | ∑ [f] | p [g] | ∑ [f] | p [g] |
| *Alouatta pigra* | 2010 | 298 | ± 7,16 | 1,00 | 0,73 | 1,00 | 0,71 | 1,00 | 0,84 |
| | 2011 | 311 | ± 9,02 | 1,00 | 0,69 | 1,00 | 0,76 | 1,00 | 0,87 |
| | 2012 | 256 | ± 7,79 | 0,90 | 0,74 | 0,88 | 0,65 | 0,92 | 0,82 |
| | 2013 | 232 | ± 8,41 | 0,85 | 0,71 | 0,84 | 0,73 | 0,87 | 0,86 |
| | 2014 | 247 | ± 8,98 | 0,84 | 0,66 | 0,82 | 0,69 | 0,85 | 0,79 |
| *Ateles geoffroyi* | 2010 | 114 | ± 8,53 | 0,39 | 0,56 | 0,37 | 0,52 | 0,41 | 0,66 |
| | 2011 | 129 | ± 7,27 | 0,41 | 0,58 | 0,40 | 0,56 | 0,43 | 0.63 |
| | 2012 | 123 | ± 7,86 | 0,35 | 0,51 | 0,38 | 0,53 | 0,40 | 0,64 |
| | 2013 | 127 | ± 8,09 | 0,43 | 0,57 | 0,41 | 0,59 | 0,44 | 0,71 |
| | 2014 | 124 | ± 6,71 | 0,40 | 0,59 | 0,36 | 0,52 | 0,41 | 0,69 |

[a] $X_{total}$ = total medio de individuos detectados por año. [b] DE = desviación estándar del total medio de individuos detectados por año.
[c] Cuatrimestre 1 = periodo comprendido de febrero a mayo. [d] Cuatrimestre 2 = periodo comprendido de junio a septiembre.
[e] Anual = periodo comprendido de febrero a septiembre. [f] ∑ = tasa ocurrencia estimada. [g] p = probabilidad de detección general.

Figura 3. Machos adultos de *Alouatta pigra* (izquierda) y *Ateles geoffroyi vellerosus* (derecha) monitoreados en remanentes boscosos y serranías del agropaisaje de estudio.

ribereños (61 %), seguido de los bosques secundarios con cardamomo (21 %) y con cacao (12 %) (Figura 3). Por el contrario, se registró similar cantidad de ocurrencias de mono araña en el PNLL (53 %) y el área de influencia (47 %). Las ocurrencias de esta especie fueron observadas principalmente en bosques primarios intervenidos y ribereños (87 %) y más escasamente en los bosques secundarios con cardamomo (13 %) (Figura 3).

El modelo de homogeneidad de «p» entre ocasiones de muestreo fue el seleccionado como más apropiado para estimar las ∑ de ambos primates. En términos generales, el mono aullador negro estuvo presente en una mayor proporción del paisaje, ya que su ocurrencia fue estimada con precisión en más del 85 % de las unidades muestreales (∑ ≥ 0,85) durante la mayoría de periodos de muestreo (Tabla 1). Esta especie presentó una mayor extensión y continuidad en su distribución espacial (n ≥ 21 sitios de muestreo) abarcando todo el gradiente ecológico sur-norte del paisaje del área de estudio (Figura 1). Por el contrario, el mono araña mostró una distribución espacial más restringida en la Ecoregión Lachuá (∑ ≤ 0.44; n ≤ 11 sitios de muestreo) (Tabla 1). Dicha especie se encuentra distribuida en las serranías y sitios boscosos muy cercanos a las mismas en la zona sur, sureste y norte del paisaje (Figura 1).

Durante el 2010 y 2011, se registraron las tasas de ocurrencia más altas para *A. pigra* ($\sum_{2010\ y\ 2011}$ = 1,00) y se mantuvieron estables durante ambos años. A partir de 2012, los valores de ocurrencia mostraron fluctuaciones entre periodos de muestreo y una tendencia a disminuir a través del tiempo ($\sum_{2012}$ = 0,92; $\sum_{2014}$ = 0,85), evidenciando una disminución considerable del 15 % en su distribución espacial en el paisaje en un periodo de tres años. Por el contrario, las tasas de ocurrencia de *A. geoffroyi* fueron similares entre periodos de muestreo, lo cual sugiere que su distribución espacial en el paisaje se ha mantenido relativamente estable a lo largo de cinco años (Tabla 1).

## DISCUSIÓN

### Ocurrencia y distribución espacial de los primates en el agropaisaje de estudio

Los resultados obtenidos evidencian que los agropaisajes con áreas protegidas relativamente pequeñas inmersas en matrices con predominancia agrícola, pero que mantienen remanentes boscosos fuente y de cobertura arbórea nativa con alto grado de conectividad son valiosos para conservar a los primates a través del tiempo. En nuestra área de estudio, estas características de la composición y configuración del paisaje probablemente han contribuido a la supervivencia de las poblaciones de *A. pigra* y *A. geoffroyi*, a pesar de la fuerte pérdida y fragmentación del hábitat que ha

ocurrido durante más de 40 años por los procesos de colonización humana. Del 2010 a 2014, la mayoría de los individuos de ambos primates observados presentaron buena complexión física, pelaje saludable y ausencia aparente de lesiones corporales, con excepción de algunos con heridas causadas por «colmoyotes» (*Dermatobia hominis*). La mayoría se observaron agrupados en tropas/unidades sociales y se registraron pocos individuos solitarios (< 2 %). El tamaño medio de las tropas de *A. pigra* y los subgrupos de *A. geoffroyi*, así como el rango de individuos registrado por unidad social, se encuentran dentro de los parámetros reportados previamente para ambas especies en áreas protegidas y otros agropaisajes de México y Guatemala (Estrada *et al.* 2006b,c; Mandujano *et al.* 2006; Rosales-Meda *et al.* 2008; Mittermeier *et al.* 2013). También se observaron eventos de reproducción y crías de ambos primates durante la mayor parte del año (noviembre – agosto) dentro del área protegida y en los remanentes boscosos del área de influencia. Estos resultados evidencian parcialmente el grado de resiliencia y la capacidad de adaptación que pueden tener dichas especies ante cambios en la vegetación, prácticas agroforestales y ciertas perturbaciones humanas en este tipo de agropaisajes heterogéneos.

Se ha reportado que la abundancia relativa y distribución espacial de los primates es en gran medida un reflejo de la distribución y cantidad del hábitat disponible (Estrada *et al.* 2006b,c; Rylands *et al.* 2006; Linder 2013; Carretero-Pinzón *et al.* 2016). La alta cantidad de ocurrencias de mono aullador negro y mono araña registradas fuera del área protegida haciendo diferente uso de los tipos de cobertura vegetal arbórea interconectados existentes en el área de influencia muestran su relevancia como hábitats que les proveen recursos principales o complementarios necesarios para su supervivencia y reproducción en el paisaje. De esta manera, los remanentes de bosque primario intervenido, bosques ribereños y bosques secundarios con cardamomo albergan una gran cantidad de árboles de ramón (*Brosimum alicastrum*), tamarindo de montaña (*Dialium guianense*) y varias especies de amate (*Ficus* spp.), que constituyen importantes fuentes de alimento para ambas especies en el área de estudio (Rosales-Meda & Hermes 2011). Durante los muestreos se observó una mayor abundancia de *A. pigra* y *A. geoffroyi* en sitios con más árboles de ramón, los cuales a su vez están asociados a sitios arqueológicos. El ramón fue uno de los árboles más importantes para los antiguos mayas debido a sus múltiples beneficios ya que era utilizado como alimento para humanos (sustituto del maíz para la mayoría de la población), para animales y para uso medicinal; elaboración de artesanías y construcción, entre otros; por lo que era sembrado en los sitios que habitaban (Puleston 1982; Dillon *et al.* 1988).

Estos primates también fueron observados utilizando remanentes de bosque secundario con cultivos de cardamomo (*A. pigra* también en cacaotales y cafetales), los cuales poseen árboles nativos altos que proveen sombra a dichos cultivos (Figura 3). En ellos, los monos aulladores cosechan hojas y frutos de los árboles nativos, mientras que los monos araña forrajean y se alimentan de sus frutos y flores principalmente (Rosales-Meda & Hermes datos no publicados). Los primates no dañan ni se alimentan de los cultivos que son importantes en términos económicos para las comunidades locales. Por el contrario, representan un beneficio para estos cultivos porque ayudan a incrementar la productividad primaria del ecosistema antropogénico (acelerando el flujo de nutrientes y la conversión de materia/energía) y favorecen la dispersión de semillas de árboles nativos a sitios menos competitivos para su establecimiento (Rosales-Meda *et al.* 2008). Esto incrementa la siembra de especies arbóreas que pueden ser manejadas por los habitantes locales para fortalecer su productividad agrícola-forestal, lo cual a su vez contribuye a la conservación de los primates en paisaje.

Pocas ocurrencias fueron registradas en remanentes de bosque secundario joven. En ellos, se observó individuos de *A. pigra* alimentándose principalmente de guarumo (*Cecropia peltata*), un árbol característico de los guamiles y áreas de borde. Estudios han reportado que en vegetación con crecimiento secundario existe una mayor tendencia de que las plantas contengan ácido oxálico y otras sustancias venenosas (taninos, resinas, saponinas, aceites sulfurosos, toxoalbúminas) que son peligrosos para los primates (Sorensen & Fedigan 2000). Sin embargo, bajo circunstancias de estrés ambiental los monos aulladores pueden verse forzados a incluir en su dieta especies que no satisfacen sus requerimientos nutricionales (Rosales-Meda 2003). Esto pudo verse reflejado en la complexión corporal aparentemente más pequeña que presentaron los individuos observados en este tipo de cobertura vegetal.

## Amenazas en el agropaisaje y la disminución poblacional

Recientemente, el Paisaje de los Bosques Lluviosos Ancestrales ha sido afectado por presiones económicas relacionadas con megaproyectos que amenazan su integridad ecológica y la supervivencia de las poblaciones de fauna silvestre existentes, tal como ha sido reportado en distintas regiones del mundo (Fitzherbert *et al.* 2008; Linder 2013; Rosales-Meda & Hermes 2013; Vijay *et al.* 2016). Como evidencia de esto, los resultados del monitoreo han sido clave para mostrar el impacto negativo que la construcción de la mega-carretera FTN y la pérdida de hábitat asociada la misma ha ocasionado sobre la abundancia relativa y distribución espacial de *A. pigra* en el área de estudio desde el 2012. Durante el periodo 2010 y 2011, el total medio de individuos y los estimados de **∑ por año** del mono aullador negro se mantuvieron estables. Dicha especie estaba ampliamente distribuida en todas las unidades muestreales y abarcaba todo el gradiente ecológico norte-sur del paisaje del área de estudio. Sin embargo, en el 2012 y 2013 notamos una disminución considerable en los valores de estos parámetros con respecto a los años previos, mostrando una reducción del 25 % en el total medio de individuos observados en dos años ($X_{2011}$ = 311 *vs.* $X_{2013}$ = 232). Los estimados de $\sum_{2011}$ y $\sum_{2013}$ (1,00 *vs.* 0,87) muestran que ocurrió una disminución de, al menos, 13 % en la distribución espacial del mono aullador durante este periodo. Esta disminución observada coincidió con el proceso de asfalto de la FTN en donde incrementó considerablemente la compra de tierras comunitarias y la consecuente tala de bosques para la siembra de monocultivos de palma africana y pastos para ganadería. Esto provocó la pérdida de hábitat de los monos aulladores en remanentes de bosque primario intervenido, bosque ribereño y bosque secundario joven a lo largo de la FTN que atraviesa de este a oeste la parte centro-norte del humedal Ramsar Ecoregión Lachuá. Los habitantes locales maya-q´eqchi´ tienen una percepción favorable sobre los primates y no los cazan (Rosales-Meda 2003; Rosales-Meda & Hermes datos no publicados), por lo cual es probable que haya ocurrido migración o muerte de individuos de *A. pigra* a causa de la rápida pérdida de hábitat y transformación de los remanentes de cobertura arbórea nativa a plantaciones de palma africana y pastizales.

Para contrarrestar estos cambios drásticos, reforzamos nuestros programas de educación ambiental y manejo comunitario de fauna silvestre con autoridades, líderes y habitantes de las comunidades maya-q´eqchi´ de nuestra área de estudio y regiones vecinas (Rosales-Meda & Hermes 2013; Rosales-Meda & Hermes *en prep.*). Este proceso educativo y aplicado de largo plazo ha permitido concienciar a los habitantes locales sobre el valor e importancia de la naturaleza y sus tierras de manera integral, establecer acuerdos comunitarios para proteger la fauna silvestre y su hábitat, reducir la venta de tierras y detener la siembra de palma africana en más de 50 comunidades locales, lo cual ha beneficiado a la conservación de los primates y otras especies amenazadas en el área de estudio.

Para *A. geoffroyi* el total medio de individuos y los estimados de **∑ por año** se mantuvieron relativamente estables durante los cinco años de muestreo y hasta la fecha no han sido afectados significativamente por estos cambios en el paisaje. A diferencia de *A. pigra*, la distribución espacial de esta especie en el paisaje es más reducida y se encuentra estrechamente asociada a las serranías de bosque primario intervenido, los bosques ribereños y bosques secundarios altos con cultivos de cardamomo aledaños a los cerros en el norte del área de influencia y sur del área protegida (Figura 1 y 3). Su distribución asociada a estos remanentes boscosos protegidos de difícil acceso y alejados de la FTN ha permitido del mono araña en el agropaisaje y favorecido que estos cambios no hayan tenido una influencia negativa directa en su población. Sin embargo, su patrón de distribución espacial es restringido y actualmente existen dos subpoblaciones que carecen de interconexión. Esto se debe a la escasa presencia de tropas de mono araña en la zona norte del PNLL y la disminución del hábitat disponible y la conectividad entre el área protegida y los remanentes boscosos del área de influencia a causa de la FTN y perturbaciones asociadas. El mono araña se considera una especie indicadora de áreas boscosas en mejor estado de conservación debido a sus requerimientos de hábitat y alimentación frugívora (Mittermeier *et al.* 2013). Es muy sensible a la pérdida, calidad y disponibilidad del hábitat y se ha reportado que es uno de los primeros mamíferos mayores que se extinguen en agropaisajes y áreas protegidas que han sufrido fuerte perturbación humana (Daily *et al.* 2003; Mittermeier *et al.* 2013). Por ello, las serranías y remanentes boscosos donde está distribuido y se reproduce el mono araña deben consider-

arse probables hábitat fuente de alta prioridad para la conservación en este tipo de agropaisajes.

Los estudios ecológicos que hemos realizado con primates desde el año 2002 (Rosales-Meda 2003; Rosales-Meda *et al.* 2008) muestran que estas especies se habían mantenido relativamente estables por más de 10 años, coexistiendo con las comunidades locales y utilizando los tipos de cobertura arbórea/usos agroforestales que estas le han dado tradicionalmente al paisaje. Las tendencias registradas a partir del 2012 merecen especial atención, mostrando que la abundancia y distribución de los primates está siendo afectada por los megaproyectos que ocasionan cambios rápidos y pérdida severa de la cobertura arbórea nativa y de la conectividad del paisaje en muy poco tiempo. Para asegurar la supervivencia y conservación de ambos primates en el corto, mediano y largo plazo en el área de estudio, recomendamos: impulsar programas regionales que regulen y mitiguen los efectos negativos de la pérdida de hábitat ocasionada por estos megaproyectos; restaurar y enriquecer el hábitat disponible con especies arbóreas nativas que les provean alimento; y mejorar la conectividad física en sitios estratégicos a escala de paisaje y biogeográfica para favorecer la migración y recolonización de los primates en todo el agropaisaje. La continuidad de los programas participativos de monitoreo, sensibilización ambiental y manejo comunitario de la biodiversidad también es fundamental, ya que la mayor parte de tierras existentes pertenecen y son administradas por las comunidades locales. Estos programas brindan una plataforma articulada para que las estrategias y esfuerzos de conservación futuros se planifiquen, consensúen y desarrollen conjuntamente con los habitantes locales para asegurar su viabilidad y éxito. Esto permitirá mantener y mejorar la integridad ecológica de la Ecoregión Lachuá como parte del Paisaje de los Bosques Lluviosos Ancestrales, región prioritaria para la conservación en Guatemala.

## Consideraciones especiales

Los resultados del monitoreo son importantes por tratarse del único estudio de trayectoria realizado con primates en el agropaisaje que alberga los remanentes de selvas lluviosas de tierras bajas más grande de Guatemala. Como estudio de caso, los resultados recabados tienen implicaciones importantes porque ponen en evidencia nuevas amenazas de escala macro que probablemente están afectando a las poblaciones de primates y su hábitat en las zonas centro-norte del país donde se concentran los paisajes prioritarios para la conservación en Guatemala. En estos agropaisajes, los megaproyectos de redes viales, ganadería extensiva, caña de azúcar y palma africana continúan incentivándose y expandiéndose aceleradamente como alternativas de desarrollo comercial en el marco del Plan Mesoamérica con escasas regulaciones socio-ambientales (ActionAid 2010; El Observador 2013; Rogers 2013; Solano 2012, 2015). Los efectos negativos que los monocultivos extensivos de palma africana representan para los grandes primates han sido ampliamente documentados en África, Asia e Indonesia donde la pérdida y fragmentación de su hábitat han llevado a muchas poblaciones al borde de la extinción (Fitzherbert *et al.* 2008; Linder 2013). En Centroamérica y el sur de México el impacto del monocultivo de palma africana sobre la biodiversidad ha sido poco estudiado, pero consideramos que merece atención urgente analizando que se registra y proyecta un alto crecimiento de este agronegocio durante los próximos 5 a 10 años (Vijay *et al.* 2016). En el futuro cercano, estas amenazas emergentes de escala macroeconómica y política representarán grandes retos para la conservación de los primates y su hábitat en Mesoamérica. Por ello, deben ser consideradas e integradas en las agendas nacionales y regionales de conservación y desarrollo, incorporando los criterios y enfoques teórico-prácticos aportados por la Ecología del Paisaje para el monitoreo, manejo, restauración y mitigación ambiental en agropaisajes prioritarios que salvaguardan las escasas y fragmentadas selvas lluviosas de Mesoamericana.


### AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecemos a nuestros socios y cooperantes *U.S. Fish and Wildlife Service*, *Whitley Fund for Nature*, *Cleveland Metroparks Zoo*, *Conservation, Food & Health Foundation* e *Idea Wild* por el apoyo de largo plazo brindado para el desarrollo y fortalecimiento del Programa de Monitoreo Ecológico Participativo de la Riqueza y Distribución Espacial del ensamble de Mamíferos Mayores Amenazados y en Peligro de Extinción; a la administración y guardarrecursos del Parque Nacional Laguna Lachuá por el apoyo político, técnico y logístico brindado para realizar conjuntamente este proceso de investigación; a los habitantes locales que participaron con entusiasmo y dedicación como investigadores de campo; y a las comunidades maya-q´eqchi´ y

sus autoridades por apoyar y promover los procesos de conservación y manejo de fauna silvestre impulsados para el bienestar de presente y futuro de sus regiones.

## BIBLIOGRAFÍA


ActionAid (2010) *El mercado de los agrocombustibles: Destino de la producción de caña de azúcar y palma africana de Guatemala*. Editorial Serviprensa. Guatemala. 72 pp.

Aranda M (2000) *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México*. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, México. 212 pp.

Baumgarten A_& G Williamson (2007) The distributions of howling monkeys (*Alouatta pigra* and *A. palliata*) in southeastern Mexico and Central America. *Primates*. 48(4):310-5.

Burnham K & D Anderson (2004) Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33(2):261-304.

Carretero-Pinzón X, Defler T, McAlpine C & J Rhodes (2016) What do we know about the effect of patch size on primate species across life history traits? *Biodiversity and Conservation* 25:37-66.

Coelho Jr, Bramblett C, Quick L & S Bramblett (1976) Resource availability and population density in primates: a socio-bioenergetic analysis of the energy budgets of Guatemalan howler and spider monkeys. *Primates* 17(1):63-80.

Daily G, Ceballos G, Pacheco J, Suzán G & A Sánchez-Azofeifa (2003) Countryside biogeography of neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology* 17(6):1814-1826.

Dillon B, Pope K & M Love (1988) An ancient extractive industry: Maya salt-making at Salinas de los Nueve Cerros, Guatemala. *Journal of New World Archaeology* 7 (2/3):37-58.

El Observador (2013) *Palma africana enraizándose en las tierras de Ixcán*. Enfoque: Análisis de Situación. Año 5, No. 30. Guatemala. 24 pp.

Estrada A, Harvey C, Sáenz J, Muñoz D, Naranjo E & M Rosales-Meda (2005) Valor de algunas prácticas agrícolas para la conservación de poblaciones de primates en paisajes fragmentados en Mesoamérica. *Universidad y Ciencia* No. especial II: 85-94.

Estrada A, Garber P, Pavelka M & L Luecke (2006a) Overview of the Mesoamerican Primate Fauna, Primate Studies, and Conservation Concerns. En: Estrada A, Garber P, Pavelka M & L Luecke (eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation*. Kluwer/Springer Press. USA. Pp. 1-22.

Estrada A, Harvey C, Sáenz J, Muñoz D & M Rosales-Meda (2006b). Primates in agroecosystems: conservation value of some agricultural practices in Mesoamerican Landscape. En: Estrada A, Garber P, Pavelka M & L Luecke (eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation*. Kluwer/Springer Press. USA. Pp. 437-470.

Estrada A, Van Belle S, Luecke L & M Rosales-Meda (2006c) Primate Populations in the Protected Forest of Maya Archaeological Sites in Southern Mexico and Guatemala. En: Estrada A, Garber P, Pavelka M & L Luecke (eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation*. Kluwer/Springer Press. USA. Pp. 471-488.

Fitzherbert E, Struebig M, Morel A, Danielsen F, Brühl C, Donald P & B Phalan (2008) How will oil palm expansion affect biodiversity? *Trends in Ecology & Evolution* 23(10):538-545.

Gerald I & Leyden B (2007) La vegetación en Guatemala durante el Pleistoceno Terminal y Holoceno. En: Cano E (ed.) *Biodiversidad de Guatemala. Volumen I*. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala. Pp. 15-24.

Harvey C, González J & E Somarriba (2006) Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* 15:555-585.

Haste I & P De Ceuster (2001) *Cosmovisión y Espiritualidad en la Agricultura Q´eqchí´*. Textos Ak´utan No. 18. Centro Bartolomé de las Casas, Alta Verapaz, Guatemala. 120 pp.

Hermes MS (2008) *Influencia de la composición y configuración espacial del paisaje sobre la riqueza de mamíferos mayores en Esparza y Montes de Oro, Costa Rica*. Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. ICOMVIS, Universidad Nacional. Costa Rica. 128 pp.

Hermes, MS & M Rosales-Meda (2008) Guía ilustrada bilingüe de los mamíferos medianos y grandes del Parque Nacional Laguna Lachuá. Guatemala. 4 pp.

Hermes MS & M Rosales-Meda (2011) *Monitoreo Ecológico Participativo de la Riqueza y Distribución Espacial de Mamíferos Amenazados y en Peligro de Extinción en el Parque Nacional Laguna Lachuá y Remanentes Boscosos de su Área de Influencia, Alta Verapaz*. Informe técnico. USAC-PUIRNA. Guatemala. 66 pp.

Horwich R & E Johnson (1986) Geographical distribution of the black howler (*Alouatta pigra*) in Central America. *Primates* 27(1):53-62.

INAB/UICN (2010) *Plan de ordenamiento territorial de la Ecoregión Lachuá*. 1.ª edición. Documento técnico. Guatemala. 103 pp.

Knapp S & G Davidse (2007) Flora of Guatemala Revisited. En: Cano E (ed.) *Biodiversidad de Guatemala. Volumen I*. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala. Pp. 25-48.

Linder JM (2013) African Primate Diversity Threatened by "New Wave" of Industrial Oil Palm Expansion. *African Primates* 8:25-38.

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

Mandujano S, Escobedo-Morales L, Palacios Silva R, Arroyo Rodríguez V & E Rodríguez-Toledo (2006) A Metapopulation approach to conserving the howler monkey in a highly fragmented landscape in Los Tuxtlas, México. In: Estrada A, Garber P, Pavelka M & L Luecke (Eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation*. Kluwer/Springer Press. USA. Pp. 513-538.

Miranda F (1978) *Vegetación de la península Yucateca*. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 270 pp.

Mittermeier R, Rylands A & D Wilson (eds.) (2013) *Handbook of the Mammals of the World. Vol 3. Primates*. Lynx. Ediciones. Barcelona, España. 95 pp.

Ponce G, Montenegro J, Cortes-Ortíz L, Canales D, Rodas A, Romanos M, García F, Hermida J, Dias P, García R, Moreira J, Mérida M, Balas R, Martínez F & A Morales (2009) *Translocation of endangered howler monkeys (*Alouatta *pigra) in the south of Petén, Guatemala*. Report to Primate Conservation Inc. Documento técnico. 19 pp.

Puleston D (1982) The role of ramón in Maya subsistence. En: Flannery K (ed.) *Maya Subsistence. Studies in Memory of Dennis E. Puleston*. Academic Press INC. USA. Pp. 353-366.

Quezada M, Arroyo-Rodríguez V, Pérez-Silva E & T Aide (2014) Land cover changes in the Lachuá region, Guatemala: patterns, proximate causes and underlying driving forces over the last 50 years. *Regional Environmental Change* 14:1139-1149.

Reynolds V, Wallis J & R Kyamanywa (2003) Fragments, sugar, and chimpanzees in Masindi District, Western Uganda. En: Marsh L (ed.) *Primates in Fragments. Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. USA. Pp. 309-320.

Rosales-Meda M (2003) *Abundancia, distribución y composición de tropas del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en diferentes remanentes de bosque de la Ecoregión Lachuá, Alta Verapaz*. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de San Carlos. Guatemala. 101 pp.

Rosales-Meda M (2008) *Uso de tipos de cobertura vegetal por tropas del mono aullador (*Alouatta palliata*) y carablanca (*Cebus capucinus*) y conocimiento local de habitantes con respecto a estos primates en un agropaisaje del Pacífico Central, Costa Rica*. Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. ICOMVIS, Universidad Nacional. Costa Rica. 155 pp.

Rosales-Meda M & MS Hermes (2010) Capítulo 12: Avances en la validación de una normativa cinegética comunitaria en localidades Maya-Q´eqchi´ aledañas al Parque Nacional Laguna Lachuá, Guatemala. En: Guerra-Roa M, Calmé S, Gallina S & E Naranjo (eds.) *Uso y manejo de fauna silvestre en el norte de Mesoamérica*. México. Pp. 351-380.

Rosales-Meda M & MS Hermes (2013) Rax Nawom: La Naturaleza Sagrada a través de la Educación Popular Ambiental en Guatemala. En: Hernández B & R de la Rosa. (comp.) *Un tejido de muchos puntos: compilación sobre educación popular ambiental*. Editorial Caminos. La Habana, Cuba. Pp. 187-202.

Rosales-Meda M, Estrada A & J López (2008) Demographic survey of black howler (*Alouatta pigra*) population in the Lachuá Eco-región, Alta Verapaz, Guatemala. *American Journal of Primatology* 70:231-237.

Rosales-Meda M, Hermes MS & J Morales (2010) Capítulo 1: Caracterización de la cacería de subsistencia en comunidades maya-q´eqchi´ del área de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Guatemala. En: Guerra-Roa M, Calmé S, Gallina S & E Naranjo (eds.) *Uso y manejo de Fauna Silvestre en el norte de Mesoamérica*. *México*. Pp. 25-52.

Rylands A, Groves C, Mittermeier R, Cortez-Ortiz L & J Hines (2006) Taxonomy and Distribution of Mesoamerican Primates. En: Estrada A, Garber P, Pavelka M & L Luecke (eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation*. Kluwer/ Springer Press. USA. Pp. 29-80

Rogers O (2013) *Abriendo brechas: El proyecto vial de la Franja Transversal del Norte, desarrollo y territorio en Huehuetenango*. CEDFOG. Guatemala. 205 pp.

Schlichte J (1978) A preliminary report on the habitat utilization of a group of howler monkeys (*Alouatta villosa pigra*) in the National Park of Tikal, Guatemala. En: Montgomery G (ed.) *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., USA. Pp. 551-559.

Silva G, Motta J & A Sánchez (1995) The primates of Guatemala: distribution and status. *NYZS. The Wildlife Conservation Society*. Documento técnico. Guatemala. 93 pp.

Solano L (2012) *Contextualización histórica de la Franja Transversal del Norte*. CEDFOG. Guatemala. 83 pp.

Solano L (2015) *Palma africana y empresas se expanden aceleradamente a lo largo de la FTN*. Enfoque: Análisis de Situación. Año 7, No. 36. Guatemala. 23 pp.

Sorensen T & L Fedigan (2000) Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. *Biological Conservation* 92:227-240.

Van Akkeren R (2012) *Xib´alb´a y el Nacimiento del Nuevo Sol Una Visión Posclásica del Colapso Maya*. Editorial Piedra Santa. Guatemala. 252 pp.

Vijay V, Pimm S, Jenkins C & S Smith (2016) The Impacts of Oil Palm on Recent Deforestation and Biodiversity Loss. *PLoS ONE* 11(7): e0159668. doi:10.1371/journal.pone.0159668

Wilson R (1999) *Resurgimiento Maya en Guatemala (Experiencias Q´eqchi'es)*. Editorial Magna Terra. CIRMA/PMS. Guatemala. 111 pp.

# From Overprotection of Habitats to Uncontrolled Overharvesting: Paradoxal Conservation Strategies and Success for Primates in French Guiana

Benoit de Thoisy

*Kwata NGO, 16 avenue Pasteur, 97300 Cayenne, French Guiana*

benoit@kwata.net

**Abstract**

The region of the Guianas covers more than 2 million km$^2$ of northeast Amazonia, with historic absence of large-scale deforestation. The region is consequently an area of recognized importance for conservation of large terrestrial mammals. Notably, French Guiana benefits from a good network of protected areas, shows an efficient policy for forest preservation, and can rely on a wide range of regulations to promote, as far as possible, sustainable use, and to prevent important forest loss. However, rather than threats on habitat, primates (and other wildlife) are widely threatened by hunting, which, paradoxically, is still almost unmanaged and poorly controlled in this country. Hunting is practiced almost everywhere, by all communities, with few or no regulation, and widespread evidence of overharvesting. Empty forests are expanding and key ecological processes are likely not guaranteed anymore in many areas. This lack of initiative of governmental agencies to mitigate this issue will have serious consequences for long-term ecosystem conservation, but also results in important social disorders in native communities.

**Resumen**

**De la sobreprotección del hábitat a la sobreexplotación descontrolada: La paradoja de las estrategias y éxito de conservación de los primates de la Guyana Francesa**

La región de las Guayanas cubre más de 2 millones de km$^2$ de la Amazonia nororiental y cuenta con una ausencia histórica de deforestación a gran escala. Consecuentemente, la región es un área de gran importancia para la conservación de mamíferos terrestres grandes. Notablemente, la Guayana Francesa se beneficia de una red de áreas protegidas, muestra una política de preservación de bosques eficiente y tiene una amplia serie de regulaciones que permiten promover el uso sustentable de los bosques y prevenir pérdidas importantes de los mismos. Sin embargo, más que las amenazas directas a su hábitat, los primates (y otra fauna silvestre) están altamente amenazados por la cacería, la cual, paradójicamente, aún existe prácticamente sin manejo y está pobremente controlada en este país. La cacería se practica casi en todo el país, por todas las comunidades locales, con poca o nula regulación, y con una amplia evidencia de sobreexplotación. Los bosques vacíos están expandién-

**Key words** Conservation, forest management, hunting, monkeys.
**Palabras clave** Cacería, conservación, manejo de bosques, monos.

de Thoisy B (2018) From Overprotection of Habitats to Uncontrolled Overharvesting: Paradoxal Conservation Strategies and Success for Primates in French Guiana. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 493-503.

dose y los procesos ecológicos clave, muy probablemente, ya no se pueden asegurar en muchas áreas. La falta de iniciativa de las agencias gubernamentales para mitigar este problema tendrá consecuencias serias para la conservación de los ecosistemas a largo plazo, pero también resulta en importantes desórdenes sociales en las comunidades nativas.

## INTRODUCTION

Global forest loss in South America, and in Amazonia, faces increasing and alarming rates, threatening diversity and ecosystem services. Forest loss remains nevertheless much lower north of the Amazon basin, and in the Guiana shield region that includes Guyana, Suriname, French Guiana, and the Brazilian state of Amapá (Eva *et al.* 2012; Hansen *et al*. 2013). This region is the largest contiguous region of exposed Precambrian rock in South America, covering more than 2 million km$^2$ of northeast Amazonia (Goodwin 1996). Historic absence of large-scale deforestation makes this region the largest repository of tropical forest vegetation on Precambrian terrain worldwide (Hammond 2005). But rather than the problems with agriculture, deforestation, and fires that occur elsewhere in Amazonia, gold mining is the main threat in the region for freshwater ecosystems and species (Hammond *et al*. 2007; Alvarez-Berrios & Aide 2015). Although terrestrial habitat loss remains low (Hansen *et al*. 2013), threats to wildlife are nevertheless present and growing in the region, due to increasing human population growth, no regulation of hunting, and widespread unsustainable harvesting (de Thoisy *et al*. 2005, 2010). More than direct deforestation, those cryptic pressures threaten the future of vertebrate communities, but remain challenging to bring out due to lack of precocious indicators and/or proxies of population collapses, regional and local variation of pressures and consequently of populations responses, and almost no detectable effects on habitats.

Eight primate species occur in French Guiana (Figure 1). Seven of these species are widely distributed: the black spider monkey *Ateles paniscus,* the red howler monkey *Alouatta macconnelli*, the tufted and wedge-capped capuchins *Sapajus apella* and *Cebus olivaceus,* the white-faced saki *Pithecia pithecia,* the squirrel monkey *Saimiri sciureus*, and the golden-handed tamarin *Saguinus midas.* The bearded saki (*Chiropotes sagulatus*) is restricted to the South of the country. To date, the Regional Red Listing process suggests that for all species the remaining large areas of undisturbed habitats imply a Least Concern status, although some species (e.g., the Black spider monkey and the wedge-capped capuchin) are close to the "Near Threatened" threshold (Huguin & de Thoisy 2016).

Setting-up priorities for conservation in largely undisturbed regions such as the Guianas may differ from those commonly applied to highly disturbed and human-dominated regions (Schipper *et al*. 2007). Conservationists are expected to provide policymakers and managers with integrative strategies that (i) are representative of major biodiversity features: distribution of richness, maintenance of ecological processes, source-sink systems, (ii) benefit from adequate indicators of failures and successes, (iii) incorporate all socioeconomic components, notably, but not only, those of traditional communities, (iv) are flexible to adapt and change, according to the trends of threats, pressures, and successes, (v) overcome substantial information gaps, (vi) are financially sustainable and are developed across disciplines to maximize efficiency and stakeholder to buy-in (Schipper *et al*. 2007).

Here we aim to use the status of primates in French Guiana exploring current population levels and trends, as well as the extent and strengths of threats and pressures, to illustrate and discuss this portfolio of conservation measures, highlight efficiency and weaknesses of current initiatives, and make suggestions for improving conservation efforts and efficiency.

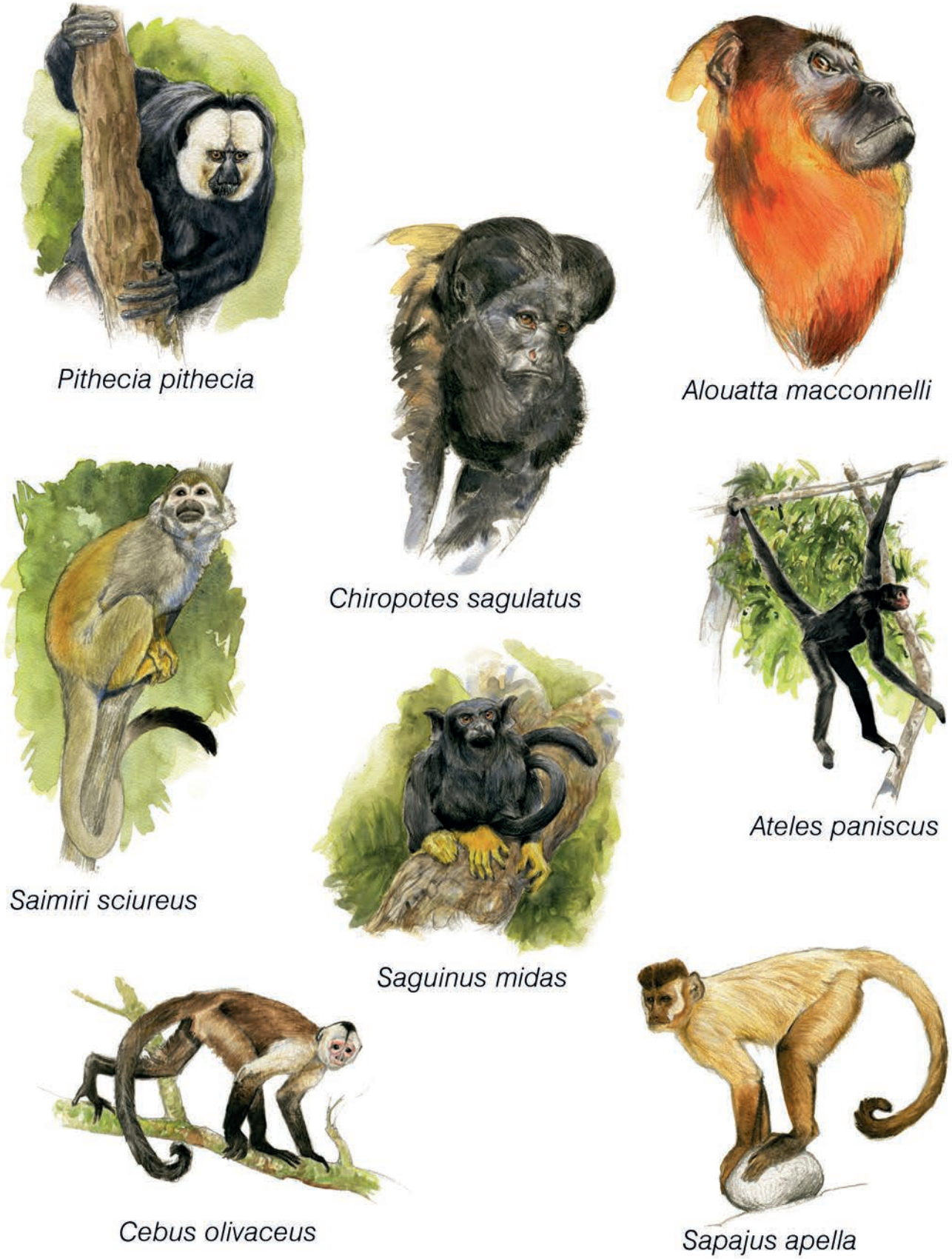


Figure 1. Illustrations of the eight primate species that occur in French Guiana (Author: Céline Lecoq / CPIE Cotentin)

## MATERIALS AND METHODS

### The country

French Guiana is a French administrative unit of 84,000 km$^2$. Eighty percent of French Guiana is covered by upland moist forests occurring on generally well-drained clayic ferralic soils over altitudes of 0–600 m. Canopy reflectance has allowed defining five main types of vegetation on the basis of forest structure: low dense forests, high forests with regular or disrupted canopy, mixed high and open forests, and *Euterpe* palm forests (Gond *et al*. 2011). Within those types, tree species composition varies according to the relief: forest communities are highly diversified on all-slope reliefs, although rather dominated by Lecythidaceae on the northern hilly multi-convex reliefs, by Leguminosae-Caesalpinioideae on the central tablelands, and by Burseraceae on the southern inland plains (Guitet *et al*. 2015a). The alluvial coastal plain is covered by marsh forests, savannas, transition forests, herbaceous swamps, and is rather narrow on this part of the Guiana shield (de Granville 1988).

### Habitat conservation and management measures

French Guiana benefits from an extensive network of protected areas (Figure 2), including five Nature Reserves, located by patches on the northern half of the country, and a National Park in the south. The five Nature Reserves, cover 3% of the territory on the north: Nouragues (100,000 ha; IUCN category I), Trinité (76,000 ha; IUCN category Ia), Kaw Roura (94,500 ha; IUCN category IV), Amana (14,800 ha, IUCN category IV), and Trésor (2,500 ha, IUCN category Ib). The protected area of the Amazonian National Park covers some 20,300 km² for the central area (where full protection is enforced) and 13,600 km² for the secondary area. Thus, the overall protected area represents some 33,900 km² of rain forest.

Outside protected areas, management of the forest areas is under the responsibility of governmental agencies. The logged areas are restricted to the north of the country. About 24,000 km² are directly managed by the National Forest Agency (Office National des Forêts, ONF) and include areas of production and areas dedicated to protection of forest resources (Brunaux & Demenois 2003). Selective logging (wood extraction, commerce) is carried out by small private companies, but management of logged areas, opening of logging tracks, and identification of wood resources is under the responsibility of the ONF. The continuous presence of the Forest Agency on the field prevents large-scale illegal wood harvesting. Within logged areas, management units are defined for one or two years of activity, and then released. Management units have a mean size of 500–1,000 ha, the average surface area forest of cutting blocks is approximately 300 ha, and harvest intensity varies from three to six trees/ha (10–15 m$^3$/ha) (Pithon *et al*. 2013). Rotation periods are planned to occur every 30–50 years. In French Guiana, as a European administrative unit, the Pan European Forest Council (PEFC) eco-certification has been mandatory and a double Forest Stewardship Council (FSC)/PEFC certification process is underway. The PEFC criteria include, among others, (i) the maintenance and appropriate enhancement of forest resources and their contribution to the global carbon cycle, (ii) the regulation, monitoring and control of the exploitation of non-timber forest products, including hunting and fishing, and (iii) the obligation of maintenance, conservation and appropriate enhancement of biological diversity in forest ecosystems (PEFC 2010). This certification process guarantees a relevant and efficient framework for protection of logged forests in French Guiana.

### Primates and the threats they face

In French Guiana hunting is strictly forbidden only in nature reserves (3% of the country, Figure 2). Outside protected areas, only three out of the eight primate species are fully protected: *Ateles paniscus*, *Pithecia pithecia,* and *Chiropotes chiropotes*. For the other five, harvest is legal, as soon

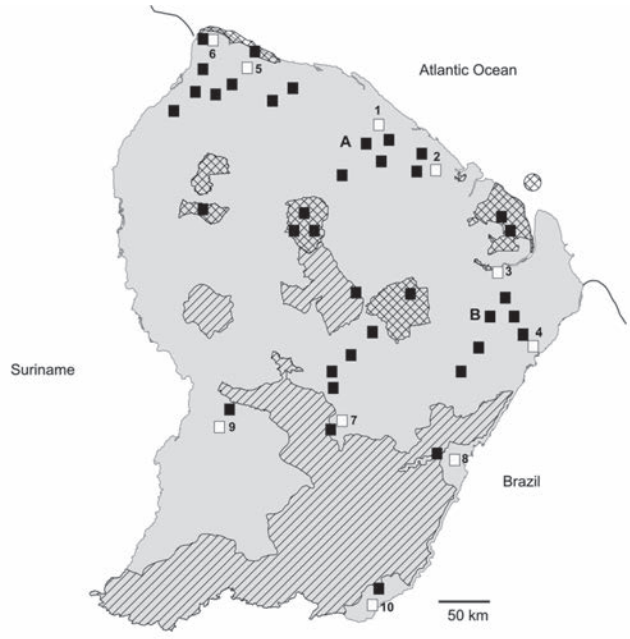


Figure 2. Map of French Guiana, showing Protected Areas (single and crosshatchings). Hunting is prohibited only in areas with crosshatching. White squares: places where sustainability of harvesting was assessed. Black squares: places analyzed for primate abundance.

as they remain for the own consumption of the hunters. Quotas were implemented in 2011 and it is expected that they have been applied since 2014. According to the regulatory text, two howler monkeys, two brown capuchins, and one wedge-capped capuchin can be harvested, by hunter and by trip. Quotas do not apply within the National Park, and do not apply to traditional communities using nature resources for their own uses and needs.

To assess primate status, we focused our approach on the two main threats for forest mammals in French Guiana: hunting and decrease of habitat quality (de Thoisy *et al*. 2005, 2010). We used both direct surveys and quantifications of harvests. Sites were surveyed with line transects by walking slowly (mean speed: 1–1.3 km/hour) along a forest path; each site was surveyed using a single transect of 4–5 km. A set of 60 surveys (Figure 2), including previously published (n=41, de Thoisy *et al*. 2009), and new ones (n=19) was considered in this analysis. On each site, several descriptors were recorded, including biogeographic and botanic factors: (a) mean slope, (b) slope rage, (c) biogeographic regions (Guitet *et al*. 2015a), (d) vegetation classes defined from remote-sensing analysis of canopy reflectance (Gond *et al*. 2011), (e) above-ground biomass (AGB, Guitet *et al*. 2015b), (f) canopy height (Fayad *et al*. 2014). Also, (g) the human footprint (HF) index was considered, which summarizes anthropogenic threats (de Thoisy *et al*. 2010). The index was developed by superimposing geographical and human demographic and activity data, including human population densities, land use, settlements and camps, mining and forest activities, tracks, roads and rivers. The associated grades were: (i) Logging: 0 = no logging, 1 = ancient logging (<10 years), 2 = recent and short (1-year period) logging, 3 = recent and long logging period; (ii) Hunting: 0 = no hunting, 1 = light hunting pressure, 2 = medium hunting pressure, 3 = heavy hunting pressure; (iii) Fragmentation: 0 = no fragmentation, 1 = one forest track close (<3 km), 2 = several tracks in the immediate vicinity, 3 = site isolated from the continuous forest block; and (iv) access by motorized engine (boat or car): 0 = >10 km from the closest access, 1 = closest access 5–10 km away, 2 = closest access 2–5 km away, 3 = closest access <2 km from the survey site.

Species richness and relative abundance were used to compare the primate communities among different sites, using canonical correspondence analysis (McGarigal *et al.* 2000). To illustrate pairwise similarities among sites, we also performed non-metric multidimensional scaling (NMDS) with a Gray-Curtis similarity index: this iterative method circumvents the linearity assumption of metric ordination methods and is consequently adapted to abundance data (Kenkel & Orlóci 1986).

Primate harvest was described on ten sites (Figure 2) distributed throughout the country, including those hunted by Amerindian and/or mixed communities (de Thoisy *et al*. 2009). Among these sites, game harvest was monitored for 5 to 14 months. Data were collected with both direct interviews and questionnaires provided to hunters of the communities surveyed. The information requested was: personal data (age, name), trip duration, transport methods, weapons, harvest sites, and age and gender of harvested species. The hunting sites were specified on the basis of the toponymy known by hunters in order to locate the harvests, and subsequently to define the size of the hunting areas. Sustainability was assessed using Robinson & Redford

maximal sustainable harvest model (Robinson 2000). The observed harvest was the number of primates hunted annually in the hunting area. This observed offtake was compared to a maximal offtake, which was the number of primates that could be sustainably hunted in the same area with no significant risk of overharvesting. Calculation of this maximal offtake requires data on the density of primates, size of the hunting area, and a threshold value derived from life history and species growth rate data. For primates, this threshold value is 3% of the population, and offtake is calculated as density x hunting core area size x 0.03 (Robinson 2000). Corrections were made on the number of hunters, and on the harvest areas, in order to cover interview biases (Renoux & de Thoisy 2016).

## RESULTS

### Abundance of primates: regional variation and trends

The Canonical Correspondence Analysis shows a major contribution of human footprint, biogeography, and altitude to explain primate abundances (Figure 3). On the basis of the abundance of the four large primates (*A. macconnelli*, *A. paniscus*, *S. apella* and *C. olivaceus*), the NMDS and Minimum Spanning tree based on the abundances of large primates propose four groups of sites that are mainly explained by the hunting pressure (Figure 4). Additionally, based on our longitudinal study (surveys were repeated every 2–3 years, on a 15 years-long period, sites A and B in Figure 2) two sites that experienced progressive increase of HF associated to logging and establishment of new tracks, and consequently accesses for hunters, show a clear negative trend of diversity and abundance of large species (Figure 5).

Community richness and species abundances show a strong negative correlation with Human Footprint ($r^2$=-0.66, $p$<0.001 for community richness, and $r^2$=-0.38 $p$=0.003, $r^2$=-0.47 $p$<0.001, $r^2$=-0.38 $p$=0.002, and $r^2$=-0.47 $p$<0.001 for *S. apella*, *A. maconnelli*, *C. olivaceus*, and *A. paniscus* abundances, respectively). Focusing on *A. paniscus*, abundance begins to decrease as soon as the

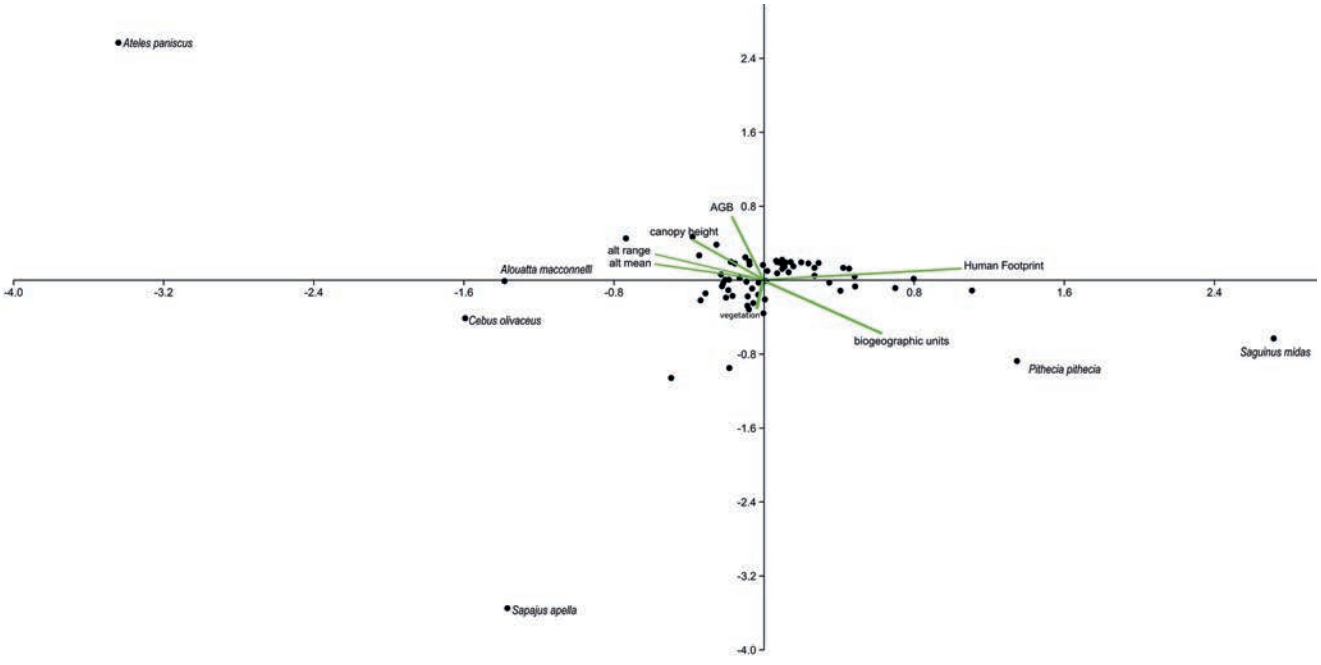


Figure 3. Canonical Correspondance Analysis (CCA) showing the relations between primate abundance and habitat descriptors and threat assessments, on the basis of 60 surveys.

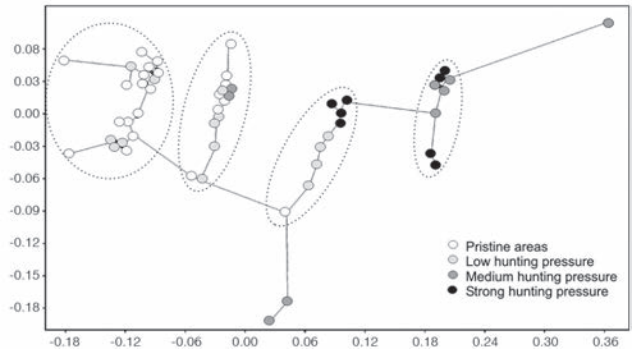


Figure 4. Non-metric multidimensional scaling and Minimum Spanning Network showing the organization of 60 sites, according to the abundances of large primates (*Alouatta macconnelli*, *Ateles paniscus*, *Cebus olivaceus*, *Sapajus apella*).

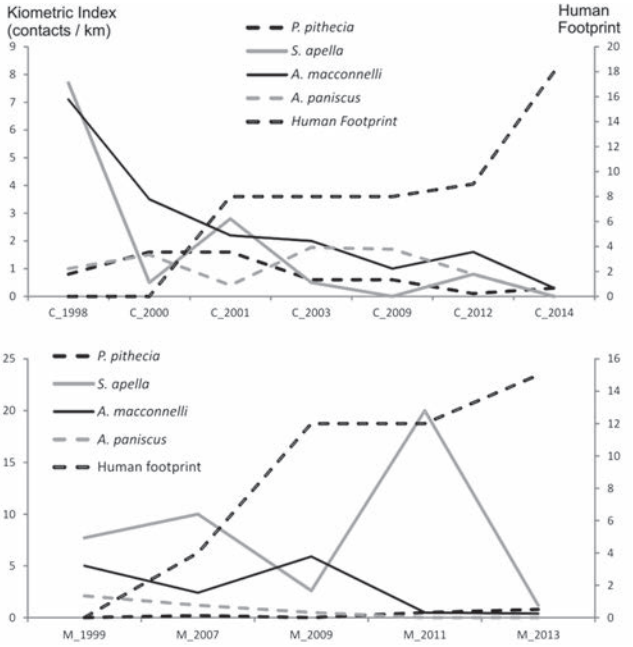


Figure 5. Change of the abundance of large primates in two sites (A and B in Figure 2), concomitantly to Human Footprint increase.

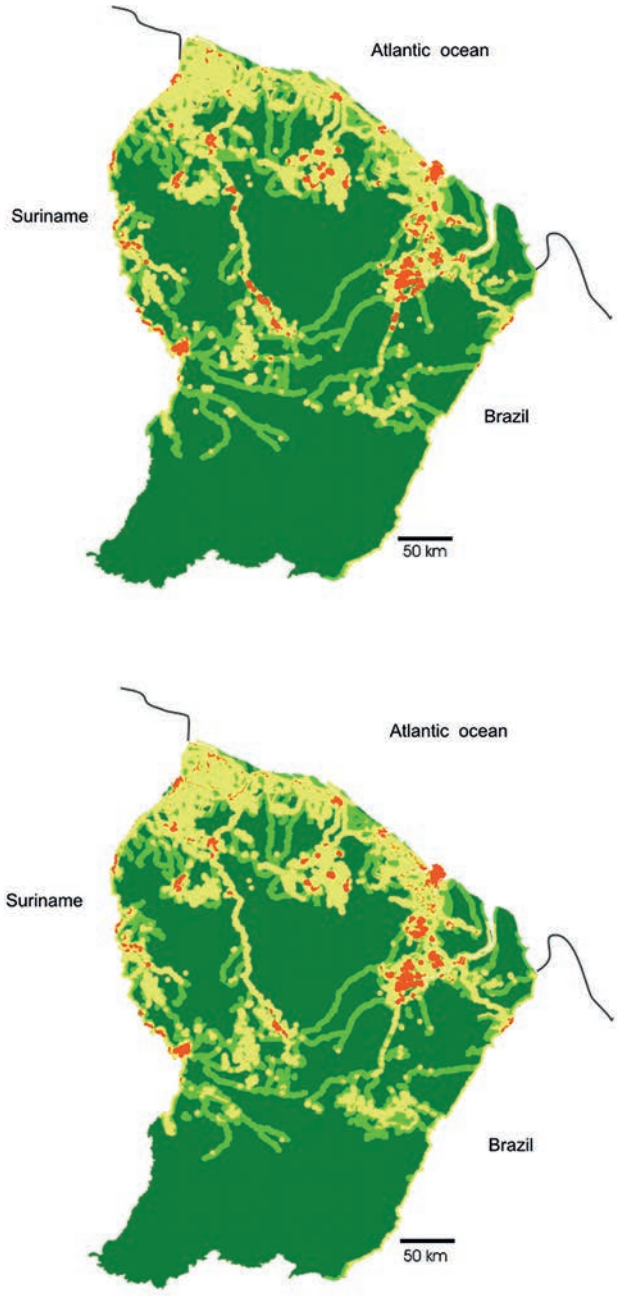


Figure 6. Key threshold values of Human Footprint in French Guiana, year 2000 (up) and 2013 (down). Dark green: HF < 5, no impact detected on primate populations. Light green: 5 > HF < 13, decreases of more sensitive species are evidenced. Yellow: 30 > HF > 13, decreases of all species. Red: HF > 30, local extinctions of most sensitive species.

HF reach a score of 5, and the species is almost locally extinct above a score of 12. If we consider that at the country level in 2000 29,300 km² had a score ≥ 5, and by 2013 30,600 km² reached that score, with an overall loss of 2% of the pristine habitat during that decade, and 18,700 km² were ≥ 12 in 2000, and 19,800 km² in 2013, we estimate a habitat loss for *Ateles* slightly below 2% (Figure 6). For other more tolerant species, considering that decrease of densities and local extinctions occur at higher HF scores, decrease of quality and habitat loss remain rather limited and geographically circumscribed.

## Hunting

On the ten studied sites (open squares in Figure 2), the number of hunters ranged from 13 to 105, and the size of the hunting area ranged from 225 to 1,250 km². Comparing our harvest monitoring with the estimates of sustainable har-

Table 1. Number of primates harvested per species in each of the ten study sites in French Guiana (numbers refer to those in Figure 2), and estimates of sustainable harvest based on the Robinson model (Robinson 2000). The model was adjusted according to Renoux & de Thoisy (2016). Bold numbers indicate overharvesting.

| Study sites | Type of communities | Use of game | Species | Number of individuals harvested | Estimates of sustainable harvest |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. Counami | mixed | Subsistence | *A. paniscus* | 1.3 | 6 |
| | | | *A. macconnelli* | **13** | 11 |
| | | | *S. apella* | 7.5 | 12 |
| 2. Macouria | Amerindians | Commerce & Subsistence | *A. macconnelli* | **53** | 5 |
| | | | *S. apella* | **70** | 56 |
| 3. Régina | mixed | Commerce | *A. paniscus* | 11 | 12 |
| | | | *S. apella* | 19 | 27 |
| 4. Saint Georges | mixed | Commerce | *A. paniscus* | 1.3 | 23 |
| | | | *A. macconnelli* | 8 | 41 |
| | | | *S. paella* | 30 | 57 |
| 5. Mana | mixed | Commerce & Subsistence | *P. pithecia* | 4 | 32 |
| | | | *A. macconnelli* | **38** | 4 |
| | | | *S. apella* | 5 | 54 |
| | | | *S. sciureus* | 5 | 28 |
| 6. Yalimapo | Amerindians | Subsistence | *S. apella* | **11** | 6 |
| 7. Saül | mixed | Subsistence | *A. paniscus* | 4 | 2.5 |
| | | | *S. apella* | 3.3 | 10 |
| 8. Camopi | Amerindians | Subsistence | *A. paniscus* | **178** | 20 |
| | | | *A. macconnelli* | **340** | 36 |
| | | | *S. apella* | **297** | 16 |
| | | | *P. pithecia* | **22** | 18 |
| 9. Elahé | Amerindians | Subsistence | *A. macconnelli* | **76** | 2.5 |
| | | | *S. apella* | **43** | 2.5 |
| | | | *C. olivaceus* | **30** | 2 |
| | | | *P. pithecia* | **5** | 2 |
| 10. Trois Sauts | Amerindians | Subsistence | *A. macconnelli* | **88** | 2.5 |

vest (Table 1) it is evident that current hunting practices are unsustainable, regardless of the communities (i.e., traditional, or mixed) and the purposes of hunting (sell or own consumption). Critically, we observed extreme overharvesting behaviors in Amerindian communities from the south of the country, in the current National Park. We also recorded that those unsustainable harvests do not only affect the more sensitive species (i.e., *Ateles*, *Alouatta*, *Cebus*, *Sapajus*), but also small primates (i.e., *Saimiri*, *Pithecia* and even Callitricids).

## DISCUSSION

Efficient species conservation plans may involve a wide spectrum of tools and means, including protection areas hosting significant levels of biodiversity, from species (i.e., alpha-diversity) to communities and ecosystems (i.e., beta-diversity), as well as adequate habitat management and zoning of landscape (including source-sink systems, maintenance of corridors, refuge areas), and sustainable wildlife use. Using the example of French Guiana, here we explore how the status of primates, among the more sensitive and best indicator species for healthy forest habitats, can help to identify success and failures of conservation policy. We also make suggestions for improvements in this area.

First, identifying areas where more appropriate environmental conditions exist and are prone to re-

main stable over long periods of time is vital for the planning of conservation projects aimed at maintaining the richness of species communities, the diversity of ecological processes, and to contribute to ecological connectivity, gene flow, and ecosystem services. In French Guiana, recent remote-sensing monitoring (Hansen *et al*. 2013) suggests a forest loss of 440 km² over the last decade (2000-2012), i.e. less than 1% of complete habitat loss for primates. Despite recent alarms (Alvares-Berrios & Aide 2015), this loss is still among the lowest rates in all Amazonian countries (De Sy *et al*. 2015). The country also benefits from an extensive network of protected areas, and a huge and efficient series of policies to preserve habitats and ecosystems, from European community laws, from national decrees and laws (e.g., the Loi sur la Biodiversity, 2016, that introduces for the first time not more the preservation of species only, but a focus on the preservation of ecological interactions and networks), and from local initiatives. Definitively, governmental management of forests, REDD+ initiative, eco-certification, reduced-impact logging techniques and protected areas benefiting from adequate management, have safeguarded a satisfactory status of forest habitats.

Species Distribution Models (SDM) associated with the habitat connectivity approach have shown their usefulness to identify areas hosting higher abundances of species and to demonstrate ecological continuity between those areas (Clément *et al*. 2014; de Thoisy *et al*. 2016). SDMs allowed suggesting that in French Guiana almost all key conservation areas are protected, or at least habitats benefited from efficient conservation strategies (de Thoisy 2016). Besides the importance to understanding the ecological status of different areas, these types of analytical tools are also important for policy issues. They can help land planning and management decisions, when strategic information (e.g., threats, projections of infrastructures) can easily be superimposed with ecological constraints to determine conservation costs and social and political acceptability. Those tools can also be associated to forest monitoring *via* new techniques such as development of remote sensing and Lidar-Radar data (Fayad *et al*. 2014; Guitet *et al*. 2015a), and allow monitoring both habitats and species. Finally, and likely as importantly, they can be used to promote participatory science, since very rough information from networks of local naturalists and citizen participants can be utilized, and consequently, contribute to public awareness and sensitization (Clément *et al*. 2014).

Sustainable use of wildlife relies on limits and pressures imposed by regulation, together with incentive measures, and education and environmental awareness. But the main threat for primates in French Guiana is hunting, and not deforestation. Hunting is totally out of control, even though the habitats are efficiently managed. Most of our study sites show evidence of unsustainable hunting. Other species, such as the tapir (*Tapirus terrestris*), also suffer from this cryptic threat (Tobler *et al*. 2013). Strong decreases of large primate populations are already noticed in many areas. The unsustainable harvesting is not caused by a single type of human community or the type of wildlife use, but instead are widespread and observed in both mixed and Amerindians communities. This unsustainable use of wildlife is likely a consequence of complex and diverse causes, including other pressures on hunting areas (e.g., fragmentation, logging), loss of traditional social cohesion in the hunter communities, loss of traditional knowledge regarding harvest management, low incomes that push hunters to over-exploit their natural resources, sedentarization imposed by modern exogenous constraints and facilities.

Management of overhunting by mixed, non-native communities that do not rely on forest resources for subsistence could be easily established by means of adequate regulatory measures and controls, through the implementation of an active and ambitious policy. Nonetheless, the problem of traditional communities is much more complex. As in other tropical areas, hunting practiced by those communities allowed maintaining microscale economic activity based on the harvesting and selling of natural resources, which keeps communities out of a dynamic of impoverishment (Renoux 2002). Those traditional harvest activities may occur in areas, or close to areas, that may benefit from conservation measures. Also, practical and legal conditions have to guarantee the opportunity for those communities to continue their traditional way of

life. Two problems are likely to be faced for these communities and the natural resources. Either they turn to an inconsistent mode of subsistence, or they invest more human and technical resources in hunting practices to penetrate more and more effectively into a speculative market. Those two orientations can be considered as early sociological indicators announcing a social disorganization of communities. Therefore, the long-term maintenance of the stocks of game species is not only important for ecological reasons, but may also have an economic and social role that needs to be considered.

## CONCLUDING REMARKS

Wildlife in French Guiana indeed faces a quite paradoxical situation, having likely one of the most efficient forest management policies among all Amazonian countries, and one of the laxest and uncontrolled hunting policies. Absence of hunting regulations for decades, underestimation of indirect impacts of gold-mining such as widespread harvest of wild species (which also results in territorial and ethnic conflicts), and an increased demographic expansion of local communities with few access to alternative resources, result in the transformation of biologically rich forests into empty areas. Insufficient hunting management is definitively the more important threat for primates, although their habitat is being effectively protected by one of the most efficient conservation plans. The status of French Guiana as a European overseas department, with the divergent ambitions of local (i.e., French Guianan) authorities and national (i.e., French) government agencies complicates and delays the political implementation of a consolidated conservation vision for the country. This is particularly critical in the north of the country, where threats are more incisive, and where protected areas are more restricted.

The significant interest in biodiversity conservation is regional, including the aggregate comprised by the French Guianan Parc Amazonien, the Tumucumaque National Park (3.8 million ha), the Ecological Station of Grão-Pará (4.3 million ha), and the Maicuru Reserve (1.2 million ha), which are now under single coordinated legal protection legislation, under the responsibility of both France and Brazil. Forthcoming challenges for large animal species conservation include: (i) better assessments of regional and local variation of population densities, with a reliable assessment of harvest, in order to avoid over- and under-estimations of take-off by local communities; (ii) better transnational collaborative initiatives among countries with adequate policy decisions for both threat mitigation and land planning, and identifying source and sink systems, and (iii) better considerations for social issues. Those initiatives will require adequate proxies to detect cryptic population collapses for sensitive species. Analyses focusing on primary consumers such as monkeys, with the help of the latest remote sensing and plane imaging techniques, can be used to understand breaks in ecological interactions. But for most of Amazonian native communities, game is either a food resource necessary for subsistence, or a market resource for local economies to keep out of poverty. Monitoring game species may consequently inform on risks of social disruptions in native communities that may result in the collapse of natural resources, and thus it should be an important component of global conservation initiatives that consider wildlife, habitats, and traditional use of resources.

### BIBLIOGRAPHY


Alvarez-Berrios NL & MT Aide (2015) Global demand for gold is another threat for tropical forests. *Environmental Research Letter* 10:014006.

Brunaux O & J Demenois (2003) Aménagement forestier et exploitation en forêt tropicale humide guyanaise. *Revue Forestière Française* LV:260–272.

Clément L, Catzeflis F, Richard-Hansen C, Barrioz S & B de Thoisy (2014) Conservation interests of spatial distribution modelling applied to large vagile neotropical mammals. *Tropical Conservation Science* 7:193-213.

de Granville JJ (1988) Phytogeographical characteristics of the Guianan forests. *Taxon* 37:578-594.

de Thoisy B (2016) Estado de conservación del jaguar en las Guayanas, con un enfoque sobre la Guayana francesa. In: Medellin RA, de la Torre A, Zarza H & G Ceballos (eds.) *El jaguar en el siglo XXI: la perspectiva continental*. Universi-

dade Nacional Autónoma de México, Ediciones Científicas Universitarias. México. Pp 303-318.

de Thoisy B, Renoux F & C Julliot (2005) Hunting in northern French Guiana and its impacts on primate communities. *Oryx* 39:149-157.

de Thoisy B, Richard-Hansen C & CA Peres (2009) Impacts of subsistence game hunting on amazonian primates. In: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW & KB Strier (eds.) *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation*. Book Series Developments in Primatology: Progress and Prospects. Springer Press. New York. Pp 389-412.

de Thoisy B, Richard-Hansen C, Goguillon B, Joubert P, Obstancias J, Winterton P & S Brosse (2010) Rapid evaluation of threats to biodiversity: human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation* 19:1567-1584.

de Thoisy B, Fayad I, Clément L, Barrioz S, Poirier E & V Gond (2016) Predators, prey and habitat structure: can key conservation areas and early signs of population collapse be detected in Neotropical forests? *PloS ONE* 11(11):e0165362.

De Sy V, Herold M, Achard F, Beuchle R, Clevers JGPV & L Verchot (2015) Land use patterns and related carbon losses following deforestation in South America. *Environmental Research Letter* 10:124004

Eva HD, Achard F, Beuchle R, de Miranda E, Carboni S, Seliger R, Vollmar M, Holler WA, Osvaldo T, Oshiro OT, Arroyo VB & J Gallego (2012) Forest Cover Changes in Tropical South and Central America from 1990 to 2005 and Related Carbon Emissions and Removals. *Remote Sensing* 4:1369-1391.

Fayad I, Baghdadi N, Bailly JS, Barbier N, Gond V, El Hajj M, Fabre F & B Bourgine (2014) Canopy height estimation in French Guiana using LiDAR ICESat/GLAS data using principal component analysis and random forest regressions. *Remote Sensing* 6:11883-11914.

Goodwin A (1996). *Principles of Precambrian Geology*. Academic Press. New York. 319 pp.

Gond V, Freycon V, Molino JF, Brunaux O, Ingrassia F, Joubert P, Pekel JF, Prevost MF, Thierron V, Trombe PJ & D Sabatier (2011) Broad-scale spatial pattern of forest landscapes types in the Guiana shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 13:357-367.

Guitet S, Pélissier R, Brunaux O, Jaouen G & D Sabatier (2015a) Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation* 24:1215-1237.

Guitet S, Hérault B, Molto Q, Brunaux O & P Couteron (2015b) Spatial structure of Above-Ground Biomass limits accuracy of carbon mapping in rainforest but large-scale forest inventories can help to overcome. *PLoS ONE* 10(9): e0138456.

Hammond DS (2005) Ancient land in a modern world. In: Hammond DS (ed.) *Tropical Forests of the Guiana Shield.* CABI Publishing. Cambridge, UK. Pp. 1-14.

Hammond DS, Gond V, de Thoisy B, Forget PM & B DeDijn (2007) Causes and consequences of a tropical forest gold rush in the Guiana Shield, South America. *Ambio* 36:661-670.

Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO & JGR Townshend (2013) High-Resolution Global Maps of 21st-Century forest cover change. *Science* 342:850-853.

Huguin M & de Thoisy B (2016) Liste Rouge des mammifères non-volants de Guyane. Kwata / DEAL Guyane / IUCN France. 39 pp.

McGarigal K, Cushman S & S Stafford (2000) *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer. New York, USA. 284 pp.

Kenkel NC & L Orlóci (1986) Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology* 67:919-928.

PEFC ST (2010) International standard. Sustainable Forest Management – Requirements. PEFC council, Geneva.

Pithon S, Jubelin G, Guitet S & V Gond (2013) A statistical method for detecting logging-related canopy gaps using high-resolution optical remote sensing. *International Journal of Remote Sensing* 34:700-711.

Renoux F (2002) *Ethnoécologie des Pratiques de Chasse en Guyane*. Rapport d'étude,

Programme Ecosystèmes Tropicaux. Ministère de l'Environnement. Paris, France.

Renoux F & de Thoisy B (2016) Hunting management: the need to adjust predictive models to field observations. *Ethnobiology and Conservation* 5, doi:10.15451/ec2016-6-5.1-1-13.

Robinson JG (2000) Calculating maximum sustainable harvests and sustainable offtakes. In: Robinson JG & EL Bennett (eds.) *Hunting for the sustainability in tropical forest*. Columbia University Press. New York. Pp. 521-524.

Schipper J, Clarke G & T Allnutt (2007) Conservation Planning in a Tropical Wilderness: Opportunities and Threats in the Guianan Ecoregion Complex. In: Watson A, Sproull J, Dean L (comps.) *Science and stewardship to protect and sustain wilderness values: Eighth World Wilderness Congress symposium; September 30-October 6, 2005; Anchorage, AK*. Proceedings RMRS-P-49. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Fort Collins, CO. Pp. 218-226.

Tobler MW, Hibert F, Debeir L & C Richard-Hansen (2013) Estimates of density and sustainable harvest of the lowland tapir *Tapirus terrestris* in the Amazon of French Guiana using a Bayesian spatially explicit capture–recapture model. *Oryx* doi:10.1017/S0030605312001652.

# Conservation emerging from awareness: local communities are the key to saving the Mexican black howler monkey (*Alouatta pigra*)

Francisca Vidal-García[1]* and Juan Carlos Serio-Silva[1]

[1]*Red de Biología y Conservación de Vertebrados. Instituto de Ecología AC (INECOL), Xalapa, Veracruz 91070, México, CP 91070 México.*

*frany01@gmail.com

**Abstract**

After several years during which we have studied different aspects of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in Balancán, Tabasco, Mexico, we believe one of the most important issues for conservation of this endangered species is to spread awareness of its importance, and to involve local communities in environmental restoration activities. We have established a research-action project, which includes a program of environmental education aimed at raising awareness among the local population. Our goal has been to understand the needs of local inhabitants and plan conservation activities that involve the participation of all members of the community in line with those necessities. Our plan of education seeks to encourage local awareness by means of cultural, artistic and educational experiences, and then to promote awareness based on local community participation. Only if we inform and involve local people in conservation-related activities can we achieve genuine awareness of the need and benefits of howler monkey conservation. The empowerment of local communities is a key determinant in the success of primate conservation programs.

**Resumen**

**Conservation emerging from awareness: local communities are the key to saving the Mexican black howler monkey (*Alouatta pigra*)**

Después de varios años en los que hemos trabajado investigando diversos aspectos de los monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) en Balancán, Tabasco, México, consideramos que para promover la conservación de esta especie amenazada es muy importante fomentar la conciencia sobre su importancia e involucrar a la gente en acciones para restaurar su ambiente. Se ha establecido un proyecto de investigación-acción que incluye un programa de educación ambiental dirigido a la sensibilización de la población local. El objetivo ha sido conocer las necesidades de los habitantes locales y planificar actividades que implican la participación de todos los miembros de la comunidad. Este plan educativo busca fomentar la conciencia local mediante experiencias culturales, artísticas y educativas, y con ello promover el conocimiento basado en la participación

**Palabras clave** Educación ambiental, empoderamiento de las personas, investigación-acción, participación comunitaria.

**Key words** Community participation, environmental education, empowerment, research-action.

Vidal-García F & JC Serio-Silva (2018) Conservation emerging from awareness: local communities are the key to saving the Mexican black howler monkey (*Alouatta pigra*). En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 505-517.

de la comunidad local. Solo si se informa e involucra a la población local en las actividades de conservación, podemos lograr un conocimiento genuino. Si fortalecemos a las comunidades locales, los esfuerzos en materia de conservación de primates serán exitosos.

## INTRODUCTION

In Mexico there are three species of wild primates: the black howler monkey (*Alouatta pigra*), the mantled howler monkey (*A. palliata*) and the Geoffroy's spider monkey (*Ateles geoffroyi*) (Rylands *et al*. 2006). All inhabit the rainforests of the Southeastern states of Mexico. These monkeys have been studied for their fundamental ecological functions, and the importance of primates for the maintenance of the forests of Southeastern Mexico has already been recognized, as they are the primary dispersers of a large number of plant species (Estrada & Coates-Estrada 1995; Andresen 2002; Serio-Silva & Rico-Gray 2002; Righini *et al*. 2004). Primates contribute to the maintenance of tree diversity and structure of forests. They require relatively large areas of forest to survive, then, they can be considered as indicator species and help formulate conservation strategies. Monitoring programs in forested areas in Mexico have indicated that they still maintain healthy populations (SEMARNAT & CONANP 2012). As such, they are important species for understanding the ecological components and processes in tropical ecosystems. In addition, the presence of these species in Mexico is significant as it represents the northernmost distribution of wild primates in the American continent (Rylands *et al*. 2006, Cuarón *et al*. 2008a,b ; Marsh *et al*. 2008).

One of the sites which has been of great value for the study of primates in the last 15 years is the state of Tabasco (Serio-Silva *et al.* 2011). Tabasco is the only state in Mexico where the distributions of the three species coincide, in addition to the reported and confirmed sympatry of two species of the *Alouatta* genus: *A. palliata* and *A. pigra* (Smith 1970; Horwich & Johnson 1986; Rylands *et al*. 2006, Vidal-García 2010; 2015), and even reports of a potential hybridization between them (Cortés-Ortiz *et al*. 2007).

Since the year 2000 we have been working in Balancán, Tabasco, on the implementation of a work plan based on national and local conservation needs. The Action Plan for the Conservation of Mexican Primates (Plan de Acción para la Conservación de Primates Mexicanos, PACE) highlights the actions should be implemented to successfully encourage the conservation of primates in Mexico (SEMARNAT & CONANP 2012).

We established a local Research-Action project in Balancán, in line with the regulatory framework defined by federal government authorities for the PACE program, in order to include, in addition to our long term research activities, the awareness, empowerment and participation in conservation activities of all stakeholders involved in the protection of black howler monkeys, namely schoolchildren, local communities, local government and educational institutions. This continuous program of education has the goal of promoting awareness, and allows people to perceive the value of local conservation, in benefit of the endangered species and the environment (Chapman & Peres 2001). In addition, the local populations acquire the tools to protect and now feel pride for the target species, while understanding that conservation activities can be part of their life (Berg 2004; Lepp 2007; Bryman *et al*. 2009; Claus *et al*. 2010).

We have worked in order to understand the needs of the local communities and propose actions consistent with them, with special attention to local motivation and encouraging community participation.

## METHODS

### Understanding local needs

Balancán is a municipality in the state of Tabasco, Mexico. It is adjacent to the state of Campeche and Mexico's border with Guatemala. The municipality covers an area of 3,626.10 km$^2$, which corresponds to 14.8% of the total area of Tabasco, making it the second largest municipality in this state (INEGI 2010; INADEF 2015). We have been working in eight communities in the municipality (Figure 1).

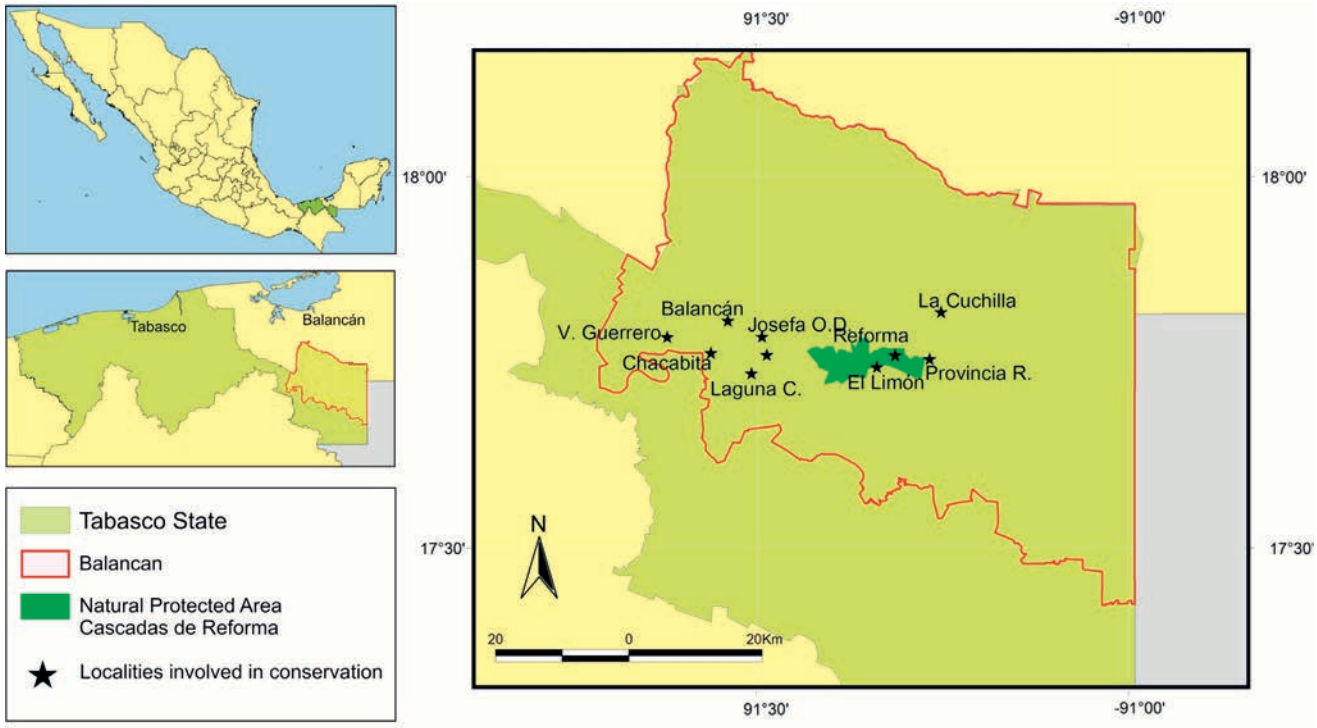


Figure 1. Map of the Research-Action project for black howler monkey conservation in Balancán, Tabasco, México.

We directed 340 semi-structured interviews with people from 10 localities, local political representatives, shopkeepers, businessmen and head teachers, aiming at understanding their interest in conserving black howler monkeys and the interest of the communities as a whole in participating in conservation projects. We interviewed 179 women and 161 men. The design of the semi-structured interview consisted of questions related to the motivation for participating in conservation activities and their voluntary support in avoiding a future extinction of black howler monkeys. We asked the interviewees if they would be willing to get involved in projects with the goal of conserving howler monkeys, in addition to attending informative workshops and participating in the diffusion of relevant information in their communities (Table 1).

The interviewees responded to the following questions: 1) Do you believe it is important to protect howler monkeys? 2) Would you like to participate in howler monkey conservation activities? 3) Do you think that participating in conservation activities has some impact in the

Table 1. Localities and people involved in black howler monkey conservation activities in Balancán, Tabasco, Mexico

| Locality | Latitude | Longitude | Women | Men | Total Participants |
|---|---|---|---|---|---|
| Ranchería Josefa Ortíz de Domínguez | -91.4903 | 17.7839 | 12 | 8 | 20 |
| Chancabal | -91.4839 | 17.7592 | 10 | 5 | 15 |
| Laguna Colorada | -91.5047 | 17.7344 | 10 | 10 | 20 |
| Ejido el Limón | -91.3353 | 17.7431 | 13 | 12 | 25 |
| Ejido La Cuchilla | -91.2489 | 17.8172 | 18 | 12 | 30 |
| Cascadas "El Encanto" | -91.3109 | 17.7588 | 10 | 10 | 20 |
| Ejido Reforma Provincia | -91.2644 | 17.7539 | 20 | 5 | 25 |
| Chacabita | -91.5592 | 17.7619 | 16 | 14 | 30 |
| Vicente Guerrero | -91.6181 | 17.7833 | 19 | 16 | 35 |
| Balancán Centro | -91.5364 | 17.8053 | 26 | 24 | 50 |
| Shopkeepers and business people | | | 10 | 20 | 30 |
| Municipal President and Council | | | 5 | 10 | 15 |
| Representatives of educational institutions | | | 10 | 15 | 25 |
| | | | 179 | 161 | 340 |

economy of your community? 4) What kind of activities would you like to carry out to protect howler monkeys? 5) What kind of benefits would you like to obtain from protecting monkeys? 6) Do you agree to being trained and attending regular informative workshops? 7) Why would you participate in conservation activities?

All interviews were confidential, and we registered answers by hand on individual sheets of paper. We informed the interviewees that their identity would remain private. We carried out the interviews in Spanish as an informal conversation and they lasted approximately 15-30 minutes per person. Whenever it was necessary, we dedicated more time to discuss particular topics with the interviewees to clear up points they considered necessary or important, as well as to provide them with additional information.

In the case of shopkeepers and businessman, we asked several additional questions, such as: 1) What do you consider is the main tourist attraction in Balancán? 9) Do you believe howler monkeys could be a tourist attraction? 10) Which sites would you recommend for watching monkeys in the wild?

We presented our main findings from such research to local politicians and municipal authorities in a special meeting. Based on the provided information, we asked them, 11) Could Balancán be recognized as a site with special denomination due to its emblematic association with Primatology and its potential as a tourist attraction?

In another meeting with the representatives of educative institutions, we presented information and the idea of creating a program of environmental education. We asked them: 12) What kind of actions do you suggest would encourage the conservation of howler monkeys in Balancán?, and 13) Would you like to participate in conservation activities?

We analyzed the data by means of descriptive statistics. With the information obtained from interviews, and our observations over the course of many years, we proposed concrete actions to encourage local participation. We planned these activities based on the mentioned interests and the interviewed groups: schoolchildren, the local adult population (both sexes), local government and educational institutions, in addition to considering the national necessities for the conservation of Mexican primates, and we presented the proposals through informative workshops (SEMARNAT & CONANP 2012; Serio-Silva & Vidal-García 2013; 2014; 2015).

## Conservation activities involving local participation

The participation of local inhabitants as field guides is necessary, given the constant presence of students and researchers in the region. Their knowledge of the environment and ability to locate and identify plants and animals is invaluable. Thus, they can contribute to the goals of scientific research and help in recording data. In addition, they are usually the owners of the land where primates are studied, and their authorization is required for access to the fragments where primates are located. For their service as field guides, a financial compensation is given, known in Mexico as a "*jornal*" or daily wage, which varies from $60 to $100 pesos per 6-8 hours of work (USD $4-7). During daily activities, we explain the importance of primates and ecological processes, so that local inhabitants gradually learn about their value.

We trained field guides in monitoring primates and how to use field equipment, in addition to the collection and treatment of samples. Besides, we included more members of the community in the project, by hiring them to carryout domestic activities at the nearby research field station, including food preparation for students and researchers.

We arranged meetings with women, and, during informal conversations, we proposed to form groups of artisans who could develop handicrafts representing howler monkeys, with the goal of providing an income source and motivate a sense of regional pride. We presented examples of artisanal activities and projects, and women analyzed and selected the ones they liked the most. All persons participating in these activities did so voluntarily. We offered the necessary training and materials, and designed workshops around the interests of the participating women.

Other important activity was to establish a native plant nursery, aiming at producing, distributing and transplanting native trees. This nursery serves as a source of native trees for the region, and also for the training on the care and management of native species. Furthermore, it is also planned that the area would serve as a training space for workshops on family gardens and local medicinal plants (Serio-Silva & Vidal-García 2015)

## RESULTS

### Evaluating needs

Out of the surface of Balancán, 6% is destined for agricultural purposes, 77% for livestock ranching, 12% for urban areas, bodies of water and unproductive areas and a final 5% corresponding to areas occupied by forests. It has been reported that black howler monkeys are able to survive in fragments of forest in zones designated for livestock rearing (INEGI 2010; Marsh *et al*. 2013; Pozo-Montuy *et al*. 2013).

The areas where primates are usually found have an electricity supply. However many other basic services, such as potable water and plumbing are nonexistent. Toilets are latrine style and access to the communities is by dirt road or boat. The schools are multi-grade (in which a teacher teaches more than one grade at the same time), and there is no public transportation available to take children to school or to reach neighboring communities. People move around primarily by row boats or, in the best case scenario, in motorboats. The greatest problems that the inhabitants of Balancán face in sites where they coexist with howler monkeys are poverty and lack of access to public services and education. The activities which generate income are livestock ranching, milk production and agricultural labor (INEGI 2010; INAFED 2015).

Of all the interviewed people (N=340), 53% were female, and 43% male. A total of 85% of local inhabitants considered important to protect howler monkeys, and 74% of the interviewees said that they would be willing to participate in activities for the conservation of this species because it may bring economic benefits to their community. The most frequently mentioned activities for protecting howler monkeys were ecotourism (frequency [f]=60), handicrafts (f=50) and reforestation (f=47) (Table 2). The benefits perceived from conservation activities were mainly economic (f=175). Overall, 75% of the interviewees agreed to attend informative workshops and receive training (Table 2). Such results indicate that people were interested in learning activities that would benefit them economically. They also understood the importance of the presence of primates, which would bring more visitors and also translate into economic benefits for their community.

All interviewed shopkeepers and businessman thought that howler monkeys could be a tourist attraction. They considered as the greatest tourist attraction of Balancan the Natural Protected Area of Cascadas de Reforma, an Ecological Reserve (5,748.35 hectares) with waterfalls and river pools and where primates and different bird species can be observed. In addition, there is the Moral-Reforma archaeological site, which encompasses the remains of a Pre-Colombian Mayan site from around 600 A.D., found next to the rural community of Reforma (Galindo *et al*. 2000; Juárez-Cossío 2003; Martin 2003).

Local political representatives unanimously recognized the benefit of assigning a special denomination to the municipality, because of the importance of the regional studies on howler monkeys. The municipality was granted the denomination of "*Balancán: Sacred Sanctuary of the Black Howler Monkey*" (Balancán: Santuario Sagrado del Mono Saraguato Negro) in October 2013, with officials thereby committing themselves to support activities in benefit of the conservation of howler monkeys and other native species (Serio-Silva & Vidal García 2013). This denomination will hopefully promote local pride regarding the native fauna in these communities.

In our Action-Research project, collaboration with educational institutions is indispensable. All interviewees from educational institutions expressed their interest in participating in activities concerning the conservation of howler monkeys, including the dissemination of information regarding the importance of this and other species, in addition to promoting the identification of this species and respect for nature. The main activities they proposed included: organization of cultural and academic events, workshops in schools at all educational levels, courses for local students, in addition to audiovisual material to increase interest in monkeys (Table 2).

Political representatives as well as representatives of educational institutions agreed to hold a unique celebration to promote respect and admiration of howler monkeys: *The International Week of the Black Howler Monkey*.

Therefore, we decided to propose and carry out actions related to the interests and needs expressed by these communities, particularly with regard to activities that allowed them to improve their economic situation and involved them in environmental education.

Table 2. Interview Results to Identify Needs and Plan Conservation Actions Based on Local Participation in Balancán, Tabasco

| No. | Question | Answer | |
|---|---|---|---|
| | | Yes | No |
| **Local people** | **n = 270** | | |
| 1 | Do you believe it is important to protect howler monkeys? | 230 | 40 |
| 2 | Would you like to participate in activities to protect howler monkeys? | 200 | 70 |
| 3 | Do you think that participating in conservation activities has some impact in the economy of your locality? | 200 | 70 |
| 4 | What kind of activities would you like to do to protect howler monkeys? | Eco-tourism activities= 60<br>Craftwork = 50<br>Reforestation = 47<br>Being part of a guard group = 23<br>Clean the rainforest = 35<br>Help researchers as field guide = 22<br>Don´t know = 33 | |
| 5 | What kind of benefits would you like to obtain from protecting monkeys? | More monkeys around = 37<br>A better environment = 44<br>Economic = 175<br>Any = 14 | |
| 6 | Do you agree on being trained and regularly attending informative workshops? | 200 | 70 |
| 7 | Why would you participate in conservation activities? | Learning = 77<br>Economical Benefit = 97<br>Improving the appearance of community/environment = 66<br>Having more visitors = 30 | |
| **Shopkeepers and business people (hotels, stores, bakery, restaurants, ice cream shop)** | **n=32** | | |
| 8 | What do you consider is the main tourist attraction in Balancán? | Reforma (Falls and arqueologial site) = 20<br>Local museum = 3<br>fishing competition = 5<br>Local Fair = 4 | |
| 9 | Do you believe howler monkeys could be a tourist attraction? | 32 | 0 |
| 10 | Which sites do you recommend to see wild howler monkeys? | Reforma =14<br>Primatologial Field Station = 8<br>Community Vicente Guerrero = 6<br>Usumacinta River = 4 | |
| **Politicians and decision makers** | **n=14** | | |
| 11 | Could Balancán be recognized with a special denomination due to its emblematic association with primatology and its potential to be a tourist attraction? | 14 | 0 |
| **Educational representatives** | **n = 35** | | |
| 12 | What kind of actions do you suggest for encouraging the conservation of howler monkey among people in Balancán? | Cultural events =10<br>Workshops = 4<br>Courses for local students = 5<br>Expositions = 5<br>Printed material = 6<br>Audio-visual material = 5 | |
| 13 | Would you like to participate in conservation activities? | 35 | 0 |

## Involving local inhabitants

### *Monitoring*

To date, there have been three monitoring groups that received training and work material. Each group was equipped with a photographic camera, a GPS, notebook and basic supplies. They have received training in the monitoring and recording of information on troops of howler monkeys. All members are paid the equivalent of the minimum wage in Mexico. The groups are constantly monitoring the howler monkey populations in the zone and are also in charge of accompanying students and visiting researchers.

### *Empowering women*

In rural communities, women frequently have a role limited to taking care of the home and children (Kluckhohn 1940; Anker *et al*. 1982; Duflo 2012). Economic activities complementary to these tasks are scarce. Thus, we have embarked upon the task of identifying activities that would offer additional income to these women. We thus proposed the idea for them to produce handicrafts, focusing on black howler monkeys and their habitat, and promoting awareness among people by showing to people the beauty of the place.

Currently, there are three groups involved in the production of arts and crafts in their communities. Each community creates different kinds of handicrafts utilizing varied materials. The groups frequently meet in order to work together and receive further training. The artisans have sold their work during the first and second *International Week of the Black Howler Monkey*, and also have points of sale in the archaeological zone and at different points within the Natural Protected Area of Cascadas de Reforma (Figure 2).

Figure. 2. a) Logos of the I) First (2013), II) Second (2014), and III) Third (2015) International Week of the Black Howler Monkey. Each year, more natural elements are integrated in the celebration, in order to promote awareness and pride. b) Some examples of the craftwork made by women in Balancán, in which they represent the beauty and importance of howler monkeys and nature.

### *Providing trees for howler monkeys*

Visitors to the Primate and Wildlife Research Station have been instructed about the importance that a native plant nursery has for the conservation of the howler monkey habitat, in addition to the activities related to the production of native plants. People have selected suitable sites for planting a total of 524 native trees. With this activity, local people will participate directly in the recuperation of the black howler monkey population by taking an active role in selecting plant species and suitable sites to plant them

## A festival for black howler monkeys

The *International Week of the Black Howler Monkey* is a unique event, where the importance of conserving black howler monkeys is promoted. It is both an academic and cultural festival, in which both local and federal government representatives participate, along with educational institutions, NGOs, students, researchers, local businesses and civil society. The objective is to reach out all the local inhabitants by offering them enjoyable activities and informative presentations. Since 2013 this event has been officially established as an annual celebration during the month of November.

This festival has already been celebrated three times, with outstanding success. The festival has taken

place in the central park of the municipality. It has had between 4,000 - 6,000 visitors each year, and the participation of more than 25 educational institutions and five local businesses (Serio-Silva & Vidal-García 2013; 2014; 2015). Different stands and demonstrations, along with workshops were assembled for the visitors. We provided guided tours at the Primate and Wildlife Research Station, where visitors were able to appreciate the howler monkeys in their habitat, we explained about the importance of monitoring primates and conserving their habitat. Furthermore, during the entire week, experts and students gave conferences and workshops in an informal manner to the local inhabitants, emphasizing all themes related to howler monkeys. Over the course of the week cultural attractions involving book presentations, dances, musical and theatrical presentations, workshops, poem readings, and sports activities are offered to the general public. All activities were geared towards a greater awareness of the black howler monkey, ensuring its place as an emblematic species of the municipality of Balancán.

For the second celebration of the International Week of the Black Howler Monkey, in addition to the previously mentioned activities, the goal of the festival was expanded to include not only the conservation of howler monkeys, but also of other emblematic species. Thus in 2014, the white turtle (*Dermatemys mawii*), which is considered as critically endangered in the IUCN Red List (Vogt *et al*. 2006), was also a focus of attention. Similarly, in 2015, the guest species was the Mexican crocodile (*Crocodylus moreletii*), which is an important species around the Usumacinta River. This event has had a wide coverage across social networks and local communication media, acquiring a great social relevance and participation by the community, local government and schools (Figure 2).

## DISCUSSION

Involving local inhabitants in the conservation of endangered primates species and creating awareness of the importance of maintaining natural resources is a crucial task for conservation researchers, above all in areas that are facing rapid changes both in the environment and in attitudes regarding environmental protection (Hill 2002; Brown 2002; Stem *et al*. 2003; Claus *et al*. 2010). Participatory projects should take into consideration attitudes towards natural resources, which will vary according to the area, the relationships among different ethnic groups and external cultural influences (Berkes 2004; Arjunan *et al*. 2006). In Balancán, it was necessary to identify the different stakeholders involved in the conservation of black howler monkeys in order to collaborate with them in activities of mutual benefit.

Participation can occur to varying extents, depending on the motivations of those participating (Hill 2002; Berkes 2004,2007; Lepp 2007). In our project, participation has focused on four major aspects: 1) the involvement of local people in activities in support of researchers, 2) the development of local arts and crafts as a source of income, unprecedented in the region, 3) advice to educational institutions through joint conservation activities and project collaborations and 4) the implementation of activities for the restoration of the habitat of howler monkeys and other species.

The development of a participatory approach for the conservation of the howler monkey has been a long process. Community-based conservation by means of identifying, planning and executing projects requires important efforts that, at times, are not accepted by all stakeholders, as the negative effects of past and current culture and traditions regarding howler monkeys are difficult to counteract. However, with sensitivity to local needs, such efforts can also offer very positive results, as we have seen in our current efforts, aiming to improve the sense of community and sustainability of the Balancán community. This could be crucial to the survival of the black howler monkey because their populations reside on the land owned by local community members (Horwich 1990; Horwich *et al*. 2011).

### People helping howlers, howlers helping people

Both children and adults from Balancán have participated in activities directed towards instilling a sense of pride in the black howler monkeys. Through these actions we believe that monkeys are slowly being converted into both a cultural and ecological icon. People have understood the importance of howler monkeys, and they show a genuine desire to contribute towards

their conservation and the well-being of the community (Brook *et al*. 2003; Lepp 2007; Horwich *et al.* 2011). In Balancán, howler monkeys could be considered as flagship species, to promote the *in situ* conservation, they are naturally distributed there, they have an significant role in the environment as primary dispersers and, the local people have recognized their importance giving them their support (Dietz *et al*. 1994). Similar examples, where the community-based conservation has been successfully implemented have been reported with other species of primates, such as golden langur (*Trachypithecus geei*) in India (Allendorf *et al*. 2013), golden-headed lion tamarins (*Lentopithecus chrysomelas*) and golden lion tamarins (*L. chrysopygus* and *L. caissara*) in Brazil (Dietz *et al*. 1994), yellow tailed woolly monkey (*Oreonax flavicauda)* in Peru (Shanee & Shanee 2009), spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) in Yucatán Peninsula of México (Ramos Fernández *et al*. 2003), and howler monkeys (*A. pigra*) in Belize (Horwich 1990). In our project, in addition to the community participation, we have implemented an educative program among all levels (since elementary to undergrad schools) in which we teach students information about primates and other natural resources, we have established collaboration with institutions and local government in order to provide courses, environment education and advisory.

The Reserve *Cascadas de Reforma*, close to the Moral-Reforma archaeological site, is a strategic location for promoting the conservation of howler monkeys and educating visitors (Stem *et al*. 2003; Palomeque-Martínez *et al*. 2011). Their presence in these places gives them extra values and appreciation since other perspectives (such as economic and cultural) and it encourage people to protect them. Local inhabitants have begun to collaborate in actions to achieve a more attractive space for tourists, with the goal of receiving more visitors and, as a result, higher economic benefits (Brown 2002; Claus *et al*. 2010; López-Hernández 2011a). In the case of Balancán, ecotourism could be a means of generating additional income and promoting wildlife conservation without degrading the environment.

In Belize and Costa Rica it has been reported that the presence of tourists can have short- and long-term negative impacts on archaeological sites with the presence of howler monkeys (Farell & Marion 2001; Grossberg *et al.* 2003). However, these impacts could be mitigated through effective guide training, limiting tourist group size, or increasing entrance fees to natural reserves or archeological sites (Farell & Marion 2001). In case of Balancán, in addition to this actions, a continue program of environmental education may reduce impacts and motivate tourists and local people to respect howler monkeys and to appreciate the cultural heritage of this region.

The creation and sale of arts and crafts at the site has also been very successful, since the handicrafts are representative not only of howler monkeys and their habitat but also of the regional culture, facilitated by the proximity to the Mayan archaeological area. Empowering communities by integrating them in ecotourism ventures such as this has provided woman with the opportunity to contribute to the local economy, which is not common in rural communities in this region (Boserup 2007). Such empowerment can have an important positive impact on the ability of women to access health, education and additional sources of income (Duflo 2012). Other examples in Latin America, in which communities have been encouraged to sell handicrafts made with local materials that complement ecotouristic activities, such as the experiences in Amazonian Peru, highlight the potential benefits of handicraft sales in the local economy (Hill & Hill 2011). Similarly, in the region of Punta Laguna, in the Yucatán Peninsula of Mexico, ecotourism promotes local development and is an important tool for conserving biodiversity (García-Frapolli *et al*. 2013).

Constant interaction with schools and the local government, in addition to our constant supervision and physical presence in the area, will help local members to become increasingly involved and to take the projects as their own, once they recognize the potential personal benefits (Spiteri & Nepal 2006; Senko *et al*. 2011). However, it is necessary to evaluate the benefits of our activities over the medium and long time. Our research team has been working in this area for more than 10 years, which generates an increasing level of credibility with local inhabitants and institutions (Papps 1996; New 2010). People recognize us as scientific and researchers and they know about our work and presence among years. Local people prefer receiving information from scientists, because the scientific world has far more credibility (Sips *et al*. 2013). Then, a big challenge has been developing mutual credibility in the communication about the benefits of

conservation between the different people involved (Rowan 1994). Our communication about the project to the community always has been transparent and direct, and we include the local representative and participation.

By involving the different sectors from the community in activities related to the conservation of the black howler monkey, we are also trying to develop a model of communication between scientists, civil servants and local inhabitants, with the goal of establishing a joint cooperation that would bring mutual benefits (Rowan 1994), as it happens in Belize in *The Community Baboon Sanctuary*, in the Manas Biosphere (Assam, India), the *Yellow Tailed Woolly Monkey Conservation Projec*t in Perú, the golden-headed lion tamarins in Brazil, and the community-based CREMA in Ghana, where people from several communities have pledged to conserve their lands for different species of primates (Horwich, 1990; Dietz *et al*. 1994; Horwich *et al*. 2011; Howich *et al*. 2015). Our project also includes a high degree of participation of local people, but involving local politicians and educative institutions too.

It is important to continue offering alternatives that could bring additional benefits to members of the community in promoting positive attitudes towards the environment, which may be fostered by a number of institutions and organizations (Archabald & Naughton-Treves 2001; Campbell & Vainio-Mattila 2003, Spiteri & Nepal 2006). The activities carried out until now have been compatible with the conservation of the black howler monkey and its habitat (Spiteri & Nepal 2006; López-Hernández 2011b), which, we believe, is a consequence of a gradual, continuous and genuine empowerment within the community. The next step involves establishing additional means of evaluation and a continuous education program in order to sustain these activities over the long-term (Fiallo & Jacobson 1995; Sah & Heinen 2001; Hutton & Leader-Williams 2003).

## CONCLUSIONS

The Research-Action project of Balancán and the initiative to involve local inhabitants arose from the necessity to give back to the community that allowed us to carry out research work in their vicinity. Efforts to conserve black howler monkeys and other endangered species will not be successful without considering local people, educative institutions and politics. Local people are ultimately who decide whether or not to deforest, to conserve primate habitats, to hunt or eat them. However, simply offering information is not enough in sites which are suffering from extreme poverty, as local inhabitants have needs that go beyond their desire to conserve or not to conserve, for which it is also necessary to establish programs with economic incentives besides the need for conservation of habitat. However, government financing of research projects in Mexico does not allow for long-term planning, as funding is usually renewed on an annual basis. Therefore, our biggest challenge has been planning sustainable and attractive activities for local inhabitants yet at the same time sustainable over time and directed by members of the local community themselves.

The role of scientific knowledge, when working with local communities, is encouraging curiosity and awareness of conservation issues. In the case of schoolchildren, it allows them to understand the importance of protecting and respecting the environment from an early age; in case of adults, we can promote awareness and practical activities with economic incentives. Most importantly, the greatest motivation for continuing efforts rests on the new sense of pride that local inhabitants have developed around howler monkeys and the natural wealth of Balancán. The current challenge centers on the creation of materials for disseminating knowledge, planned according to the needs of locals, in addition to the evaluation of the impact of these programs on the awareness and understanding of inhabitants.

Our role as scientists has been to provide information to the local inhabitants in a simple and accessible manner, in addition to education for increasing social awareness and interest in the conservation of Mexican primates. Our model is based on a continuous cycle of education-research-conservation, in addition to empowering community members in benefit of the environment, hopefully with positive and sustainable results for howler monkey and similar endangered species in this region.

## ACKNOWLEDGMENTS

We would like to Dr. Rogério Grassetto Teixeira da Cunha for his useful and professional suggestions and the reviewers for their time and valuable remarks. This project has been possible thanks to the support offered by the National Commission of Protected Areas (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, CONANP) during the 2013, 2014 and 2015 PROCER projects. The authors thank the people who helped with interviewing in the different communities and that led informative workshops and advised community members in the establishment of work groups: Mayra Alvarado Villalobos (INECOL), Hilda María Díaz-López, Bertha Valenzuela Córdova, Ricardo Collado Torres (UJAT), Celina Oliva-Uribe, Lorena Monserrat Ayala Camacho, Tonatiuh Fernando Serrano Plascencia (TESH) and Karen Ahlem Esper-Reyes (UAEM). The participatory conservation activities referenced in this document would not have been achieved without intervention and management by local and federal representatives. For their support we thank Claudia Zenteno Ruiz, Secretary of Natural Resources of Tabasco (Secretaría de Recursos Naturales de Tabasco-SERNAPAM), Lilia Maria Gama Campillo (UJAT), Graciela Parra López, Adminstrator of Revenue of Balancán Municipality (Sindico de Hacienda del Municipio de Balancán 2013-2015), Antonio Balandra Montes de Oca (local television channel) and Jorge Alberto Lezama Suárez, Director of the Rios Technological Institute (ITSR- Balancán). Special thanks to Allison Marie Jermain who translated the manuscript from its original version in Spanish. We are really thankful with family Tejero Jerónimo for their support in our research-action project.

## BIBLIOGRAPHY

Allendorf TD, Das R, Bose A, Ray B, Chaudhuri KD, Brock S & RH Horwich (2013) Motivations of the community forest protection forces of the Manas Biosphere Reserve in Assam, India. *International Journal of Sustainable Development & World Ecology* 20:426-432.

Andresen E (2002) Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation pattern on the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 34:261-272.

Anker R, Buvinic M & NH Youssef (1982) *Women's roles and population trends in the third world*. Routledge, London, UK. 287 pp.

Archabald K & L Naughton-Treves (2001) Tourism revenue-sharing around national parks in Western Uganda: Early efforts to identify and reward local communities. *Environmental Conservation* 28:135-149.

Arjunan M, Holmes C, Puyravaud JP & P Davidar (2006) Do developmental initiatives influence local attitudes toward conservation? A case study from the Kalakad–Mundanthurai Tiger Reserve, India. *Journal of Environmental Management* 79:188-197.

Berg BL (2004) *Qualitative Research Methods for the Social Sciences*. Pearson Education Inc. Boston, USA. 305 pp.

Berkes F (2004) Rethinking community-Based conservation. *Conservation Biology* 18(3):621-630.

Berkes F (2007) Community-Based Conservation in a Globalized World. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(39):15188-15193.

Boserup E (2007) *Women´s Role in Economic Development*. EarthScan, London, Sterling, VA. 306 pp

Brook A, Zint M & R De Young (2003) Landowners' responses to an endangered species act listing and implications for encouraging conservation. *Conservation Biology* 17(6):1638-1649.

Brown K (2002) Innovations for Conservation and Development. *The Geographical Journal* 168(1):6-17.

Bryman A, Teevan JJ & E Bell (2009) *Social Research Methods*. Oxford University Press, UK. 432 pp.

Campbell LM & A Vainio-Mattila (2003) Participatory Development and Community-Based Conservation: Opportunities Missed for Lessons Learned? *Human Ecology* 31(3):417-437.

Chapman C & C Peres (2001) Primate Conservation in the New Millennium: The Role of Scientists. *Evolutionary Anthropology* 10:16-33.

Claus CA, Chan KMA & T Satterfield (2010) The roles of people in conservation. In: Sodhi NS & PR Ehrlich (eds.) *Conservation Biology for All*. Oxford University Press. Oxford, UK. pp. 262-283.

Cortés-Ortiz L, Duda TF, Canales-Espinosa D, García-Orduña F, Rodríguez-Luna E & E Bermingham (2007) Hybridization in Large-Bodied New World Primates. *Genetics Society of America* 176:2421-2425.

Cuarón AD, Morales A, Shedden A, Rodriguez-Luna E, de Grammont PC & L Cortés-Ortiz (2008a) *Ateles geoffroyi*. The IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org (Accessed 10-VIII-2016).

Cuarón AD, Shedden A, Rodríguez-Luna E, de Grammont PC & Link A (2008b) *Alouatta palliata* ssp mexicana. The IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org (Accessed 13-VIII-2016).

Dietz JM, Dietz LA & EY Nagagata (1994) The effective use of flagship species for Conservation of biodiversity: the example of lion tamarins in Brazil. In: Olney PJS, Mace GM & ATC Feistner (eds.) *Creative Conservation: Interactive management of wild and captive animals*. Chapman & Hall, London. Pp. 32-49.

Duflo E (2012) Women Empowerment and Economic Development. *Journal of Economic Literature* 50(4):1051-1079.

Estrada A & R Coates-Estrada (1995) La contracción y fragmentación de las selvas y poblaciones de primates silves-

tres: el caso de los Tuxtlas, Veracruz. In: Rodríguez-Luna E, Cortés-Ortíz L & J Martínez-Contreras (eds.) *Estudios primatológicos en México*. Universidad Veracruzana, Xalapa, México. Pp. 45-70.

Farell TA & J Marion (2001) Identifying and assessing ecotourism visitor impacts at eight protected areas in Costa Rica and Belize. *Environmental Conservation* 28(3):215-225.

Fiallo E & S Jacobson (1995) Local communities and protected areas: Attitudes of rural residents towards conservation and Machalilla National Park, Ecuador. *Environmental Conservation* 22:241-249.

Galindo AA, Ruiz AS, Zenteno RE, Sol SA, Bouchot CC & RM Izquierdo (2000) *Diagnóstico Integral de las Cascadas de Reforma, Balancán, Tabasco: Sustento Técnico de la Propuesta de Decreto de un Área Natural Protegida*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco. México. 95 pp.

García-Frapolli E, Bonilla-Moheno M & G Ramos-Fernández (2013) Community Conservation in Punta Laguna: A Case of Adaptive Ecotourism Management. In: Porter-Bolland L, Ruiz- Mallén I, Camacho- Benavides C & SR McCandless (eds.) *Community Action for Conservation: Mexican Experiences*. Springer. New York, USA. pp. 101-113.

Grossberg R, Treves A & L Naughton-Treves (2003) The incidental ecotourist: measuring visitor impacts on endangered howler monkeys at a Belizean archaeological site. *Environmental Conservation* 30(1):40-51.

Hill CM (2002) Primate Conservation and Local Communities-Ethical Issues and Debates. *American Anthropologist* 104(4):1184-1194.

Hill J & R Hill (2011) Ecotourism in Amazonian Peru: uniting tourism, conservation and community development. *Geography* 96:75-85.

Horwich RH (1990) How to develop a community sanctuary-an experimental approach to the conservation of private lands. *Oryx* 24(2):95-102

Horwich RH, Lyon J & A Bose (2011) What Belize can teach us about grassroots conservation. *Solutions* 2(3):51-58

Horwich RH, Shanee S, Shanee N, Bose A, Fenn M & J Chakraborty (2015) Creating Modern Community Conservation Organizations and Institutions to Effect Successful Forest Conservation Change. In: Zlatic (ed.) *Precious Forests - Precious Earth*. InTech. Rijeka, Croatia. Pp. 131-162

Horwich RH & ED Johnson (1986) Geographical distribution of black howler (*Alouatta pigra*) in Central America. *Primates* 27:53-62.

Hutton J & N Leader-Williams (2003) Sustainable use and incentive-driven conservation: Realigning human and conservation interests. *Oryx* 37:215-226.

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática-INEGI (2010) Conteo Nacional de Población y Vivienda ITER2005-Tabasco. www.inegi.org.mx (Accessed 15-VIII-2016)

Instituto Nacional para el Federalismo y Desarrollo Municipal-INADEF (2015) Gobierno del Estado de Tabasco-2015. Enciclopedia de Los Municipios y Delegaciones de México, Estado de Tabasco. www.inafed.gob.mx (Accessed 15-VIII-2016)

Juárez-Cossío D (2003) Moral Reforma: en la senda de Xibalbá. *Revista Arqueología Mexicana* 11(61):38-43.

Kluckhohn FR (1940) The Participant-Observer Technique in Small Communities. *American Journal of Sociology* 46(3):331-343.

Lepp A (2007) Residents' attitudes towards tourism in Bigodi village, Uganda. *Tourism Management* 28:876-885.

López-Hernández ES, Rodríguez-Ocaña L & AR Rodríguez-Luna (2011a) Etnoecoturismo, enfoque alternativo de sustentabilidad en la Sierra. In: López-Hernández ES (ed.) *Educación Ambiental para la Conservación de la Biodiversidad. Base de Información para la Sierra de Tabasco*. UJAT. Tabasco, México. Pp. 211-238.

López-Hernández ES, Puente-Pardo E & AR Rodríguez-Luna (2011b) Modelo de educación ambiental para la conservación y sustentabilidad de la biodiversidad. In: López-Hernández ES (ed.) *Educación Ambiental para la Conservación de la Biodiversidad. Base de Información para la Sierra de Tabasco*. UJAT. Tabasco, México. Pp. 129-150.

Marsh LK, Cuarón AD, Cortés-Ortiz L, Shedden A, Rodríguez-Luna E & PC de Grammont (2008) *Alouatta pigra*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. www.iucnredlist.org (Visited on 15-VIII-2016).

Marsh LK, Chapman CA, Arroyo-Rodriguez V, Cobden, AK, Dunn J, Gabriel DN, Ghai RR, Nijman V, Reyna-Hurtado R, Serio-Silva JC, Silva-Lopez G & MD Wasserman (2013) Primates in Fragments 10 Years Later: Once and Future Goals. In: Marsh LK & CA Chapman (eds.) *Primates in Fragments: Complexity and Resilience, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer. New York, USA. Pp. 503-523.

Martin S (2003) Moral-Reforma y la contienda por el oriente de Tabasco. *Revista Arqueología Mexicana* 11(61):44-47.

New TR (2010) Butterfly conservation in Australia: the importance of community participation. *Journal of Insect Conservation* 14:305-311.

Palomeque-Martínez I, Contreras-Rodríguez I, Castillo-Acosta O, Canul-Hernández J, Cámara-Cabrales L, Hernández-Trejo H, García-Pérez AL, Izquierdo-Valenzuela S, Zequeira-Larios C & J Zavala-Cruz (2011) Vegetación y uso del suelo de la Reserva Ecológica Cascadas de Reforma, Balancán, Tabasco. *Kuxulkab' Revista de Divulgación. División Académica de Ciencias Biológicas de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco* 32(17):49-59.

Papps D (1996) Commonwealth and state government frameworks for recovery planning for threatened species and communities. In: Stephens S & S Maxwell (eds.) *Back from the Brink: Refining the Threatened Species Recovery Process*. Beatty & Sons. Chipping Norton, NSW, Australia. Pp 28-36.

Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC, Chapman CA & YM Bonilla-Sánchez (2013) Resource use in a Landscape Matrix by an Arboreal Primate: Evidence of Supplementation in Black howlers (*Alouatta pigra*). *International Journal of Primatology* 34:714-731.

Ramos-Fernández G, Vick LG, Aureli F, Schaffner C & DM Taub (2003) Behavioral ecology and conservation status of spider

monkeys in the Otoch ma'ax yetel kooh protected area. Neotropical. *Primates* 11:157-160.

Righini N, Serio-Silva JC, Rico-Gray V & R Martínez-Mota (2004) Effect of different primate species on germination of *Ficus* (Urostigma) seeds. *Zoo Biology* 23:273-278.

Rowan KE (1994) The technical and democratic approaches to risk situations: Their appeal, limitations, and Rhetorical alternative. *Argumentation* 8(4):391-409.

Rylands AB, Groves CP, Mittermeier RA, Cortés-Ortiz L & JH Hines (2006) Taxonomy and Distributions of Mesoamerican Primates. In: Estrada A, Garber PA, Pavelka M & L Luecke (eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. Springer. New York, USA. pp. 29-79.

Sah J & J Heinen (2001) Wetland resource use and conservation attitudes among indigenous and migrant people in Ghodaghodi Lake area, Nepal. *Environmental Conservation* 28:345-356.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (2012) *Programa de Acción para la Conservación de las Especies: Primates, Mono Araña (Ateles geoffroyi) y Monos Aulladores (Alouatta palliata, Alouatta pigra)*. Oropeza-Hernández P & E Rendón-Hernández (eds.), México. 53 pp.

Senko J, Schneller AJ, Solis J, Ollervides F & WJ Nichols (2011) People helping turtles, turtles helping people: Understanding resident attitudes towards sea turtle conservation and opportunities for enhanced community participation in Bahia Magdalena, Mexico. *Ocean & Coastal Management* 54:148-157.

Serio-Silva JC, Pozo-Montuy G, Bonilla Sánchez YM, Vidal-García F, García-Feria L & F Espinosa-Gómez (2011) Contribuciones al conocimiento de los primates de Tabasco y su valor para el planteamiento de estrategias de conservación. In: Dias PA, Rangel-Negrín A & D Canales-Espinosa (eds.) *La conservación de los primates en México*. COVEICyDET, Veracruz, México. Pp. 44-58.

Serio-Silva JC & V Rico-Gray (2002) Interacting of forest fragmentation and howler monkey foraging on germination and dispersal of fig seeds. *Oryx* 36:266-271.

Serio-Silva JC & F Vidal-García (2013) Restauración y Establecimiento de Áreas de Conectividad para los Primates en los estados de Veracruz, Tabasco y Chiapas. Informe Final de Proyecto PROCER (CONANP). Convenio: PROCER/DGOR/05/2013, Instituto de Ecología A. C. 441 pp. Unpublished report.

Serio-Silva JC & F Vidal-García (2014) Fortalecimiento para la conectividad y restauración del hábitat de los primates en los estados de Veracruz y Tabasco. Informe Final de Proyecto PROCER (CONANP). Convenio: PROCER/DRPC-GM/05/2014, Instituto de Ecología A. C. 549 pp. Unpublished report.

Serio-Silva JC & F Vidal-García (2015) Actividades estratégicas de conservación de primates en Veracruz y Tabasco. Comisión Nacional de Areas Naturales Protegidas. Informe Final de Proyecto PROCER (CONANP). Convenio: PROCER/DRPCGM/05/2015, Instituto de Ecología A. C. 284 pp. Unpublished report.

Shanee S & N Shanee (2009) A new conservation NGO, neotropical primate conservation: Project experiences in Peru. *International NGO Journal* 4(7):329-332.

Sips K, Craps M & A Dewulf A (2013) Local participation in complex technological projects as bridging between different communities in Belgium. *Knowledge Management for Development Journal* 9(3):95-115.

Smith JD (1970) The systematic status of black howler monkeys, *Alouatta pigra* Lawrence. *Journal of Mammalogy* 51:358-369.

Stem CJ, Lassoie JP, Lee DR, Deshler DD & JW Schelhas (2003) Community Participation in Ecotourism Benefits: The Link to Conservation Practices and Perspectives. *Society & Natural Resources* 16(5):387-413.

Spiteri A & K Nepal (2006) Incentive-Based Conservation Programs in Developing Countries: A Review of Some Key Issues and Suggestions for Improvements. *Environmental Management* 37:1-14.

Vidal-García F (2010) *Distribución espacial de los monos aulladores* (Alouatta pigra y Alouatta palliata mexicana) *en el estado de Tabasco: uso del modelado de distribución potencial y verificación en campo*. M.Sc. Thesis. Instituto de Ecología A. C. 69 pp.

Vidal-García F (2015) *Distribución actual de primates en México: la verificación de modelos como herramienta de conservación*. Ph.D. Dissertation. Instituto de Ecología A. C. 144 pp

Vogt RC, González-Porter GP & PP Van Dijk (2006) *Dermatemys mawii*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. www.iucnredlist.org (15-VIII-2016).

# Maternal condition determines infant sex in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in Mexico

Pedro Américo D. Dias[1]*, Alejandro Coyohua-Fuentes[1], Domingo Canales-Espinosa[1] and Ariadna Rangel-Negrín[1]

[1]*Laboratorio de Ecología del Comportamiento de Primates, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Av. Dr. Luis Castelazo Ayala S/N, Colonia Industrial Animas, CP 91190, Xalapa, Veracruz, Mexico.*

*paddias@hotmail.com

**Abstract**

There is growing evidence that skewed sex ratios at birth may be influenced by maternal condition around the moment of conception. During 7 years, we monitored 11 groups of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) comprising 45 adult females, and analyzed whether off–spring sex was related to maternal condition around conception measured as: 1) the amount of ingested fruit; 2) the occurrence of lactation; 3) the sex of the previous infant; 4) the survival of the previous infant; 5) habitat quality. The probability to produce a son was higher for females that were not lactating around conception. However, this effect was probably determined by a positive relationship between male infant mortality and the conception of sons. Our results call for research on the physiological mechanisms underlying these patterns to better understand the adaptive significance of sex allocation in black howler monkeys.

**Resumen**

**La condición materna determina el sexo de los infantes en monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) en México**

La evidencia de que el sesgo en la proporción sexual de las crías parece relacionarse con la variación en la condición física de las hembras cerca del momento de la concepción es cada vez más contundente. Durante 7 años, monitoreamos 11 grupos de monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) y un total de 45 hembras adultas, para determinar si el sexo de sus crías estaba relacionado con su condición al momento de la concepción medida como: 1) la cantidad de fruta ingerida; 2) la ocurrencia de lactancia; 3) el sexo de la cría anterior; 4) la supervivencia de la cría anterior; 5) la calidad del hábitat. La probabilidad de producir un hijo fue mayor en hembras que no estaban lactando al momento de la concepción. Sin embargo, este efecto fue probablemente determinado por una relación positiva entre la mortalidad de las crías macho y la concepción de machos. Necesitamos investigar los mecanismos fisiológicos subyacentes a estos resultados para comprender el valor adaptativo de la variación en la determinación del sexo en los monos aulladores negros.

**Key words**
Habitat quality, lactation, sex allocation, sex ratio.

**Palabras clave**
Calidad del hábitat, determinación del sexo, lactancia, proporción sexual.

Dias PAD, Coyohua-Fuentes A, Canales-Espinosa D & A Rangel-Negrín (2018) Maternal condition determines infant sex in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in Mexico. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz. *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 519-529.

## INTRODUCTION

Why do some animal species have skewed sex ratios at birth? This question has been the focus of abundant research, and sex allocation theory continues to be an important topic in behavioral ecology (Cameron 2004; Silk & Brown 2004). Whereas the ultimate evolutionary significance of sex ratios that deviate from unity is still disputed, there is consensus over the importance of understanding variation in sex ratios, as sex ratios influence many dimensions of animal reproductive strategies, behavior and demography (Clutton-Brock & Iason 1986; West & Sheldon 2002; Silk & Brown 2004).

Attention has recently been drawn to the study of proximate explanations for sex ratios at birth, resulting in growing evidence that the physiological mechanism for sex determination is linked to the maternal condition around the time of conception: variation in intrauterine glucose levels (Cameron 2004), fluctuation in hormone levels (James 2008), and asynchrony in embryo development (Krackow 1995), which are related to maternal condition, explain variation in infant sex at birth in several species. For instance, in tammar wallabies (*Macropus eugenii*), high access to food resources causes increased glucose levels in females, which in turn favors the production of daughters (Schwanz & Robert 2014). In several bird species, elevated levels of circulating glucocorticoids also skew sex ratios at birth in favor of females (e.g., Japanese quails, *Coturnix japonica*: Love *et al*. 2005; white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys*: Bonier *et al*. 2007). Despite such progress, most studies about sex determination in wild mammals still rely on indirect measures of maternal condition around the time of conception, as it remains difficult to monitor female reproductive physiology non-invasively, and long-term datasets are required to perform empirical tests of proximate or ultimate hypothesis of sex bias in long-lived animals. Examples of indirect measures of maternal condition include rainfall (red deer, *Cervus elaphus*: Kruuk *et al*. 1999; black rhinoceros: *Diceros bicornis minor*: Law *et al*. 2014), dominance rank (primates: van Schaik & Hrdy 1991; Schino 2004), age (olive baboons, *Papio anubis*: Packer *et al*. 2000; ungulates: Saltz 2001; bighorn sheep, *Ovis canadensis*: Martin & Festa-Bianchet 2011), lactation around the time of conception (American bisons, *Bison bison*: Rutberg 1986), and sex of preceding offspring (bighorn sheep: Hogg *et al*. 1992).

Biased sex ratios at birth have been observed in several monotocus primate species. Most studies of sex allocation in primates have used female dominance rank as a proxy to maternal condition, based on evidence that dominant females have priority of access to resources (Silk & Brown 2004), which should grant them better body condition compared to more subordinate females. At the species level, variation in female dominance rank has been found to explain differences in the number of male and female progeny in some studies, but overall there is no consistent relationship between dominance rank and offspring sex (Schino 2004; Silk *et al*. 2005). This inconsistency may be due to the use of an inaccurate measure of female condition (e.g., dominance rank does not always correlate positively with body condition: Dittus 1998) or to reduced statistical power in most studies (Schino 2004). Only three studies have used direct measures of female condition around conception. In toque macaques (*Macaca sinica*) mothers with higher body weight have more sons, whereas those in moderate condition give birth to more daughters, but both effects are expressed most strongly among mothers of high rank (Dittus 1998). In contrast, infant sex in olive baboons is not related to maternal condition or maternal dominance rank (Silk & Strum 2007); and fatter rhesus macaque (*Macaca mulatta*) females do not give birth to infants of a particular sex (Berman 1988). These three species have polygynous mating systems, female philopatry, and matrilineal social relationships, which are biological traits that have been used to explain variation in sex allocation in mammals (Trivers & Willard 1973; Clark 1978; Silk 1983). Thus, as predicted by evolutionary theory (Trivers & Willard 1973), covariance between sex ratios at birth and maternal condition would be expected to occur. Therefore, there is also inconsistency among the results of studies that have used direct measures of maternal condition, highlighting the importance of further exploration of interindividual variation in birth sex ratios in primates.

We have previously reported a 2:1 male to female sex ratio at birth in a population of black howler monkeys (*Alouatta pigra*: Dias *et al*. 2015), a proportion that differs significantly from unity (Binomial probability test, $P = 0.002$, $N = 96$ births). The aim of the present

study was to determine which factors could explain this skew. In this population, black howler monkeys live in groups of two to 13 individuals, including one to four adult males and one to four adult females, with an adult sex ratio that varies from 0.5 to 4 females per male (Dias *et al*. 2015). In this species no clear dominance hierarchies can be discerned among females and among males, although usually one male monopolizes reproduction (Van Belle *et al*. 2008, 2011). Both sexes leave their natal groups, and secondary dispersal has been also observed (Van Belle *et al*. 2009a; Dias *et al*. 2015). Mean lactation length is 14 months (Dias *et al*. 2011) and interbirth interval is 16 months (Dias *et al*. 2015, 2016). As gestation length is six months (Van Belle *et al*. 2009b) females may conceive while still lactating her about 10-month-old infant. Births are clustered in the wet season (71.9% of all births), indicating that conceptions are more frequent in the dry season, when the availability of energy-rich foods is lower (Schaffner *et al*. 2012).

The aim of the present study was to determine if offspring sex depended on maternal condition around conception in black howler monkeys. Maternal condition should be a function of both the investment in dependent offspring and the availability of resources for reproduction around conception. We assumed that the production and rearing of infant males is costlier than that of infant females because in black howler monkeys the body mass of adult males is 22-41% greater than that of females (Kelaita *et al*. 2011), and adult body size is reached at 5 yr by males and 4 yr by females (Kitchen 2000). Furthermore, in other howler monkey species, male weight gain during the first year of life is faster than in females (Froehlich *et al*. 1981; Leigh 1994). Therefore, as documented for other mammals (Gomendio *et al*. 1990), energetic investment in rearing male infants should be higher. We therefore expected that females in better condition would produce males, and the probability of conceiving a male would be higher when females had no dependent infants (i.e., were not lactating), when the previous infant was a female (i.e., lower energetic investment in rearing), and when the consumption of high-quality food resources was higher (fruits: Behie & Pavelka 2015). Howler monkeys currently live under very contrasting ecological conditions as a consequence of anthropogenic habitat disturbance (Arroyo-Rodríguez & Dias 2010). Habitat attributes could affect female behavior and physiology through a number of mechanisms, including variation in disease risk or stress levels (Rangel-Negrín *et al*. 2014; Canales-Espinosa *et al*. 2015). Therefore, we also explored the possibility that habitat quality indirectly affected sex determination in black howler monkeys.

## METHODS

### Ethical note

Our research protocols complied with the Mexican legal requirements and were approved by permits approved by SEMARNAT/SGPA/DGVS/01273/06 and SEMARNAT/SGPA/DGVS/04949/07.

### Study area and subjects

The study was conducted in the State of Campeche, Mexico. From February 2006 to February 2012 we studied 11 groups of black howler monkeys in 11 different forest fragments (Dias *et al*. 2014, 2015; Figure 1). Each year, each group was sampled at least twice in each climatic season (i.e. dry and rainy season). One group could only be sampled from 2006 to 2010, because the forest fragment in which it lived was logged. Demographic sampling during each season encompassed a mean (±SD) of 67 (± 5.4) days (range = 57-73 days). We accumulated a total of 10,083 sampling days, with a mean (±SD) of 918.5 (± 125.3) sampling days per group. All monkeys were individually recognizable by researchers via ankle bracelets or their natural anatomical and physiognomic characteristics, such as body size and proportions, scars, broken fingers, and genital morphology and pigmentation.

Each time a newborn was observed, its sex was recorded. The contrast of the white scrotum of male infants against their black pelage allows for the easy discrimination of sex from the moment of birth. Because infants (i.e. individuals < 12 months) are highly dependent on their mothers and cannot survive alone, when an infant could not be located for more than two sampling days, but the mother was still in the group, we considered that it died.

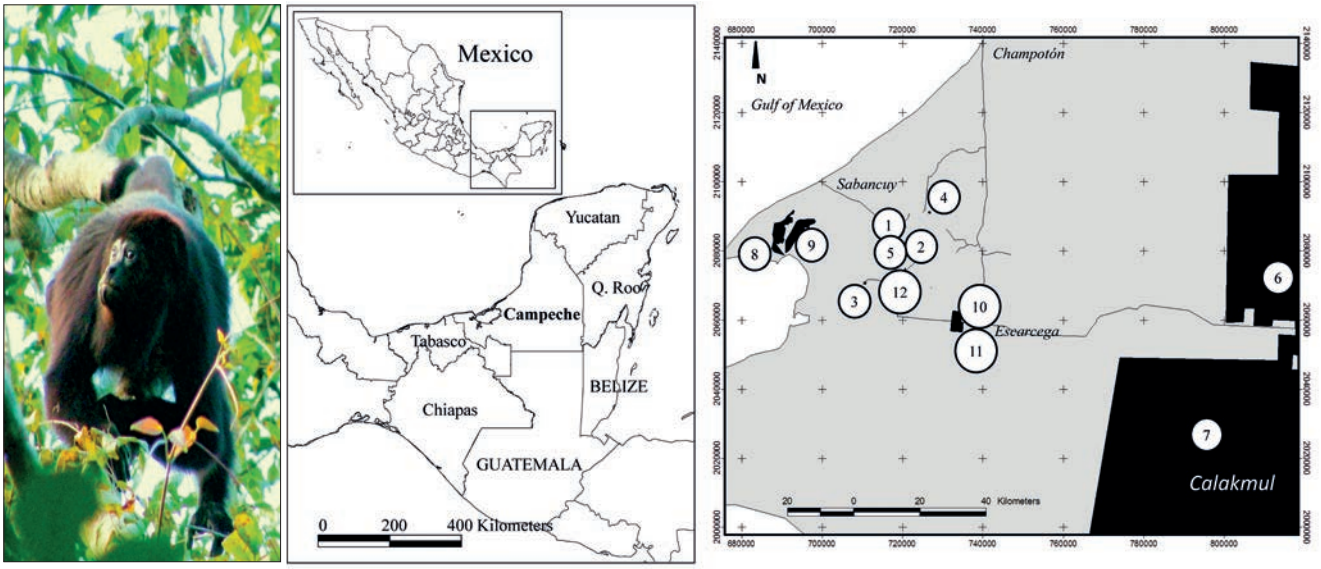


Figure 1. Location of the 11 groups of black howler monkeys studied in the state of Campeche, Mexico. Groups: 1 = AA Álamo; 2 = Chicbul; 3 = Manantiales; 4 = Oxcabal; 5 = R Álamo; 6 = Calakmul N; 7 = Calakmul S; 8 = Calaxchil; 9 = T61 Calax; 10 = Tormento N; 11 = Tomento S.

## Dietary data

Dietary data was collected for each adult female ($N$ = 45) in each group as described by Dias *et al*. (2011, 2014). Briefly, each female was observed during 1-hr focal samples, in which the duration of feeding episodes was recorded. Time spent feeding from fruits was multiplied by feeding rates to obtain an estimation of the amount of ingested fruit (in grams) as described in Dias *et al*. (2014). From these data, we calculated percentages of ingested fruit weight per female per sampling month. Mean (± SD) monthly sampling time per female was 3.2±5.8 h.

## Characterization of habitat quality

It has been previously proposed that habitat quality for howler monkeys is a function of the availability of habitat (both at a forest fragment and at a landscape scale), large trees, and plant species; and of population density (e.g., Arroyo-Rodríguez & Dias 2010; Arroyo-Rodríguez *et al*. 2013; Dias *et al*. 2014, 2015). Based on the methods described by Dias *et al*. (2013, 2014, 2015) we calculated these attributes for the fragment in which each sampled group lived (Table 1). With the resulting data we performed a cluster analysis to identify similarities among groups in the quality of their habitats. Two main clusters of quality of the habitat where the sampled groups lived were identified (Figure 2), which differed significantly in terms of fragment size (one-way ANOVA $F_{1,9}$ = 16.7, $P$ = 0.002), amount of habitat in surrounding landscape ($F_{1,9}$ = 54.4, $P$ < 0.001), basal area of trees ($F_{1,9}$ = 22.3, $P$ = 0.001), plant species richness ($F_{1,9}$ = 7.1, $P$ = 0.026), and population density ($F_{1,9}$ = 6.7, $P$ = 0.029). Therefore, in high-quality fragments the availability of habitat, large trees and plant species was higher than in low-quality fragments, whereas population density was lower.

## Statistical analysis

Given that gestation in black howler monkeys lasts *ca*. 184 days (Van Belle *et al*. 2009b), for each recorded birth we quantified the percentage of ingested fruit in the diet of each female and the occurrence of lactation (assessed through the observation of nipple contact: Rijt-Plooij & Plooij 1987) on the seventh month before birth date to characterize maternal state around conception. We additionally recorded the sex of the previous infant and whether it survived, and the quality of the fragment in which mothers lived. We performed generalized linear mixed models (GLMM) to explore relationships between predictive variables (Rabe-Hesketh *et al*. 2005). For categorical variables, such as the occurrence of lactation around conception or sex of previ-

Table 1. Attributes of the fragments occupied by 11 black howler monkey groups in Campeche, Mexico, studied between 2006 and 2012

| Group | Fragment size (ha)[a] | Amount of habitat in surrounding landscape (ha)[b] | Sum of basal areas of trees (cm)[c] | Plant species richness[c] | Population density (ind/km²)[d] |
|---|---|---|---|---|---|
| Low-quality fragments | | | | | |
| AA Álamo | 35.3 | 193.1 | 1,334.8 | 17 | 52.1 |
| Chicbul[e] | 5 | 33.7 | 1,436.2 | 16 | 120.0 |
| Manantiales | 50 | 268.5 | 1,626.1 | 22 | 28.0 |
| Oxcabal | 7 | 52.6 | 1,436.2 | 5 | 62.6 |
| R Álamo | 96 | 161.2 | 1,656.2 | 25 | 3.5 |
| Mean (±SE) | 38.7±16.7 | 141.8±44 | 1,497.9±61.5 | 17.0±3.4 | 53.2±19.6 |
| High-quality fragments | | | | | |
| Calakmul N | 51,503 | 1,190.8 | 3,003.9 | 22 | 5.3 |
| Calakmul S | 140,000 | 1,200 | 3,353.7 | 33 | 6.3 |
| Calaxchil | 3,000 | 985.6 | 2,577.9 | 24 | 1.9 |
| T61Calax | 300 | 540.1 | 2,237.9 | 25 | 2.5 |
| Tormento N | 600 | 1,017.4 | 1,920.8 | 26 | 10.1 |
| Tormento S | 800 | 1,097.5 | 2,650.4 | 29 | 15.9 |
| Mean (±SE) | 32,700.5±22,983.1 | 1,005.2±99.6 | 2,624.1±210 | 26.5±1.6 | 7±2.2 |

[a] This variable was log-transformed before analysis.
[b] Measured in 1,200 ha landscapes (Rangel-Negrín *et al*. 2014).
[c] Determined through ten 50 x 2 m linear transects inside each group's home range (Gentry 1982).
[d] Calculated through direct counts of individuals in each fragment (Dias *et al*. 2013).
[e] This group was only sampled from 2006 to 2010.

ous infant, we used GLMM with a binomial error structure and logit-link function. The percentage of ingested fruit in the diet of each female around conception was arcsine-square-root transformed and analyzed with Gaussian error structure and identity link function. We diagnosed model validity through distribution of residuals and quantile-quantile plots to verify normality and residuals plotted against predicted values to assess homogeneity.

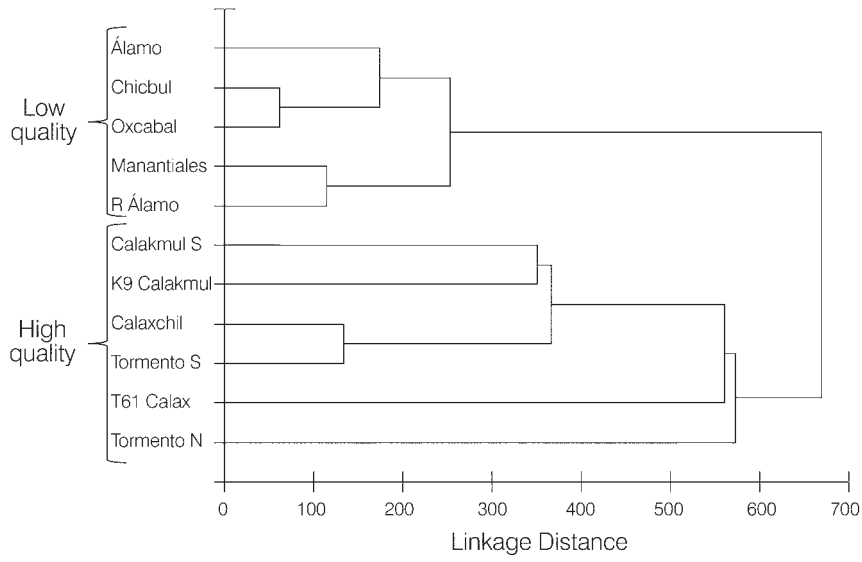


Figure 2. Similarity among habitats in attributes that define habitat quality for black howler monkeys in Campeche, Mexico, studied between 2006 and 2012.

For modeling predictors of infant sex we used GLMM with a binomial error structure and logit-link function, with infant sex as a binomial response variable (i.e., male/female) and the following predictive variables: 1) percentage of ingested fruit in the diet of each female around conception; 2) occurrence of lactation around conception; 3) sex of the previous infant; 4) survival of previous infant; 5) habitat quality. To assess collinearity among predictive variables we used the 'perturb' package (Hendrickx 2015) in R (R Development Core Team 2016). We

found that sex and survival of the previous infant had significant effects on parameter estimations of other predictors, so they were excluded from the final model. Female identity was included as a random factor in all GLMMs to account for repeated observations of females contributing more than one birth to the data set. GLMMs were performed with SPSS 20.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA).

## RESULTS

We recorded a total of 76 births for which mothers were observed in the putative conception month. Females had a frugivorous diet at conception (mean ± SD = 61.2 ± 13.4% of fruit in overall diet), with 58% of conceptions being associated with diets including 50-70% of fruit. Females were usually not lactating (72.4% of births) around conception. For 77.1% of births that were analyzed, the previous infant was a male and 48.7% of previous infants were dead by conception time. The sex of the previous infant significantly predicted its survival ($F_{1,74}$ = 13.3, $P$ < 0.001) and the occurrence of lactation at conception ($F_{1,74}$ = 10.1, $P$ = 0.002). Specifically, when the previous infant was a male, the probability that it survived was lower than when it was a female and mothers were not usually lactating around conception (Table 2).

We recorded 49 births in high-quality fragments and 27 in low-quality fragments. In high-quality fragments the proportion of fruit in the diet of females around conception was significantly higher than in low-quality fragments ($F_{1,74}$ = 6.3, $P$ = 0.014). When compared with high-quality fragments, in low-quality fragments there was a significantly lower proportion of births associated with lactation around conception ($F_{1,74}$ = 5.9, $P$ = 0.017), a lower proportion of previous infant survival ($F_{1,74}$ = 7.4, $P$ = 0.008), and a higher proportion of males born ($F_{1,74}$ = 5.6, $P$ = 0.020) (Table 3).

### Predictors of sex at birth

From the 76 births that were analyzed 57 corresponded to male births, which represented 75% of all births. Variation in the sex of infants was significantly explained by our model ($Z_{4,76}$ = 31.4, $P$ < 0.001; percentage of cases correctly predicted = 84.2%), although only the occurrence of lactation around conception had a significant effect. Specifically, male births were significantly more likely when mothers were not lactating at conception (GLMM estimate = -3.22, F = 18.7, $P$ <0.001).

## DISCUSSION

Maternal condition has been associated to offspring sex determination through a number of proximate mechanisms, including variation in uterine glucose levels, hormone levels, and sex biased embryo development (Krackow 1995; Cameron 2004; James 2008). We could not test these mechanisms in this study, but using indirect measures of maternal condition, we found support for the hypothesis that maternal condition around conception affects offspring sex determination in black howler monkeys. Our model indicated that the probability to conceive a male infant increased when females were not lactating around conception.

Lactation affects ovarian function. During lactation maternal energy is consistently diverted from reproduction to milk production, resulting on a negative energy balance which leads to lactational amenorrhea (Gittleman & Thompson 1988; Valeggia & Ellison 2004). Dependency of infants from maternal nursing correlates negatively with energy balance, such that energy balance shifts progressively towards a positive state as infants start complementing their diet with solid foods, allowing for the resumption of ovarian activity (Emery Thompson 2013a). The duration of lactational amenorrhea is highly variable both within and among individuals (e.g., humans: Wood 1994; chimpanzees, *Pan troglodytes*: Emery Thompson 2013b), but there is evidence that infant sex affects maternal investment in nursing. For instance, the nutritional value of milk (red deer: Landete-Castillejos *et al*. 2005; rhesus macaques: Hinde 2007; tammar wallaby: Robert & Braun 2012) and the duration of the lactation period (chimpanzees:

Table 2. Frequencies of previous infant survival and occurrence of lactation at conception according to the sex of the previous infant in black howler monkeys (N = 76 births) studied in Campeche (Mexico) between 2006 and 2012

| | | Sex of previous infant | |
|---|---|---|---|
| | | Male | Female |
| Previous infant survived? | Yes | 18 | 21 |
| | No | 33 | 4 |
| Lactation at conception? | Yes | 8 | 13 |
| | No | 43 | 12 |

Table 3. Frequencies of sex and survival of previous infant, and occurrence of lactation at conception according to habitat quality in black howler monkeys (N = 76 births) studied in Campeche (Mexico) between 2006 and 2012

| | | Habitat quality | |
|---|---|---|---|
| | | High | Low |
| Sex of previous infant | Male | 28 | 23 |
| | Female | 21 | 4 |
| Previous infant survived? | Yes | 31 | 8 |
| | No | 18 | 19 |
| Lactation at conception? | Yes | 18 | 3 |
| | No | 31 | 24 |

Fahy *et al*. 2014) may vary between sexes. Such differential investment should affect maternal energy balance, the timing of ovarian function resumption, and maternal condition around conception. Based on sex differences in maturation and adult body size (Froehlich *et al.* 1981; Leigh 1994; Kitchen 2000; Kelaita *et al*. 2011), we assumed that the production of male black howler monkeys was costlier than that of females, and therefore the probabilities of conceiving a male should increase with increasing maternal condition. Our results support this prediction, as more male births occurred when mothers were not lactating around conception. However, high maternal condition around the conception of a male was related to the death of a previous son, rather than being associated with the conception and rearing of a female infant, and therefore, lower maternal investment in previous offspring as observed in other mammals (e.g., bighorn sheep: Berube *et al*. 1996; fallow deer, *Dama dama*: Birgersson 1998). Sixty five percent of male infants analyzed as a previous birth died, whereas only 16% of females did. Therefore, high mortality of sons, and the consequent interruption in maternal investment in nursing, seems to be the main determinant of better maternal condition around the conception of males in this population of black howler monkeys.

This putative effect of nursing effort around conception on sex determination mediated by previous infant sex and survival probability had not been reported before in non-human primates. Compared to other mammals, primates have longer lactation (Dufour & Sauther 2002), which is the costlier part of the reproductive process of primate females (Emery Thompson 2013b). It is therefore possible that lactation is a better predictor of maternal condition than other indirect measures of maternal condition for which a physiological significance on females has not been demonstrated, such as dominance rank in some primate species. For instance, the basis for dominance relationships in spider monkeys is not well understood (Strier 1999): agonistic interactions and spatial displacements among female spider monkeys (*Ateles* spp.) are infrequent, making the discrimination of dominance relationships difficult (Aureli & Schaffner 2008). Therefore, using female dominance rank as a predictor of maternal condition in spider monkeys (Symington 1987) may be problematic. We thus consider that the use of nursing effort around conception represents an interesting area for future non-invasive research on sex allocation in primates.

Body weight has been used in previous studies of sex allocation in mammals as a proxy for maternal condition (e.g., toque macaques: Dittus 1998; roe deer, *Capreolus capreolus*: Hewison *et al*. 1999; red deer: Luna-Estrada *et al*. 2006). Due to the non-invasive character of our study, we could not determine body weights of females around conception. However, during periods of fruit scarcity howler monkeys lose weight (Glander 2006; Espinosa-Gómez *et al*. 2013), so we expected the amount of consumed fruit to have a positive effect on maternal condition, and therefore to affect sex determination. Furthermore, because fruits are the main source of soluble sugars in the diet of howler monkeys (Espinosa-Gómez *et al*. 2013), variation in fruit consumption should covary with circulating levels of glucose, which have recently been demonstrated to affect sex determination in mammals (Ryan *et al*. 2012; Schwanz & Robert 2014). Fruit consumption around conception did not have, however, a significant effect on sex alloca-

tion in our model. This result is probably linked to an important degree of reproductive seasonality in this population, as approximately 70% of all births occur in the wet season (Dias *et al*. 2015). The clustering of births is linked to a strategy of offsetting the energetic demands of lactation by consuming more fruits (Dias *et al*. 2011). This suggests that, because females prioritize synchronizing lactation with high availability of fruits over conceiving during periods of fruit abundance, variation in the amount of ingested fruit around conception is low. Thus, the dietary patterns of female black howler monkeys around conception are a poor predictor of sex determination. Still, results on female feeding behavior should be interpreted with caution due to small sample size.

Previous research has demonstrated that spatial and temporal environmental heterogeneity is linked to variation in maternal condition (Pederson & Harper 1984; Dittus 1998; Banks *et al*. 2008). We thus predicted that, because females sampled in this study lived in highly heterogeneous environmental conditions, if maternal condition determined offspring sex, sex ratios at birth should vary among fragments. Contrary to this prediction fragment quality had a non-significant effect on sex determination. Because low-quality fragment were associated with more male births, lower infant survival and fewer females lactating around conception, it is possible nevertheless that the above mentioned interplay of infant sex, infant survival and maternal condition is influenced by habitat quality, and that the lack of a direct effect of this variable on sex determination resulted from low statistical power (e.g., only 27 births were recorded in low-quality habitats, only four daughters were analyzed as a previous birth). Furthermore, we have previously suggested that the mortality of infant black howler monkeys is higher in low-quality fragments due to a reduction in nursing quality of mothers caused by low access to food resources (Dias *et al*. 2015). These results raise the possibility that the observed patterns of sex determination derive from a mismatch between a mechanism that evolved for allowing females in good condition to skew offspring sex ratios in favor of the sex that provided higher fitness returns (i.e., sons; Trivers & Willard 1973) and adverse contemporary ecological conditions that lead to a feedback between male mortality and maternal condition, as explained above. The fact that black howler monkeys living in disturbed habitats have higher fecal glucocorticoid levels (Rangel-Negrín *et al*. 2014) could additionally account for male skewed sex ratios at birth if variation in these hormones is proximally associated with sex determination, as observed in other species (Ryan *et al*. 2012). Disentangling current environmental heterogeneity of physiological mechanisms for sex determination and selective pressures that have led to them is a considerable challenge for future research of sex allocation in black howler monkeys and other mammals. Non-invasively measuring variation in the metabolic status of females throughout the reproductive process will be our next step. In any case, these patterns raise the possibility that the viability of populations living in disturbed habitats is decreasing due to higher infant mortality.

In sum, we found evidence that maternal condition affects sex determination in black howler monkeys: the occurrence of lactation around the time of conception increased the probabilities of conceiving daughters. However, this effect was probably determined by a positive relationship between male infant mortality and the conception of sons: females that were not lactating around the time of conception produced more sons. We speculate that this relationship allowed females to be released of the energetic burden of nursing when a new infant was conceived. Future research on the physiological mechanisms underlying these findings should allow understanding the adaptive significance of sex allocation in black howler monkeys, which cannot currently be assessed.

## ACKNOWLEDGEMENTS

Fifty three people were involved in fieldwork; we thank all of them for their invaluable efforts. The following people and institutions granted permission to work in their properties and facilitated our fieldwork: Comisarios Ejidales de Abelardo Domínguez, Calax, Chekubul, Conhuas, Nvo. Ontario, Plan de Ayala, and Candelario Hernández Perera, Igor, Carmén Gómez and Ricardo Valencia; Ayuntamiento de Calakmul; M.C. Mario Rivera de Labra and Ing. A. Sánchez Martínez, El Tormento, INIFAP; Lic. C. Vidal and Lic. L. Álvarez, INAH Campeche; Biól. F. Durand Siller, Reserva de la Biósfera Calakmul, CONANP; Ing. V. Olvera, El Álamo. Climate data was kindly provided by CONAGUA. We thank the help of R. Mateo-Gutiérrez, S. Sinaca-Colín, C. Gutiérrez-Báez (Centro de Investigaciones Históricas y Sociales, UACM) and J. Sal-

vador Flores-Guido (Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UADY) in the identification of plant species. This study was supported by Comisión Federal de Electricidad (RGCPTTP-UV-001/04), Universidad Veracruzana, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (grant number: 235839; grants i010/152/2014 & C-133/2014) and Idea Wild. We are indebted to V. Arroyo-Rodríguez and W. Dáttilo for support with statistical analysis, and to F. Aureli, R.G. Teixeira da Cunha and two anonymous reviewers for helpful comments and suggestions that greatly improved the manuscript. We thank the editors for the invitation to write this chapter. P.A.D.D. and A.R-N. thank Mariana and Fernando for being a constant source of inspiration for exploring primate behavior and ecology.

## BIBLIOGRAPHY

Arroyo-Rodríguez V & PAD Dias (2010) Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *American Journal of Primatology* 71:1-16.

Arroyo-Rodríguez V, González-Pérez IM, Garmendia A, Solà M & A Estrada (2013) The relative impact of forest patch and landscape attributes on black howler monkey populations in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Landscape Ecology* 28:1717-1727.

Aureli F & CM Schaffner (2008) Social interactions, social relationships and the social system of spider monkeys. In: Campbell CJ (ed.) *Spider Monkeys: The Biology, Behavior and Ecology of the Genus Ateles*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 236-265.

Banks SC, Knight EJ, Dubach JE & DB Lindenmayer (2008) Microhabitat heterogeneity influences offspring sex allocation and spatial kin structure in possums. *Journal of Animal Ecology* 77:1250-1256.

Behie AM & MSM Pavelka (2015) Fruit as a key factor in howler monkey population density: conservation implications. In: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation*. Springer. New York, USA. Pp. 357-382.

Berman CM (1988) Maternal condition and offspring sex ratio in a group of free-ranging rhesus monkeys: an 11-year study. *American Naturalist* 131:307-328.

Berube CH, Festa-Bianchet M & JT Jorgenson (1996) Reproductive costs of sons and daughters in rocky mountain bighorn sheep. *Behavioral Ecology* 7:60-68.

Birgersson B (1998) Adaptive adjustment of the sex ratio: more data and considerations from a fallow deer population. *Behavioral Ecology* 9:404-408.

Bonier F, Martin PR & JC Wingfield (2007) Maternal corticosteroids influence primary offspring sex ratio in a free-ranging passerine bird. *Behavioral Ecology* 18:1045-1050.

Cameron EZ (2004) Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: evidence for a mechanism. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271:1723-1728.

Canales-Espinosa D, Rovirosa-Hernández MJ, de Thoisy B, Caba-Vinagre M & F García-Orduña (2015) Hematology and serum biochemistry in wild howler monkeys. In: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology*. Springer. New York, USA. Pp. 179-202.

Clark AB (1978) Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201:163-165.

Clutton-Brock TH & GR Iason (1986) Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology* 61:339-374.

Dias PAD, Alvarado D, Rangel-Negrín A, Canales-Espinosa D & L Cortés-Ortiz (2013) Landscape attributes affecting the natural hybridization of Mexican howler monkeys. In: Marsh L & CA Chapman (eds.) *Primates in Fragments: Complexity and Resilience*. Springer. New York, USA. Pp. 423-435.

Dias PAD, Coyohua-Fuentes A, Canales-Espinosa D & A Rangel-Negrín (2015) Group structure and dynamics in black howler monkeys: a 7-year perspective. *International Journal of Primatology* 36:311-331.

Dias PAD, Coyohua-Fuentes A, Canales-Espinosa D & A Rangel-Negrín (2016) Factors influencing the reproductive success of female black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *International Journal of Primatology* 37:638-655.

Dias PAD, Rangel-Negrín A & D Canales-Espinosa (2011) Effects of lactation on the time-budgets and foraging patterns of female black howlers (*Alouatta pigra*). *American Journal of Physical Anthropology* 145:137-146.

Dias PAD, Rangel-Negrín A, Coyohua-Fuentes A & D Canales-Espinosa (2014) The dietary breadth of a Neotropical primate is not associated with vegetation disturbance. *American Journal of Primatology* 76:1151-1162.

Dittus WPJ (1998) Birth sex ratios in toque macaques and other mammals: integrating the effects of maternal condition and competition. *Behavioral Ecology Sociobiology* 4:149-160.

Dufour DJ & ML Sauther (2002) Comparative and evolutionary dimensions of the energetics of human pregnancy and lactation. *American Journal of Human Biology* 14:584-602.

Emery Thompson M (2013a) Reproductive ecology of wild chimpanzees. *American Journal Primatology* 75:222-237.

Emery Thompson M (2013b) Comparative reproductive energetics of human and non-human primates. *Annual Review of Anthropology* 42:287-304.

Espinosa-Gómez F, Gómez-Rosales S, Wallis IR, Canales-Espinosa D & L Hernández-Salazar (2013) Digestive strategies and food choice in mantled howler monkeys *Alouatta palliata mexicana*: bases of their dietary flexibility. *Journal of Comparative Physiology B* 183:1089-1100.

Fahy GE, Richards MP, Fuller BT, Deschner T, Hublin JJ & C Boesch (2014) Stable nitrogen isotope analysis of dentine serial sections elucidate sex differences in weaning patterns of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology* 153:635-642.

Froehlich JW, Thorington RW & JS Otis (1981) The demography of howler monkeys (*Alouatta palliata*) on Barro Colorado Island, Panamá. *International Journal of Primatology* 2:207-236.

Gittleman JL & SD Thompson (1988) Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist* 28:863-875.

Glander KE (2006) Average body weight for mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*): an assessment of average values and variability. In: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM & L Luecke (eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. Springer. New York, USA. Pp. 247-263.

Gomendio M, Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE & MJ Simpson (1990) Mammalian sex ratios and variation in costs of rearing sons and daughters. *Nature* 343:261-263.

Hendrickx J (2015) Package 'perturb'. Available at http://cran.rproject.org/web/packages/perturb/perturb.pdf (Accessed March 15-X-2016).

Hewison AJM, Andersen M, Gaillard J-M, Linnell JDC & D Delorme (1999) Contradictory findings in studies of sex ratio variation in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45:339-348.

Hinde K (2007) First time macaque mothers bias milk composition in favor of sons. *Current Biology* 17:958-959.

Hogg JC, Hass CC & DA Jenni (1992) Sex-biased maternal expenditure in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31:243-251.

James WH (2008) Evidence that mammalian sex ratios at birth are partially controlled by parental hormone levels around the time of conception. *Journal of Endocrinology* 198:3-15.

Kelaita M, Dias PAD, Aguilar-Cucurachi M, Canales-Espinosa D & L Cortés-Ortiz (2011) Impact of intrasexual selection on sexual dimorphism and testes size in the Mexican howler monkeys *Alouatta palliata* and *A. pigra*. *American Journal of Physical Anthropology* 146:179-187.

Kitchen DM (2000) *Aggression and assessment among social groups of Belizean black howler monkeys (Alouatta pigra)*. Ph. D. thesis. University of Minnesota. USA. 286 pp.

Krackow S (1995) Potential mechanisms for sex ratio adjustment in mammals and birds. *Biological Reviews* 70:225-241.

Kruuk LEB, Clutton-Brock TH, Albon SD, Pemberton JM & FE Guinness (1999) Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature* 399:459-461.

Landete-Castillejos T, García A, López-Serrano FR & L Gallego (2005) Maternal quality and differences in milk production and composition for male and female Iberian red deer calves (*Cervus elaphus hispanicus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:267-274.

Law PR, Fike B & PC Lent (2014) Birth sex in an expanding black rhinoceros (*Diceros bicornis minor*) population. *Journal of Mammalogy* 95:349-356.

Leigh SR (1994) Ontogenetic correlates of diet in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology* 94:499-522.

Love OP, Chin EH, Wynne-Edwards KE & TD Williams (2005) Stress hormones: a link between maternal condition and sex-biased reproductive investment. *American Naturalist* 166:751-766.

Luna-Estrada AA, Vera-Avila HR, Mora O, Anguiano-Serrano B, Vasquez-Pelaez CG & A Shimada (2006) Effect of premating nutritional status in red deer (*Cervus elaphus scoticus*) hinds on the sex ratio of their offspring. *Small Ruminant Research* 65:154-160.

Martin JGA & M Festa-Bianchet (2011) Sex ratio bias and reproductive strategies: what sex to produce when? *Ecology* 92:441-449.

Packer C, Collins DA & LE Eberly (2000) Problems with primate sex ratios. *Proceedings of the Royal Society of London B* 355:1627-1635.

Pederson JC & KT Harper (1984) Does summer range quality influence sex ratios among mule deer fawns in Utah? *Journal of Range Management* 37:64-66.

R Development Core Team (2016) R: a language and environment for statistical computing. http://www.R-project.org. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Rabe-Hesketh S, Skrondal A & A Pickles (2005) Maximum likelihood estimation of limited and discrete dependent variable models with nested random effects. *Journal of Econometrics* 128:301-323.

Rangel-Negrín A, Coyohua-Fuentes A, Chavira R, Canales-Espinosa D & PAD Dias (2014) Primates living outside protected habitats are more stressed: the case of black howler monkeys in the Yucatán Peninsula. *PLOS One* 9:e112329.

Rijt-Plooij HHC & FX Plooij (1987) Growing independence, conflict and learning in mother-infant relations in free-ranging chimpanzees. *Behaviour* 101:1-86.

Robert KA & S Braun (2012) Milk composition during lactation suggests a mechanism for male biased allocation of maternal resources in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *PLOS One* 7:e51099.

Rutberg AT (1986) Lactation and the foetal sex ratios in American bison. *American Naturalist* 127:89-94.

Ryan CP, AndersonWG, Gardiner LE & JF Hare (2012) Stress-induced sex ratios in ground squirrels: support for a mechanistic hypothesis. *Behavioral Ecology* 23:160-167.

Saltz D (2001) Progeny sex ratio variation in ungulates: maternal age meets environmental perturbation of demography. *Oikos* 94:377-384.

Schaffner CM, Rebecchini L, Aureli F, Ramos-Fernandez G & L Vick (2012) Spider monkeys cope with the negative consequences of hurricanes through changes in diet, activity budget and fission-fusion dynamics. *International Journal of Primatology* 33:922-936.

Schino G (2004) Birth sex ratio and social rank: consistency and variability within and between primate groups. *Behavioral Ecology* 15:850-856.

Schwanz LE & KA Robert (2014) Proximate and ultimate explanations of mammalian sex allocation in a marsupial model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68:1085-1096.

Silk JB (1983) Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities. *American Naturalist* 121:55-66.

Silk JB & GR Brown (2004) Sex ratios in primate groups. In: Kappeler PM & CP van Schaik (eds.) *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives*. Cambridge University Press. Cambridge, UK Pp. 253-265.

Silk JB & SC Strum (2007) Maternal condition does not influence birth sex ratios in Anubis baboons (*Papio anubis*). *PLOS One* 5:e12750.

Silk JB, Willoughby E & GR Brown (2005) Maternal rank and local resource competition do not predict birth sex ratios in wild baboons. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272:569-574.

Strier KB (1999) Why is female kin bonding so rare? Comparative sociality of Neotropical primates. In: Lee PC (ed.) *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge University Press. Cambridge. Pp. 300-319.

Symington MM (1987) Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys: when daughters disperse. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:421-425.

Trivers RL & D Willard (1973) Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179:90-92.

Valeggia CR & PT Ellison (2004) Lactational amenorrhoea in well-nourished Toba women of Formosa, Argentina. *Journal of Biosocial Science* 36:573-595.

Van Belle S, Estrada A & KB Strier (2011) Insights into social relationships among female black howler monkeys *Alouatta pigra* at Palenque National Park, Mexico. *Current Zoology* 57:1-7.

Van Belle S, Estrada A & KB Strier (2008) Social relationships among male *Alouatta pigra*. *International Journal of Primatology* 29:1481-1498.

Van Belle S, Estrada A, Ziegler TE & KB Strier (2009a) Social and hormonal mechanisms underlying male reproductive strategies in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Hormones and Behavior* 56:355-363.

Van Belle S, Estrada A, Ziegler TE & KB Strier (2009b) Sexual behavior across ovarian cycles in wild black howler monkeys (*Alouatta pigra*): male mate guarding and female mate choice. *American Journal of Primatology* 71:153-164.

van Schaik CP & SB Hrdy (1991) Intensity of local resource competition shapes the relationship between maternal rank and sex ratios at birth in cercopithecine primates. *American Naturalist* 138:1555-1562.

West SA & BC Sheldon (2002) Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. *Science* 295:1685-1688.

Wood JW (1994) *Dynamics of Human Reproduction: Biology, Biometry, Demography*. Aldine de Gruyter. New York, USA. 669 pp.

# Ecología, comportamiento y conservación de los monos araña (*Ateles geoffroyi*): 20 años de estudio en Punta Laguna, México

Gabriel Ramos-Fernández[1,2,3]*, Filippo Aureli[3,4,5], Colleen M. Schaffner[3,4] y Laura G. Vick[3,6]

[1]*Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Oaxaca, México.*

[2]*Centro de Ciencias de la Complejidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.*

[3]*ConMonoMaya A.C., Chemax, México.*

[4]*Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.*

[5]*Research Centre in Evolutionary Anthropology and Palaeoecology, Liverpool John Moores University, Liverpool, Reino Unido.*

[6]*William Peace University, Anthropología Raleigh, Carolina del Norte, Estados Unidos.*

*ramosfer@alumni.upenn.edu

**Resumen**

Los estudios de largo plazo proporcionan información invaluable para entender aspectos del comportamiento y la ecología de las especies animales. En este capítulo se resumen 20 años de trabajo sobre el comportamiento social, la demografía y el uso de hábitat del mono araña (*Ateles geoffroyi*) en la península de Yucatán, México. Un foco principal de esta investigación ha sido la dinámica de fisión y fusión, una característica del sistema social de esta especie, que le permite explotar de manera flexible parches de alimento de tamaño y distribución variable. Se relata la forma en la que se ha logrado asegurar la continuidad del proyecto a largo plazo, enfatizando la importancia de los acuerdos de colaboración entre investigadores y habitantes locales, que han jugado un papel fundamental en las investigaciones. Los resultados obtenidos han sido útiles para diseñar estrategias de conservación de la población de monos araña.

**Abstract**

**Ecology, behavior and conservation of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*): 20 years of study in Punta Laguna, México**

Long-term studies provide invaluable information to understand features of behavior and ecology of animal species. In this chapter, we summarize 20 years of studies on social behavior, demography and habitat use of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in the Yucatan peninsula, México. A main focus of our studies has been fission-fusion dynamics, a characteristic of spider monkeys' social system that allows them to flexibly exploit food patches that vary in size and distribution. We explain the way in which we have ensured the long-term continuity of

**Palabras clave** Demografía, dinámica de fisión-fusión, estudios de largo plazo, uso de hábitat.

**Key words** Demography, fission-fusion dynamics, long-term studies, habitat use.

Ramos-Fernández G, Aureli F, Schaffner CM & LG Vick (2018) Ecología, comportamiento y conservación de los monos araña (*Ateles geoffroyi*): 20 años de estudio en Punta Laguna, México. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 531-543.

the project, emphasizing the importance of collaboration agreements between researchers and local inhabitants, who have played a fundamental role in the research. Our results have been employed to design strategies to achieve the effective conservation of the spider monkey population.

## INTRODUCCIÓN

En este capítulo se presenta un panorama general del proyecto de largo plazo sobre ecología, comportamiento social y conservación de monos araña (*Ateles geoffroyi*) en el área protegida *Otoch Ma'ax yetel Kooh* (OMYK; «casa del mono araña y el puma», en maya yucateco) cerca del pueblo de Punta Laguna en la península de Yucatán, en México Lat. N 20º38'; Long. O 87º38' (Figura 1). Los estudios de largo plazo son imprescindibles para dilucidar patrones en escalas largas de tiempo o detectar eventos que son demasiado raros para ser revelados en investigaciones de más corta duración (Kappeler & Watts 2012). Aspectos de la ecología de este mono, como el uso del espacio o la dinámica poblacional, podrían tener un patrón en escalas de tiempo largas, que sería importante comprender no sólo por el valor intrínseco de este conocimiento sino por su utilidad para la toma de decisiones sobre estrategias de conservación de poblaciones amenazadas (Ramos-Fernández & Wallace 2008). Por otro lado, eventos raros como la depredación o la reproducción en el grupo natal tienen efectos significativos sobre la dinámica poblacional de una especie, pero requieren investigaciones por periodos prolongados para poder ser detectados.

El presente es el estudio más largo que se ha realizado sobre cualquier especie del género *Ateles*. A continuación, se revisan algunos de los factores que han permitido mantener este proyecto, en espera que las lecciones aprendidas puedan ser útiles para otros investigadores interesados en llevar a cabo trabajos de largo plazo. También se revisan algunos de los resultados más destacados que se han obtenido sobre la ecología de los monos araña, su comportamiento social y al final, la forma en la que el proyecto de investigación ha servido para tomar decisiones sobre la conservación del hábitat en el área protegida.

### Historia del proyecto

Las investigaciones en Punta Laguna iniciaron cuando Laura Vick hizo una prospección del área en el verano del 1993, en busca de un lugar de estudio de largo plazo. Para entonces, los habitantes locales ya llevaban grupos de turistas a ver el sitio arqueológico y los monos araña en la zona que rodea la laguna principal. Debido a ello, algunos monos ya estaban parcialmente habituados a la presencia humana. En el verano de 1994, L. Vick inició el trabajo preparatorio, que consistió principalmente en establecer una buena relación con los habitantes locales, hacer mapas del sistema de veredas ya existente y recolectar datos preliminares sobre patrones de alimentación y agrupación. El trabajo de L. Vick se limitó, en principio, a los veranos y otros periodos de descanso académico. A pesar de estas interrupciones, fue entonces cuando comenzó el registro sistemático de datos de nacimientos, muertes, migraciones, desarrollo y otros eventos demográficos y de comportamiento sobre individuos identificados en el primer grupo de estudio.

En el año 1995, Gabriel Ramos-Fernández empezó a colaborar con L. Vick para su tesis doctoral, la cual estaba enfocada en los patrones de asociación, competencia por alimento y comunicación vocal. G. Ramos-Fernández entrenó a dos miembros de la comunidad de Punta Laguna como asistentes de campo, quienes a la postre se convirtieron en un elemento clave para la continuidad de la recolección de datos. G. Ramos-Fernández también se encargó de la habituación e identificación de un segundo grupo de primates, que no tenía tanto contacto con los visitantes. Desde entonces y sin interrupciones significativas, se han recolectado datos básicos en los dos grupos referentes a la composición de los subgrupos, movimientos y actividades individuales, nacimientos, muertes y eventos de migración, junto con datos sobre sus principales fuentes de alimento, a través de censos fenológicos realizados cada 2 semanas.

Para el año 1998, L. Vick ya había empezado a concentrar sus investigaciones en las interacciones entre monos araña inmaduros, con el fin de entender más acerca de los procesos de socialización y cómo la conducta de otros miembros del grupo, jóvenes y adultos, ayuda a canalizar los roles de comportamiento de acuerdo a la edad y el sexo. En el 2000, Filippo Aureli y Co-

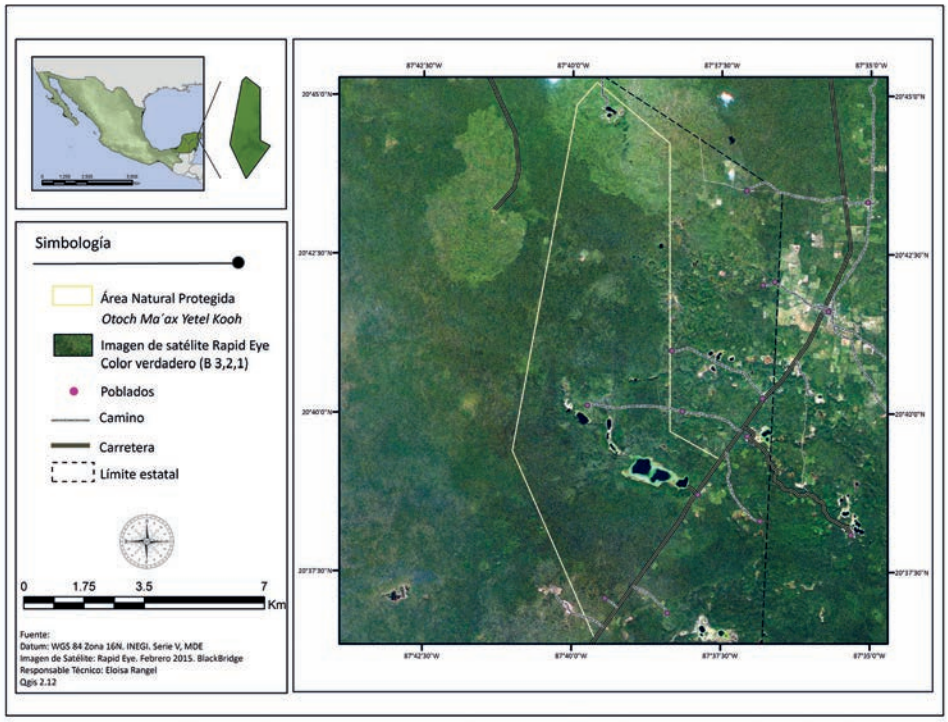


Figura 1. Mapa de localización del área protegida *Otoch Ma'ax yetel Kooh,* en la península de Yucatán, México.

lleen Schaffner se unieron al equipo de trabajo, con el objetivo principal de explorar las relaciones sociales entre individuos maduros, para complementar así los estudios iniciados por L. Vick y G. Ramos-Fernández. Al expandirse el equipo, se entrenó a dos asistentes de campo adicionales.

En 2004, se supervisó la construcción de una casa de investigación en el poblado de Punta Laguna, donde tanto investigadores como estudiantes pueden vivir, trabajar en la recolección y análisis de datos, y almacenar el equipo de campo. Los investigadores principales, autores de este capítulo, han formado un grupo que colabora a través del uso de la base de datos común, así como en la supervisión y seguimiento de los proyectos de los estudiantes. Además, cada uno realiza proyectos independientes utilizando los mismos sujetos. Una característica peculiar de esta colaboración ha sido el uso de un fondo común para cubrir los costos de operación, principalmente los salarios de los asistentes de campo. Este se ha convertido en un factor clave para el éxito del proyecto, pues ha permitido a los investigadores continuar con sus estudios, incluso cuando alguno de ellos no está recibiendo apoyo para contribuir al fondo común. Otro factor clave ha sido limitar el crecimiento de la infraestructura y el personal asociado, aunque siempre se cuenta con el apoyo de asistentes de campo de la comunidad local bien entrenados. Estos cuatro asistentes han formado el núcleo del proyecto de campo, permitiéndole a los estudiantes que están en el área por períodos más cortos enfocarse en sus temas específicos de investigación.

Aunado a la colaboración entre los miembros del equipo, los investigadores en Punta Laguna han trabajado con otros científicos en proyectos que van desde el sistema sensorial (Pablo-Rodríguez *et al.* 2015) y las bases genéticas de la visión de color de los monos araña (Matsushita *et al.* 2014) hasta la restauración ecológica de su hábitat (Bonilla-Moheno & Holl 2010) y el impacto del ecoturismo en OMYK (Garcia-Frapolli *et al.* 2013). Además, formaron un Comité Asesor Primatológico que ofrece información y asesoría a partir de los estudios que han realizado, para apoyar a los habitantes locales y a las organizaciones de gobierno en el manejo y conservación de esta especie y su hábitat en OMYK. De forma independiente y en colaboración con otros grupos, el equipo ha ayudado a las comunidades mayas que viven dentro y en los alrededores del área protegida. Ejemplos, entre muchos otros, incluyen un apoyo de la Margot Marsh Biodiversity Foundation en 1996, para reparar y reemplazar colmenas de abejas que habían sido dañadas por un huracán, y el apoyo continuo para becar a los estudiantes de las comunidades locales que inician sus estudios secundarios, de bachillerato y universitarios. Asimismo, recientemente los investigadores formaron ConMonoMaya, una organización no gubernamental cuya misión es promover la conservación del hábitat de los monos araña y aulladores en la península de Yucatán, a través de la investigación y educación ambiental, sobre todo de los niños. Esta organización ya recibió apoyo de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) para trabajar en programas de investigación y educación ambiental específicos.

Tabla 1. Estudiantes que han sido parte del proyecto de largo plazo.

| Fecha | Estudiante | Tema de investigación | Institución que otorga el grado | Grado | Asesor |
|---|---|---|---|---|---|
| 1999-2001 | Barbara Ayala-Orozco | Uso de hábitat | UNAM, México | Licenciatura en Biología | GRF |
| 2000-2001 | Luisa Rebecchini | Variación espacio-temporal en patrones de actividad | Universitá "Roma Tre", Italia | Maestría | FA |
| 2000-2001 | Silvia Fiori | Variación espacio-temporal en patrones de asociación | Universitá "Roma Tre", Italia | Maestría | FA |
| 2000 | * Kerry Ossi-Lupo | Socialización | State University of New York, Estados Unidos | Doctorado (posterior) | LGV |
| 2001 | * Lindsey Smith | Socialización | The City University of New York, Estados Unidos | Doctorado (posterior) | LGV |
| 2001-2004 | Alejandra Valero | Patrones de movimiento y conocimiento espacial | University of St. Andrews, Reino Unido | Doctorado | Richard Byrne |
| 2003-2007 | Rodrigo Valle | Densidad poblacional y uso de la fauna | Universidad Autónoma de Yucatán, México | Licenciatura en Biología | GRF |
| 2003-2007 | Kathy Slater | Relaciones sociales | University of Liverpool, Reino Unido | Doctorado | CMS |
| 2005-2010 | Luisa Rebecchini | Manejo de conflicto | University of Chester, Reino Unido | Doctorado | CMS/FA |
| 2006-2009 | Claire Santorelli | Tradiciones | University of Chester, Reino Unido | Doctorado | CMS/FA |
| 2006-2007 | * Norber Asensio | Manejo de conflicto | Liverpool John Moores University, Reino Unido | Posdoctorado | FA/CMS |
| 2006-2007 | * Nicola Forshaw | Manejo de conflicto y tradiciones | University of Chester, Reino Unido | Maestría | CMS |
| 2007-2009 | Gary Uriel Carlin Ochoa | Relaciones sociales | Instituto Politécnico Nacional, México | Maestría | GRF |
| 2008-2010 | Nubia Sarmiento Carral | Uso de espacio | Instituto Politécnico Nacional, México | Maestría | GRF |
| 2008-2010 | Braulio Pinacho-Guendulain | Influencias ecológicas sobre la fisión-fusión | Instituto Politécnico Nacional, México | Maestría | GRF |
| 2011 | * Alejandro Ganesh Marín Méndez | Patrones de movimiento | Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México | Licenciatura en Biología | GRF |
| 2011-2015 | Miriam Pablo-Rodrigues | Visión de color y selección de alimento | Universidad Veracurzana, México | Doctorado | CMS |
| 2012 | * Tracie Lancaster | Socialización | University of Colorado, Estados Unidos | Maestría (posterior) | LGV |
| 2012-2014 | Carolina López-Escobar | Ecología nutricional | Instituto Politécnico Nacional, México | Maestría | GRF |
| 2012-2016 | Laura Busia | Decisiones en la fisión | Universidad Veracruzana, México | Doctorado | FA/CMS |
| 2012-2016 | Sandra E. Smith Aguilar | Uso de espacio y patrones de asociación | Instituto Politécnico Nacional, México | Doctorado | GRF |
| 2014-2016 | Coral Rangel Rivera | Densidad poblacional y estructura del hábitat | Instituto Politécnico Nacional, México | Maestría | GRF |
| 2014 | Anthony Denice | Interacciones sociales | Central Washington University, Estados Unidos | Maestría | FA/CMS |
| 2014- | Amor Aline Saldaña Sánchez | Relaciones sociales entre machos | Universidad Veracruzana, México | Doctorado | CMS/FA |
| 2014- | Denise Spaan | Efectos de la perturbación sobre la densidad y estructura poblacional | Universidad Veracruzana, México | Doctorado | FA/GRF |
| 2014 | * Karla Hernández Hernández | Características del hábitat y censo poblacional | Universidad Autónoma de Tlaxcala, México | Licenciatura en Ciencias Ambientales | FA |
| 2014 | * María Fernanda Alvarez Velázquez | Comportamiento social | Universidad Popular Autónoma del Estado de Puebla, México | Licenciatura en Medicina Veterinaria y Zootecnia | FA |
| 2015- | Tania Palacios Romo | Movimientos colectivos y toma de decisiones en la dinámica de fisión-fusión | Instituto Politécnico Nacional, México | Doctorado | GRF |
| 2015 | Enrique García Mendoza | Relaciones sociales | Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México | Licenciatura en Biología | FA |

*Sólo entrenamiento de campo en Punta Laguna.
CMS = Colleen M. Schaffner; FA = Filippo Aureli; GRF = Gabriel Ramos-Fernández; LGV = Laura G. Vick.

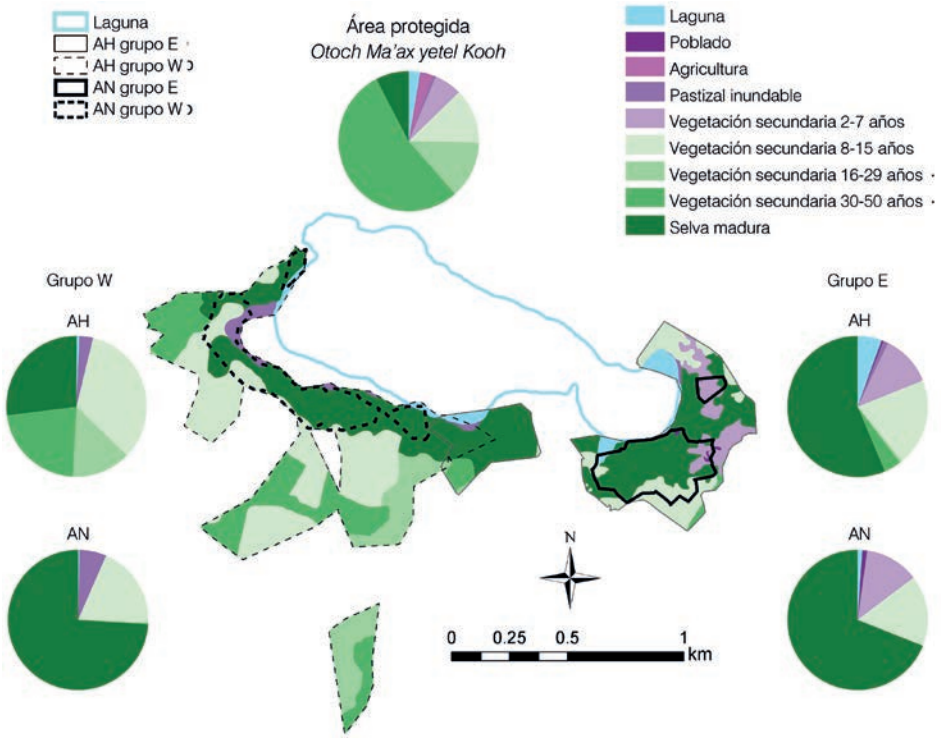


Figura 2. Ámbitos hogareños (AH; líneas delgadas) y áreas núcleo (AN; líneas gruesas) de largo plazo, considerando toda el área utilizada al menos durante un año por dos grupos de estudio. Las gráficas muestran la proporción de cada tipo de vegetación en los diferentes polígonos, incluyendo el área protegida en su totalidad. Adaptado de Ramos-Fernández *et al*. 2013..

Tanto la infraestructura como la base de datos con las que se cuenta han facilitado el uso del lugar como un destacado centro de entrenamiento en primatología. Varios estudiantes han defendido tesis con datos recolectados en Punta Laguna y otros han utilizado el sitio para recibir entrenamiento y después llevar a cabo investigaciones en otros lugares (Tabla 1).

## Ecología

La importancia de la escala espacial y temporal en la que ocurre un proceso ha sido reconocida desde hace mucho en la literatura ecológica (Chave 2013). Los patrones de uso de espacio y la dinámica demográfica, por ejemplo, son procesos que sólo pueden estudiarse a escalas temporales relativamente grandes. Sin embargo, ante la pérdida de hábitat y las demás amenazas que enfrentan las poblaciones de primates silvestres, en muchas ocasiones se hace urgente conocer algunos aspectos de estos procesos, para poder manejar o conservar adecuadamente a la población. Es posible que algunos de los resultados obtenidos puedan ser extrapolados a otros lugares en donde las poblaciones no puedan ser estudiadas en periodos tan largos y en los que, aún así, sea urgente tomar decisiones sobre su conservación.

Uno de los patrones que se ha estudiado con la base de datos a largo plazo es el uso del espacio. Los monos araña se han caracterizado por utilizar ámbitos hogareños grandes (150-350 ha) y relativamente estables en el tiempo (Wallace 2008). Estos ámbitos en OMYK oscilaron entre 7,7 y 49,6 ha desde 1997 hasta 2009 (Figura 2). Ramos-Fernández *et al.* (2013) incluyeron una discusión sobre las diferentes metodologías utilizadas para estimar el ámbito hogareño, que posiblemente sean responsables de las diferencias entre otros trabajos y este. A pesar de la variación observada en distintos periodos, hay porciones (principalmente las áreas núcleo, donde los animales concentran más sus actividades) que son utilizadas en todos los años, mientras que existen otras que sólo en algunos años se incluyen en el ámbito hogareño, posiblemente como resultado de la exploración de zonas menos conocidas (Ramos-Fernández *et al.* 2013). Por otro lado, hay una clara variabilidad estacional en el uso del espacio, sobre todo en el tamaño de las áreas núcleo individuales, que posiblemente está relacionada con la disponibilidad de alimento (Smith Aguilar *et al.* 2016; Asensio *et al.* 2012).

Estos patrones de uso de espacio coinciden con la forma en la que los monos se mueven en escalas más cortas de tiempo. En un estudio de seguimiento continuo de individuos adultos para estimar las distancias viajadas diariamente (Ayala-Orozco 2001), se tomaron sus posiciones cada 5 min. Estos datos sirvieron para hacer un análisis de la forma de las trayectorias (Ramos-Fernández *et al.* 2004) que resultó coincidir con un patrón de movimiento ya conocido en otras especies animales como caminatas de Lévy (Viswanathan *et al.* 2011). Estas consisten en una combinación particular de segmentos cortos y largos, de manera que el animal usa los segmentos cortos para explo-

tar un entorno conocido y los largos para explorar en otra zona de su entorno. Estos segmentos largos también pueden resultar del conocimiento de árboles particulares a los que los monos viajan en línea recta precisamente cuando tienen fruta, como lo demuestran las observaciones de Valero & Byrne (2007) realizadas en el mismo sitio. La combinación de segmentos cortos y largos le daría esa forma a los ámbitos hogareños de los monos araña, con áreas donde se concentran y otras que utilizan más esporádicamente (Ramos-Fernández *et al.* 2013).

La vegetación consiste en selva mediana subperennifolia, con un dosel de entre 10 y 25 m de altura y árboles emergentes de hasta 25 m (García-Frapolli *et al*. 2007). Además, contiene vegetación secundaria en diferentes etapas de sucesión. El mismo análisis de uso de espacio reveló que los ámbitos hogareños, y particularmente las áreas núcleo, contienen una proporción de selva mediana de más del doble que el área protegida en su totalidad (Figura 2; Ramos-Fernández *et al.* 2013). Las exploradas más esporádicamente entre 1997 y 2009 contienen menores proporciones de selva y mayores proporciones de vegetación secundaria. Estos resultados demuestran la flexibilidad en el uso de espacio que tiene la especie: siempre y cuando exista una cobertura arbolada, los monos pueden desplazarse en vegetación relativamente baja, aunque siempre concentrando sus actividades en la más madura.

Otro aspecto estudiado a través de datos de largo plazo es la dieta de los monos araña. Al igual que en otros trabajos de más de 1 año de duración (Di Fiore *et al.* 2008), en un análisis de 8 años de datos de nuestra investigación, se encontró que el porcentaje de consumo sobre frutos varía entre años alrededor de 68 % y 97 % del consumo anual (Ramos-Fernández & Pinacho-Guendulain 2009). El resto estuvo compuesto principalmente por hojas tiernas. La diversidad de la dieta incluyó un total de 57 especies pertenecientes a 45 géneros y 30 familias, mejor representadas por Moraceae, Anacardiaceae y Sapotaceae. A pesar de esta alta diversidad de especies, entre 66 % y 82 % de la dieta anual está compuesta únicamente por 6: *Brosimum alicastrum*, *Ficus ovalis*, *F. cotinifolia*, *Manilkara zapota*, *Metopium brownei* y *Guzauma ulmifolia*. Si bien esta concentración del consumo sobre algunas especies, que no necesariamente son las más abundantes, ha llevado a autores a definirlas como «especies clave» (Wallace 2005), es importante enfatizar que estos son los patrones de consumo a escala anual. Cuando se analiza el consumo a escala mensual, por ejemplo, algunas de estas especies no son consumidas en absoluto, lo cual implica que los monos cubren sus necesidades nutricionales con la fruta que estén disponibles en un momento dado (Ramos-Fernández & Pinacho-Guendulain *et al.* 2009). Junto con los resultados del uso de espacio ya mencionados, estos de largo plazo muestran la flexibilidad en los patrones de uso de hábitat de estos primates y la importancia de enfocar los estudios en la escala temporal adecuada.

Una de las características sobresalientes del comportamiento y ecología del mono araña es su alto nivel de dinámica de fisión y fusión (Symington 1990; Chapman *et al*. 1995; Aureli & Schaffner 2008). Esta dinámica se observa en individuos que pertenecen a un grupo relativamente grande, los cuales casi nunca están todos juntos, porque se dividen en subgrupos que cambian su composición frecuentemente (Kummer 1971; Aureli *et al*. 2008). Esto deriva en una variación considerable en la cohesión del grupo, así como en el tamaño y composición de los subgrupos.

Una de las ventajas de un alto nivel de dinámica de fisión y fusión es que el tamaño de los subgrupos puede ajustarse según la disponibilidad local de alimento, reduciendo la competencia entre miembros del mismo grupo (Kummer 1971; Chapman *et al*. 1995; Sterck *et al.* 1997; Asensio *et al*. 2009). En este proyecto se han estudiado las consecuencias ecológicas de este comportamiento de diferentes formas. Por una parte, tanto el tamaño como la cohesión parecen responder a la variabilidad en la disponibilidad de alimento, como lo sugiere la teoría socioecológica (Chapman *et al*. 1995). Los subgrupos son más grandes y más dispersos cuando hay más alimento en el hábitat que cuando hay escasez (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2017). Por otra parte, la flexibilidad en los patrones de agrupación les permite a los monos araña mitigar los efectos de perturbaciones en su entorno de forrajeo, como fue el caso de dos huracanes de alta intensidad, que dejaron la mayoría de los árboles sin fruta y rompieron una gran cantidad de ramas (Schaffner *et al.* 2012b). Como consecuencia de esto, los monos incrementaron su consumo de hojas, se movieron menos y formaron subgrupos más pequeños. A pesar de ello, no se detectaron aumentos significativos en la mortalidad ni en la fecundidad en los años subsecuentes (Ramos-Fernández *et al.* 2015).

Figura 3. Acicalamiento entre monos araña. Macho adulto de aproximadamente 6 años (der.) y macho juvenil de aproximadamente 3 años (izq.), ambos hijos de la misma hembra.

Una virtud de las investigaciones de largo plazo es que se pueden observar acontecimientos raros (Kappeler & Watts 2012; Schaffner & Aureli 2015). Tal es el caso de los eventos de depredación. En este estudio se han confirmado dos muertes de monos araña adultos por felinos de gran tamaño, muy probablemente pumas (*Puma concolor*). Estos sucesos, aunque no tan comunes, representan una fuerte presión selectiva que ha favorecido, por ejemplo, las vocalizaciones de alarma conocidos como «ladridos» que estos primates emiten frente a posibles amenazas (Eisenberg 1976; Busia *et al.* 2016).

Finalmente, se ha estudiado un aspecto fundamental de la ecología de los monos araña, que es su dinámica poblacional. A través de dos censos poblacionales realizados en el área protegida, uno en 1998 (Ramos-Fernández & Ayala-Orozco 2003) y otro en 2015 (Spaan *et al.* 2016), se encontraron densidades relativamente altas (78-89 individuos/km$^2$) en zonas de selva madura y más bajas (6-15 individuos/km$^2$) en la vegetación sucesional. El hecho de que la densidad no haya cambiado sustancialmente en un período de 16 años sugiere que la población de mono en el área protegida es viable (i.e. tiene posibilidades de mantenerse en el largo plazo). Así lo sugieren también los intervalos entre nacimientos, uno de los parámetros demográficos fundamentales para estimar la viabilidad de una población de especies con baja fecundidad, como es el caso de *Ateles* spp. (Shimooka *et al.* 2008). Un total de 52 nacimientos registrados en ambos grupos de estudio entre los años 1995 y 2015 estuvieron separados por un promedio de 34,13 meses (rango: 10-56) (Ramos-Fernández *et al.* 2015), similar a lo reportado en otras especies del género (Shimooka *et al*. 2008).

## Comportamiento social

En las investigaciones realizadas sobre comportamiento social, se ha utilizado el marco teórico de Hinde (1976), que considera a las relaciones y la estructura social como propiedades emergentes de las interacciones, que son elementos observables (Figura 3; Aureli *et al.* 2012). Se ha estudiado, por un lado, cómo las interacciones so-

ciales definen las relaciones y qué factores parecen modularlas y, por otro, cómo a partir del conjunto de interacciones y relaciones surge la estructura social y qué tan variable es en el tiempo.

En comparación con otras especies, los monos araña no son muy agresivos y tampoco presentan jerarquías de dominancia (Asensio *et al.* 2008; Aureli & Schaffner 2008). Esto no es lo que se esperaría de acuerdo con la teoría socioecológica, dado que la fruta, su principal fuente de alimento, por lo general se encuentra en parches monopolizables (Sterck *et al.* 1997). La razón de esta aparente contradicción es que en especies con alta dinámica de fisión y fusión, la competencia por el alimento se reduce mediante el ajuste, ya mencionado, en el tamaño de los subgrupos. Aunque las fisiones facilitan la reducción de agresión, debe haber mecanismos para que las fusiones no sean fuentes de tensión y agresión. En uno de los estudios realizados se encontró que los abrazos entre miembros de diferentes subgrupos funcionan de esta manera, al disminuir la probabilidad de agresión durante las fusiones (Aureli & Schaffner 2007).

Las relaciones entre las hembras de esta especie suelen caracterizarse como débiles o lejanas (Aureli & Schaffner 2008). Los resultados del equipo de investigación confirmaron que los ejemplares de este sexo interactúan con baja frecuencia (Slater *et al.* 2009). Sin embargo, existen dos factores críticos en la modulación de las relaciones entre ellas. Uno es el tiempo que pasan como residentes en el grupo. La mayoría emigran de su comunidad natal alrededor de la madurez reproductiva (Shimooka *et al.* 2008; Vick 2008). Al integrarse a un nuevo grupo se enfrentan a un entorno adverso por ser competidoras adicionales por los recursos, recibiendo agresiones de las hembras residentes (Asensio *et al.* 2008). Un segundo factor que puede alterar temporalmente la calidad de las relaciones sociales es la presencia de los infantes. De hecho, se encontró un claro aumento en la frecuencia con la cual las hembras recibieron abrazos cuando tenían infantes con respecto a otros periodos (Slater *et al.* 2007).

Los machos del mono araña son generalmente filopátricos (Shimooka *et al.* 2008; ver Aureli *et al.* 2013 sobre una excepción) y pueden desarrollar relaciones cercanas con otros de su mismo género, aprovechando el alto grado de familiaridad y, posiblemente, el parentesco. Cooperan entre sí para defender el territorio y competir con los machos de otros grupos (Aureli & Schaffner 2008; Wallace 2008). En este estudio, se encontró que las interacciones afiliativas entre ellos son frecuentes, mientras que la agresión es rara (Slater *et al.* 2009). De igual manera, se presenciaron incursiones de subgrupos de machos en el territorio del grupo vecino, caminando por el suelo (Aureli *et al.* 2006). Aun cuando, en general, las relaciones entre ellos parecen cercanas, no siempre son armónicas. Durante el desarrollo de este proyecto, se han observado algunos casos de agresión letal por una coalición de machos hacia otro más joven del mismo grupo (Valero *et al.* 2006; Vick 2008; Campbell 2006 en *Ateles* spp.; Talebi *et al*. 2009 en *Brachyteles arachnoides*). A pesar de este riesgo potencial, los jóvenes son atraídos por los mayores. Gracias a nuestra base de datos a largo plazo, se ha demostrado que al alcanzar los 3,5 años de edad, los machos pasan más tiempo con los de su mismo sexo que con las hembras jóvenes. A los 5 años, pasan más del 80 % de su tiempo viajando con machos adultos (Vick 2008). Por otro lado, las interacciones entre los adultos jóvenes y adultos mayores son menos recíprocas que las que se observan entre los de la misma edad, lo cual confirma que los machos más jóvenes son atraídos por los mayores, pero también enfrentan un cierto riesgo (Schaffner *et al.* 2012a).

Aunque no hay consistencia en los resultados de diferentes estudios sobre la calidad de las relaciones sociales entre un sexo y el otro, la mayoría indican que la agresión de machos a hembras es el patrón más común (Aureli & Schaffner 2008). Estas interacciones agresivas parecen estar vinculadas con el comportamiento sexual (Fedigan & Baxter 1984; Campbell 2003). En esta investigación, se ha encontrado que la mayoría de las persecuciones prolongadas sin contacto físico de machos a hembras ocurrió durante los períodos en los que estas últimas no estaban embarazadas o lactantes. Con respecto a la agresión con contacto físico, por el contrario, no se detectó ninguna relación con las fases reproductivas (Slater *et al*. 2008). Además, los machos parecen buscar información sobre el estado reproductivo de las hembras antes o después de las persecuciones, olfateando el lugar donde ellas estaban sentadas. Lo anterior sugiere que la mayor parte de las agresiones constituye un despliegue ritualizado de la calidad de los machos para impresionar a las hembras y posiblemente influir sobre la elección de pareja sexual (Fedigan & Baxter 1984; Slater *et al.* 2008).

Los estudios anteriores, dedicados a inferir las relaciones a partir de las interacciones sociales, se han complementado con análisis de redes sociales para inferir los patrones de la estructura social (Ramos-Fer-

nández *et al.* 2009). Usando nuestra base de datos de asociación en subgrupos a largo plazo, se encontró que en estas redes las hembras forman cúmulos que son estables en el tiempo, con la excepción de las nuevas inmigrantes que muestran poca asociación con cualquier adulto en el grupo, y que los machos, en su mayoría, están asociados entre sí. Las asociaciones entre ambos sexos son más débiles que las que existen entre parejas del mismo sexo, con la excepción de las que involucran a los machos adultos jóvenes, que aparecen como intermediarios temporales entre los cúmulos de las hembras y los de los machos (Ramos-Fernández *et al.* 2009). Los resultados obtenidos sugieren que las asociaciones entre hembras, aunque poco selectivas, son fundamentales para la estructura social en virtud de que son más estables que las que se establecen entre machos o entre los sexos. Asimismo, el enfoque de red muestra que las asociaciones débiles pueden proporcionar vínculos entre los cúmulos de individuos fuertemente asociados. Esta «fuerza de los lazos débiles» (Granovetter 1973) puede permitir el intercambio de información social y ecológica, manteniendo la flexibilidad de los patrones de asociación (Ramos-Fernández *et al.* 2009).

Para entender las bases de los patrones complejos que caracterizan el sistema social de los monos araña, se han examinado las condiciones mínimas para su desarrollo a través de modelos basados en agentes con una representación explícita de la variación en la distribución de los parches de recursos alimenticios (Ramos-Fernández *et al.* 2006). En estos modelos, los agentes, que representan los monos, no interactúan entre sí y se mueven en el hábitat buscando comida, maximizando el tamaño del siguiente parche visitado y minimizando la distancia entre uno y otro. Cuando los parches grandes de recursos alimenticios son relativamente abundantes, los agentes forman subgrupos con una distribución de frecuencias de tamaño similar a lo encontrado en las agrupaciones de los monos araña. Igualmente, forman asociaciones no aleatorias y redes de asociación parecidas a las que se observan en la realidad (Ramos-Fernández *et al.* 2006). Estos resultados muestran que las asociaciones no aleatorias entre los monos pueden surgir simplemente dependiendo de la forma en que se alimentan y no necesariamente como producto de sus relaciones sociales. Esto sugiere además que las relaciones entre los miembros de un grupo se desarrollan en el contexto de patrones de agrupamiento impuestos por las condiciones ecológicas (Ramos-Fernández *et al.* 2006).

Cuando un individuo se fusiona a un subgrupo y aumenta su tamaño, modifica las decisiones de otros miembros de mantenerse juntos o fisionarse (Ramos-Fernández & Morales 2014). Esta relación recursiva entre el nivel grupal y el nivel individual es reconocida como una fuente de complejidad e impredictibilidad en los patrones colectivos (Couzin & Krause 2003). Los resultados implican que las decisiones individuales de fisionarse o fusionarse a un subgrupo también son influenciadas por las relaciones sociales que tienen con otros miembros del grupo. Esto es compatible con el esquema de estructura social de Hinde (1976), en el cual las interacciones sociales son a la vez causa y efecto de las propiedades a nivel de grupo. Se ha encontrado que la composición del subgrupo parece ser la propiedad más importante considerada en las decisiones de fisión y fusión (Ramos-Fernández & Morales 2014). En dos estudios realizados con metodologías diferentes, se encontró que los individuos de cada sexo tienden a fisionarse de los subgrupos que son compuestos predominantemente por el sexo opuesto y se fusionan a los que tienen una mayoría de miembros de su propio sexo (Ramos-Fernández & Morales 2014; Busia *et al.* 2015). Esto es consistente con la preferencia de los monos araña a asociarse con individuos del mismo sexo (Fedigan & Baxter 1984; Ramos-Fernández *et al.* 2009; Slater *et al.* 2009; Hartwell *et al.* 2014), que está presente incluso en jóvenes, antes de la madurez sexual (Vick 2008). Además, estos primates eligen fisionarse con los que tienen relaciones más valiosas, compatibles y seguras (Busia *et al.* 2015).

Otra interacción social que se ha estudiado es la comunicación vocal. Una alta dinámica de fisión y fusión, como la observada en esta especie, implica que un individuo puede pasar largos períodos de tiempo lejos de otros miembros de su grupo. Por eso, las vocalizaciones de larga distancia pueden jugar un papel importante para superar la separación espacial (Ramos-Fernández 2008). Entre las diferentes vocalizaciones utilizadas por los monos araña, sólo el relincho (o *whinny*, en inglés) se ha estudiado en detalle. Los monos emiten relinchos normalmente cuando los subgrupos o sus miembros están separados, por lo que se ha planteado la hipótesis de que pudieran funcionar para coordinar sus movimientos (Eisenberg 1976; Ramos-Fernández 2005; Dubreuil *et al*. 2015). Para lograr esta función, los sonidos deben transmitir información sobre la identidad del que vocaliza. Se ha encontrado que las dife-

rencias en la estructura acústica de los relinchos emitidos por diferentes individuos son suficientemente consistentes como para concluir que contienen información sobre la identidad, demostrado con datos recogidos en dos periodos distintos (Ramos-Fernández 2008; Santorelli *et al.* 2013). En un experimento de reproducción sonora, en el cual estas vocalizaciones se reproducían en ausencia del emisor, los sujetos eran propensos a responder con otro relincho, pero sólo aquellos con una relación cercana con el emisor se acercaron a la bocina (Ramos-Fernández 2005). Este resultado sugiere que los relinchos pueden jugar un papel importante en la comunicación entre subgrupos, manteniendo el contacto entre el emisor e individuos particulares dentro de un radio de hasta 300 m. Sin embargo, a distancias mayores, los subgrupos no parecen coordinar sus patrones de movimiento (Ramos-Fernández *et al.* 2011a).

## Conservación

Los resultados de las investigaciones realizadas sobre la ecología y el comportamiento de los monos araña en OMYK han servido para tomar decisiones en diferentes momentos de la historia de conservación de la biodiversidad del área. Como toda la península de Yucatán, el lugar ha sido habitado desde tiempos prehispánicos, encontrándose un sitio arqueológico maya del período postclásico tardío (1200-1500 e. c.) que seguramente estaba asociado a la ciudad de Cobá, 20 km al sur (Benavides & Zapata 1991). Los habitantes actuales de la zona son mayas yucatecos, que se establecieron en el sitio a finales de 1960, buscando nuevas tierras para cultivo. Actualmente, dentro y en la zona de influencia del área protegida habitan unas 50 familias, con un total de 250 personas aproximadamente (García-Frapolli *et al*. 2013).

La historia de conservación de este lugar es inusual en México, un país en el que las decisiones sobre qué conservar y cómo hacerlo normalmente se toman de forma centralizada y desde las instituciones encargadas de administrar las áreas protegidas en el gobierno federal (García-Frapolli *et al.* 2009). En este caso, fueron las comunidades locales quienes iniciaron, en 1996, las gestiones para que se decretara como protegida, a través de una colaboración con una organización no gubernamental regional, Pronatura Península de Yucatán. La motivación principal de las comunidades era la protección del sitio arqueológico y el área que lo rodeaba, que incluía la selva que utilizaban los monos. Esto se debe a que ya desde entonces, tanto el lugar como la especie funcionaban como atractivos para los turistas que visitan la zona. Seis años después, 5367 ha fueron decretadas como área de protección de flora y fauna *Otoch Ma'ax yetel Kooh* a nivel federal. Este decreto formalizó muchas de las actividades que ya se realizaban en la zona, incluyendo la investigación y el ecoturismo (Ramos-Fernández *et al.* 2011b).

Dado que el objeto principal de conservación del sitio es la población de mono araña, el diseño del polígono del área protegida contó con la asesoría de los investigadores, quienes propusieron incluir toda el área que rodea a la laguna de Punta Laguna y también una más al norte con otro complejo de lagunas y que igualmente estaba rodeada de selva madura. De la misma manera, al formularse el programa de manejo del lugar, en colaboración con las instituciones de gobierno y las comunidades locales, los resultados sobre el uso del hábitat de los monos fueron fundamentales para establecer la zonificación, otorgándole una prioridad más alta a las áreas de selva madura y mayor de 30 años de edad (CONANP 2006).

En la actualidad, el sitio recibe entre 5000 y 10000 visitantes al año (García-Frapolli *et al.* 2013). Los estudios de comportamiento de los monos araña también han servido para establecer lineamientos de manejo de los grupos de turistas que ingresan a la zona. Dado que los investigadores apoyaron a los habitantes locales en la conformación de la cooperativa de servicios turísticos (García-Frapolli *et al.* 2013), ha habido una buena relación que ha permitido compartirles información sobre el comportamiento y ecología de la especie, así como sobre la mejor manera de manejar a los turistas para que puedan observar a los monos sin perturbar su comportamiento.

Si bien los resultados sobre dinámica poblacional (ver sección de Ecología) sugieren que la población de monos araña en la zona es viable (i.e. que tiene una alta probabilidad de persistir en el largo plazo), se han realizado diferentes análisis de la cobertura vegetal, con el fin de evaluar la disponibilidad y calidad del hábitat. A través de imágenes de satélite correspondientes a los años 1999 y 2003, se comprobó que más de la mitad del área natural protegida estaba cubierta por vegetación sucesional de 30-50 años, con un porcentaje menor al 10 % de selva madura (García-Frapolli *et al.*

2007). Al repetir el análisis de vegetación con imágenes del año 2015 (Figura 1), se observó como ha aumentado el porcentaje de ambos tipos, recuperándose los de mayor edad y disminuyendo los de edades tempranas (Rangel Rivera & Ramos-Fernández, en preparación). Estos resultados indican que, hasta el momento, las medidas implementadas para conservar la población de mono araña al interior del área protegida han sido efectivas.

El mismo análisis de vegetación reveló que dos incendios, ocurridos en los años 2009 y 2011, quemaron una porción importante (mayor al 10 % de la superficie). Estos incendios ocurrieron en la zona norte del área, justamente en la zona que los investigadores habían sugerido incluir en el polígono del área por poseer buenas representaciones de selva madura (Figura 1). Los incendios son consecuencia de la producción de carbón, que resulta de la demanda de ciudades cercanas como Playa del Carmen (Rangel *et al*., en preparación). (Rangel Rivera & Ramos-Fernández, en preparación). La importancia de regular esta actividad se ha enfatizado ante las autoridades ambientales, con el fin de evitar que se produzcan más incendios.

## CONCLUSIONES

En este capítulo se ha hecho hincapié en algunos de los factores que han permitido que este estudio perdure: la asistencia de los habitantes locales y los acuerdos entre los investigadores son dos de los más importantes. La naturaleza de largo plazo de las investigaciones llevadas a cabo en Punta Laguna ha permitido un análisis de fenómenos que de otra forma hubiera sido difíciles de detectar. Los proyectos de corto plazo rara vez le ofrecen a los primatólogos oportunidades de explorar eventos poco frecuentes, como el impacto de los huracanes sobre los patrones de alimentación y agrupación, o los efectos potenciales de la composición demográfica del grupo sobre el comportamiento y estructura social. Esperamos que cada vez haya más estudios de largo plazo como este, que permitan profundizar en el conocimiento de las especies de primates y a la vez, contar con mejores herramientas para asegurar su sobrevivencia.

### AGRADECIMIENTOS

A las siguientes organizaciones por su apoyo financiero: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, National Geographic Society, Wenner-Gren Foundation, Chester Zoo, University of Chester, William Peace University y al Instituto Politécnico Nacional. A la Secretaría del Medio Ambiente y la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, por el permiso y el apoyo logístico para el trabajo de campo. A Augusto, Eulogio, Juan y Macedonio Canul, todos los estudiantes que han contribuido al proyecto y a la comunidad de Punta Laguna.

### BIBLIOGRAFÍA

Asensio N, Korstjens AH, Schaffner CM & F Aureli (2008) Intragroup aggression, fission–fusion dynamics and feeding competition in spider monkeys. *Behaviour* 145:983-1001.

Asensio N, Korstjens AH & F Aureli (2009) Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys: a multiple-level approach. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:649-659.

Asensio N, Schaffner CM & F Aureli (2012) Variability in core areas of spider monkeys in a regenerating dry tropical forest. *Primates* 53:147-156.

Aureli F & CM Schaffner (2007) Aggression and conflict management at fusion in spider monkeys. *Biology Letters* 3:147-149.

Aureli F & CM Schaffner (2008) Social interactions, social relationships and the social system of spider monkeys. En: Campbell CJ (ed.) *Spider monkeys: Behavior, ecology and evolution of the genus Ateles*. Cambridge University Press. New York, EE. UU. Pp. 236-265.

Aureli F, Schaffner CM, Verpooten J, Slater K & G Ramos-Fernández (2006) Raiding parties of male spider monkeys: insights into human warfare? *American Journal of Physical Anthropology* 131:486-497.

Aureli F, Schaffner CM, Boesch C, Bearder SK, Call J, Chapman CA, Connor R, Di Fiore A, Dunbar RIM, Henzi SP, Holekamp K, Korstjens AH, Layton R, Lee P, Lehmann J, Manson JH, Ramos-Fernández G, Strier KB & CP Van Schaik (2008) Fission–fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology* 49:627-654.

Aureli F, Fraser ON, Schaffner CM & G Schino (2012) The regulation of social relationships. En: Mitani J, Call J, Kappeler P, Palombit R & J Silk (eds.) *The Evolution of Primate Societies*. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. Pp. 531-551.

Aureli F, Di Fiore A, Murillo-Chacon E, Kawamura S, & CM Schaffner (2013) Male philopatry in spider monkeys revisited. *American Journal of Physical Anthropology* 152:86-95.

Ayala-Orozco B. (2001) Estudio del uso de habitat de dos grupos de monos araña (*Ateles geoffroyi yucatanensis*), en

la localidad de Punta Laguna, en la Península de Yucatan. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. 55 pp.

Benavides A & RL Zapata (1991) Punta Laguna: un sitio prehispánico de Quintana Roo. *Estudios de Cultura Maya* 18:23-64.

Bonilla-Moheno M & KD Holl (2010) Direct Seeding to Restore Tropical Mature-Forest Species in Areas of Slash-and-Burn Agriculture. *Restoration Ecology* 18:438-445.

Busia L, Schaffner CM & F Aureli (2015) Relationship quality and fission decisions in wild spider monkeys. *Memorias del V Congreso Mexicano de Primatología*. Veracruz, México. Pp. 62.

Busia L, Schaffner CM & F Aureli (2016) Watch out or relax: conspecifics affect vigilance in wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behaviour* 153:107-124.

Campbell CJ (2003) Female-directed aggression in free-ranging *Ateles geoffroyi*. *International Journal of Primatology* 24:223-237.

Campbell CJ (2006) Lethal intragroup aggression by adult male spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology* 68:1197-1201.

Chapman CA, Chapman LJ & RW Wrangham (1995) Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:59-70.

Chave J (2013) The problem of pattern and scale in ecology: What have we learned in 20 years? *Ecology Letters* 16:4-16.

CONANP (2006) *Programa de Conservación y Manejo*. Área de Protección de Flora y Fauna Otoch Ma'ax Yetel Kooh. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México. 140 pp.

Couzin ID & J Krause (2003) Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* 32:1-75.

Di Fiore A, Link A & JL Dew (2008) Diets of wild spider monkeys. En: Campbell CJ (ed.) *Spider monkeys: The biology, behavior and ecology of the genus Ateles*. Cambridge University Press. New York, EE. UU. Pp. 81-137.

Dubreuil C, Notman H & MS Pavelka (2015) Sex Differences in the Use of Whinny Vocalizations in Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology* 36:412-428.

Eisenberg JF (1976) Communication mechanisms and social integration in the black spider monkey, *Ateles fusciceps robustus*, and related species. *Smithsonian Contributions to Zoology* 213. Pp. 1-18.

Fedigan LM & MJ Baxter (1984) Sex differences and social organization in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates* 25:279-294.

García-Frapolli E, Ayala-Orozco B, Bonilla-Moheno M, Espadas-Manrique C & G Ramos-Fernández (2007) Biodiversity conservation, traditional agriculture and ecotourism: Land cover/land use change projections for a natural protected area in the Northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Landscape and Urban Planning* 83:137-153.

García-Frapolli E, Ramos-Fernández G, Galicia E & A Serrano (2009) The complex reality of biodiversity conservation through Natural Protected Area policy: Three cases from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Land Use Policy* 26:715-722.

García-Frapolli M, Bonilla-Moheno M & G Ramos-Fernández (2013) Community Conservation in Punta Laguna: A Case of Adaptive Ecotourism Management. En: Porter-Bolland L, Ruiz-Mallén I, Camacho-Benavides C & SR McCandless (eds.) *Community Action for Conservation*, Springer. Nueva York, EE. UU. Pp. 101-113.

Granovetter MS (1973) The strength of weak ties. *American Journal of Sociology* 78:1360-1380.

Hartwell KS, Notman H, Bonenfant C & MS Pavelka (2014) Assessing the occurrence of sexual segregation in spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*), its mechanisms and function. *International Journal of Primatology* 35:425-444.

Hinde RA (1976) Interactions, relationships and social structure. *Man* 11:1-17.

Kappeler PM & DP Watts (2012) *Long-term field studies of primates*. Springer. Heidelberg, Alemania. 460 pp.

Kummer H (1971) *Primate societies: group techniques of ecological adaptation*. Aldine Publishing Company. Chicago, EE. UU. 160 pp.

Matsushita Y, Pablo-Rodríguez M, Schaffner CM, Ramos-Fernández G, Aureli F & S Kawamura (2014) Novel L/M opsin alleles create unique variation of color vision in Mexican spider monkeys. *Memorias del XXV Congreso de la International Primatological Society*. Hanoi, Vietnam. P. 468.

Pablo-Rodríguez M, Aureli F, Hernández-Salazar LT & CM Schaffner (2015) The role of sucrose and sensory systems in fruit selection and consumption of *Ateles geoffroyi* in Yucatan, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 31:213-219.

Pinacho-Guendulain B & G Ramos-Fernández (2017) Influence of food availability on the fission-fusion dynamics of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology*. DOI: 10.1007/s10764-017-9955-z

Ramos-Fernández G (2005) Vocal communication in a fission-fusion society: do spider monkeys stay in touch with close associates? *International Journal of Primatology* 26:1077-1092.

Ramos-Fernández G (2008) Communication in spider monkeys: the function and mechanisms underlying the use of the whinny. En: Campbell CJ (ed.) *Spider monkeys: The biology, behavior and ecology of the genus Ateles*. Cambridge University Press. New York, EE. UU. Pp. 220-235.

Ramos-Fernández G & B Ayala-Orozco (2003) Population size and habitat use of spider monkeys in Punta Laguna, Mexico. En: Marsh LK (ed.) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer. New York, EE. UU. Pp. 191-210.

Ramos-Fernández G y RB Wallace (2008) Spider monkey conservation in the Twenty-First Century: Recognizing risks and opportunities. En: Campbell CJ (ed.) *Spider Monkeys: The Biology, Behavior and Ecology of the Genus Ateles*. Cambridge University Press. New York, EE. UU. Pp. 351-376.

Ramos-Fernández G & B Pinacho-Guendulain (2009) Diet composition of black-handed black spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a seasonally dry forest in the Yucatan península, Mexico. *Memorias del XXXIII Congreso de la American So-*

*ciety of Primatologists. American Journal of Primatology* 71 (Suppl. 1): addendum.

Ramos-Fernández G & JM Morales (2014) Unraveling fission-fusion dynamics: How subgroup properties and dyadic interactions influence individual decisions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68:1225–1235.

Ramos-Fernández G, Mateos JL, Miramontes O, Larralde H, Cocho G & B Ayala-Orozco (2004) Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55(3):223-230.

Ramos-Fernández G, Boyer D & VP Gómez (2006) A complex social structure with fission-fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:536-549.

Ramos-Fernández G, Boyer D, Aureli F & LG Vick (2009) Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:999-1013.

Ramos-Fernández G, Pinacho-Guendulain B, Miranda-Pérez A & D Boyer (2011a) No evidence of coordination between different subgroups in the fission–fusion society of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology* 32:1367-1382.

Ramos-Fernández G, García-Frapolli E, Aureli F, Bonilla-Moheno M, Schaffner CM & LG Vick (2011b). El vínculo entre investigación y conservación del mono araña en Punta Laguna, Yucatán. En: Dias PA & D Canales (eds.) *La conservación de los primates de México.* Consejo Veracruzano de Investigación Científica y Desarrollo Tecnológico. Veracruz, México. Pp 108-124.

Ramos-Fernández G, Smith Aguilar SE, Schaffner CM, Vick LG, & F Aureli (2013). Site fidelity in space use by spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in the Yucatan Peninsula, Mexico. *PloS One* 8: e62813.

Ramos-Fernández G, Aureli F, Canul A, Canul E, Canul J, Canul M, Pinacho- Guendulain B, Schaffner CM, Smith Aguilar SE & LG Vick (2015) Estudio longitudinal de la demografía del mono araña (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna. *Memorias del V Congreso Mexicano de Primatología.* Veracruz, México. Pp. 29.

Rangel Rivera CE & G Ramos-Fernández (en preparación) Calidad del hábitat y estado de conservación del mono araña (*Ateles geoffroyi*, Kuhl 1820) en el ANP *Otoch Ma'ax Yetel Kooh*.

Santorelli CJ, Aureli F, Ramos-Fernández G & CM Schaffner (2013) Individual variation of whinnies reflects differences in membership between spider monkey (*Ateles geoffroyi*) communities. *International Journal of Primatology* 34:1172-1189.

Schaffner CM & F Aureli (2015) Simposio - Los beneficios de los estudios a largo plazo. *Memorias del V Congreso Mexicano de Primatología*. Veracruz, México. P. 26.

Schaffner CM, Slater KY & F Aureli (2012a) Age related variation in male–male relationships in wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*). *Primates* 53:49-56.

Schaffner CM, Rebecchini L, Ramos-Fernández G, Vick LG & F Aureli (2012b) Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi yucatenensis*) cope with the negative consequences of hurricanes through changes in diet, activity budget, and fission– fusion dynamics. *International Journal of Primatology* 33:922-936.

Shimooka Y, Campbell CJ, Di Fiore A, Felton AM, Izawa K, Link A, Nishimura A, Ramos-Fernández G & RB Wallace (2008) Demography and group composition of spider monkeys. En: Campbell CJ (ed.) *Spider Monkeys: The Biology, Behavior and Ecology of the Genus Ateles*. Cambridge University Press,.New York, EE. UU. Pp. 329-350.

Slater KY, Schaffner CM & F Aureli (2007) Embraces for infant handling in spider monkeys: evidence for a biological market? *Animal Behaviour* 74:455-461.

Slater KY, Schaffner CM & F Aureli (2008). Female-directed male aggression in wild *Ateles geoffroyi yucatanensis*. *International Journal of Primatology* 29:1657-1669.

Slater KY, Schaffner CM & F Aureli (2009). Sex differences in the social behavior of wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*). *American Journal of Primatology* 71:21-29.

Smith Aguilar SE, Ramos-Fernández G & WM Getz (2016). Influence of Passive Aggregation and Active Associations on the Seasonal Change in the Spatial Organization and Association Patterns among Members of a Group of Free-Living Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *PloS One* 11(6):e0157228.

Spaan D, Ramos-Fernández G, Schaffner CM, Smith Aguilar SE, Pinacho-Guendulain B & F Aureli (2016) Comparing estimates of spider monkey (*Ateles geoffroyi*) population density in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Memorias del Congreso de la International Primatological Society y la American Society of Primatologists*. Chicago, EE. UU. Pp. 7187.

Sterck EH, Watts DP & CP van Schaik (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41:291-309.

Symington MM (1990) Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology* 11:47-61.

Talebi MG, Beltrão-Mendes R & PC Lee (2009) Intra-community coalitionary lethal attack of an adult male southern muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology* 71:860-867.

Valero A & RW Byrne (2007) Spider monkey ranging patterns in Mexican subtropical forest: do travel routes reflect planning? *Animal Cognition* 10:305-315.

Valero A, Schaffner CM, Vick LG, Aureli F & G Ramos-Fernández (2006) Intragroup lethal aggression in wild spider monkeys. *American Journal of Primatology* 68:732-737.

Vick LG (2008) Immaturity in spider monkeys: a risky business. En: Campbell CJ (ed.) *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles.* Cambridge University Press. New York, EE. UU. Pp. 288-328.

Viswanathan GM, Da Luz MG, Raposo EP & HE Stanley (2011) *The physics of foraging: an introduction to random searches and biological encounters*. Cambridge University Press. New York, EE. UU. Pp. 164.

Wallace RB (2005) Seasonal variations in diet and foraging behavior of *Ateles chamek* in a southern Amazonian tropical forest. *International Journal of Primatology* 26:1053-1075.

Wallace RB (2008) Factors influencing spider monkey habitat use and ranging patterns. En: Campbell CJ (ed.) *Spider monkeys. The biology, behavior and ecology of the genus Ateles*. Cambridge University Press. New York, EE. UU. Pp. 138-154.

# Estudio de la coerción sexual en babuinos hamadríades (*Papio hamadryas*) en cautiverio

Celina Anaya-Huertas

*Facultad de Psicología. Universidad de Negocios ISEC, Mier y Pesado 210, Col. Del Valle, CP 03100. Ciudad de México, México.*

celanahue@hotmail.com

**Resumen**

En ciertas especies y contextos, los machos pueden recurrir a conductas ritualizadas para forzar a las hembras a emparejarse con ellos. Los estudios en selección sexual tradicionales contemplan dos procesos: competencia intrasexual y elección de pareja, sin embargo, recientemente se ha añadido la coerción sexual, que puede ser utilizada en contextos en los que los individuos expresan conductas agresivas en el apareamiento o en cópulas para emparejarse. Esta situación es típica en sistemas sociales uni-macho/multi-hembra, característico de especies con sistema de apareamiento poligínico, basado en la defensa de un harén de hembras. Uno de los comportamientos más usuales es el «pastoreo» utilizado por los propietarios de los harenes para interferir y controlar las relaciones de sus hembras con otros machos rivales. El pastoreo entre machos propietarios y sus hembras en babuinos hamadríades puede considerarse como una estrategia de coerción sexual que los machos utilizan para monopolizar a sus hembras e incrementar el acceso a estas (sobre todo cuando están receptivas sexualmente) para el apareamiento, coartándoles la opción de elegir pareja. Lo anterior representa un modelo adecuado para estudiar la evolución del comportamiento coercitivo en primates.

**Abstract**

**Sexual coercion in captive hamadryas baboons (*Papio hamadryas*)**

Traditionally, it has been suggested that sexual selection involves two processes: intra-sexual competition and mate selection. Recently, sexual coercion can be utilized in contexts in which individuals express preferences to couple through aggressive behaviors. Such behaviors are typical of single-male/multifemale social systems, typical of species with polygynous mating based on the defense of female harems. One of the most characteristic behaviors is "herding", used by leader males to interfere and control the females´ relationships with rival males. Herding in hamadryas baboons may be considered as a sexual coercion strategy which males employ to monopolize access to their females and increase their access to them (specially when they are sexually receptive) for mating, eliminating their option to choose their partner. In certain primate species and contexts, males may resort to ritualized behaviors to force females to mate with them. Hamadryas baboons thus represent an appropriate model to study the evolution of coercive behavior in primates.

**Palabras clave** Agresión, comportamiento coercitivo, pastoreo, selección sexual

**Key words** Aggression, coercive behavior, herding, sexual selection

Anaya-Huertas C (2018) Estudio de la coerción sexual en babuinos hamadríades (*Papio hamadryas*) en cautiverio. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) ***La** primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 545-553.

## INTRODUCCIÓN

Los animales que viven en grupos sociales con representantes de todas las categorías de sexo y de edad, como es el caso de la mayoría de los primates, constituyen un reto importante en el estudio de la selección sexual, debido a la implicación simultánea de varias estrategias reproductivas (Dixson 2012; Lee 1994). Las relaciones entre hembras y machos están influidas por la selección y el conflicto sexual (Smuts 1987; Smuts & Smuts 1993; van Schaik 1996; Chapman *et al.* 2003; Clutton-Brock 2004; Stumpf *et al.* 2011). En los primates dichas relaciones son muy variables, dentro de una misma especie y entre especies distintas, y están determinadas, entre otros factores, por la duración del tiempo de permanencia de los machos en los grupos sociales, su estatus de dominancia, la certidumbre de la paternidad, el riesgo de infanticidio y el grado de dimorfismo sexual (Kappeler *et al.* 2003).

Se han descrito tres estrategias para acceder a los recursos reproductivos: la competencia intra-sexual, la elección inter-sexual y la coerción sexual. La coerción sexual implica el uso de la fuerza por parte del macho hacia la hembra para intentar asegurar e incrementar el acceso sexual (sobre todo en el caso de que la hembra no lo elija), para disminuir la probabilidad de que se aparee con otro macho, o para ambos propósitos (Smuts & Smuts 1993; Swedell *et al.* 2014). Cuando se observa la agresión de un macho hacia una hembra, es muy difícil determinar si se trata de agresión sexual como tal, sin corroborar si la consecuencia de dicha agresión será un incremento en la frecuencia de apareamiento entre el macho agresor y la hembra agredida, o si el resultado es interferir el acceso de otros machos hacia la hembra en cuestión (Smuts & Smuts 1993; Smuts 1995; Soltis *et al.* 2001). Clutton-Brock & Parker (1995) proponen que el conflicto de intereses entre los sexos aparece cuando los machos consiguen apareamientos por medio del uso de la coerción (Polo & Colmenares 2012).

La coerción sexual se observa en ciertas especies de primates. Sin embargo, existen pocos estudios en los que se haya abordado directamente el análisis de la misma en primates no humanos (Smuts & Smuts 1993; Soltis *et al.* 1997a,b; Steenbeek 1999a,b; Jones 2002; Anaya-Huertas & Colmenares 2002; Anaya-Huertas 2004; Polo & Colmenares 2012). El sistema de apareamiento del babuino hamadríade se caracteriza por la presencia de poliginia con defensa de un harén y poliandria secuencial (Kummer 1968b). Las unidades reproductivas son los harenes. Los machos del harén, también llamados machos propietarios o líderes, realizan conductas de «pastoreo» (*herding*), la cual es especialmente frecuente cuando las hembras se encuentran en estro, es decir, en la fase folicular del ciclo menstrual (cuando la ovulación acaba de producirse o está a punto de hacerlo, y los niveles de estrógeno son especialmente elevados) (Colmenares 1996). Con frecuencia se observa que dos o más hembras del mismo harén pueden exhibir ciclos sexuales de forma sincronizada (Kummer 1968a). En este contexto, si la cohesión del harén no es muy elevada, las hembras a menudo muestran conductas de alejamiento con respecto a su macho propietario y de acercamiento hacia otros (Colmenares 1996). En los contextos en que un macho líder emplea las conductas de pastoreo más agresivo sobre la hembra (mordida en la nuca), esta se enfrenta a un intenso conflicto, ya que si se aleja del macho, su respuesta puede ser aún más agresiva (Kummer 1968b; 1982) por lo que la mejor opción para la hembra es acercarse al macho agresor (Colmenares 1996). Dicha conducta de la hembra parece no ser coherente con su estado motivacional, puesto que en lugar de escapar del macho se le aproxima (Colmenares 1996). El éxito reproductivo de un macho propietario de un harén se relaciona positivamente con el número y valor de sus hembras, y con el tiempo que permanezcan bajo su dominio. Su organización social y su alto grado de dimorfismo sexual hacen que presenten conductas cooperativas, pero por otro lado se presenta un conflicto inter-sexual. Por lo anterior, una de las estrategias esperable por parte de los machos, en sus intentos por resolver dicho conflicto (en beneficio propio y a expensas de los intereses de las hembras), es la coerción sexual (Arnqvist & Rowe 2005), considerando que las hembras, desde edades tempranas aprenden que pueden evitar el ataque de un macho manteniéndose cerca de él (Kummer 1968a, Kummer *et al.* 1969).

Los machos emplean tres estrategias para adquirir hembras (y establecer harenes): pastoreando hembras juveniles que son sexualmente maduras y que no pertenecen a ningún harén (típica de los machos juveniles); incorporándose a un harén ya establecido como «seguidor» (lo que se conoce como «entrada como seguidor») y apropiándose de las hembras después de derrotar al líder del

harén (Colmenares 1996). Durante el pastoreo, el macho controla los movimientos de la hembra y vigila si le está siguiendo girando la cabeza por encima de su hombro (*checking look backward*) (Nagel 1971). Si el macho se aparta, esta lo tiene que seguir, de otro modo recibirá una nueva acción de pastoreo que probablemente será de mayor intensidad.

Un factor que puede influenciar las estrategias de los machos es la condición reproductiva de las hembras. Las hembras de primates no-humanos presentan ciclos ováricos durante los cuales la actividad reproductiva atraviesa diversas fases, resultado de los cambios hormonales. En dichos cambios, existe un intervalo de duración relativamente corto denominado estro (Hrdy & Whitten 1987), el cual, en la mayoría de las especies animales, coincide con una situación hormonal concreta, correspondiente con la fase folicular del ciclo sexual. El estro, no obstante, hace referencia estrictamente al comportamiento que exhibe la hembra (Nadler 1994). Actualmente se reconocen tres tipos de cambios conductuales a lo largo del ciclo hormonal de las hembras de primate: atracción, proceptividad y receptividad (Beach 1976). La atracción sexual consiste en cualquier característica de tipo conductual o fisiológica de la hembra que estimula al macho para la cópula (Goldfoot 1977). La proceptividad consiste en una serie de patrones comportamentales efectuados por la hembra para iniciar y mantener interacciones sexuales con el macho, y que se infiere a partir de conductas de aproximación y solicitud de monta por parte de la hembra a través de la presentación de cuartos traseros o grupa (la hembra se gira y muestra la parte trasera, puede ser una señal de sumisión o una señal de estar receptiva para la cópula) (Hrdy & Whitten 1987). La receptividad consiste en la fase consumatoria de la secuencia de apareamiento; la colaboración y disponibilidad de la hembra para permitir que el macho la monte y tenga lugar la intromisión y eyaculación (Goldfoot 1977).

Los machos identifican el estado reproductivo de las hembras en varias especies de primates, a partir de la inspección de la vulva, que rodea el ano y el orificio vaginal (Domb & Pagel 2001). Durante la fase folicular esta zona se hincha y cambia de color, alcanzando su máximo de turgencia y coloración durante la ovulación. A partir de este momento, la turgencia se va reduciendo y desaparece en pocos días. Finalmente, la piel sexual permanece en estado de no hinchazón desde el parto hasta la reanudación de los ciclos ováricos, tras un período de amenorrea post-parto (Dixson 2012).

El comportamiento de pastoreo en babuinos hamadríades depende, en gran medida, de la condición reproductiva de las hembras, y por lo tanto puede ser interpretado como una estrategia de coerción. A partir de esta hipótesis se puede predecir que: (1) el pastoreo agresivo debería ser más frecuente que el no agresivo, puesto que el primero representaría una forma de coerción más eficiente; (2) el pastoreo en general debería ser más frecuente cuando las hembras se encuentran en el estado reproductivo en el que la ovulación es más probable, es decir en estro (son más receptivas, proceptivas y atractivas) y muestran hinchazón de la piel sexual; (3) el pastoreo agresivo debería ser más frecuente que el no agresivo cuando las hembras se encuentran en estro.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio se llevó a cabo en la colonia de babuinos (*Papio hamadryas*) del *Zoo Aquarium* de Madrid, establecida en junio de 1972 (Colmenares & Gomendio 1988). Esta colonia no sufre manipulaciones artificiales y está alojada en una amplia instalación abierta, la cual consta de dos áreas: una interior (no accesible al público visitante) y otra exterior (Figura 1). La colonia ha exhibido una dinámica en su estructura social muy similar a lo que se ha observado en tropas del mismo género estudiado en su hábitat natural (Kummer 1968a; Colmenares 1986; Stammbach 1987). Además, la misma ha sido objeto de investigaciones por Colmenares y su equipo desde su establecimiento en el zoológico en 1972, por lo que se posee información sobre todas las variables más importantes para este tipo de estudio: edad, historia individual y parentesco de todos los sujetos. Para más detalles consultar Colmenares & Gomendio (1988) y Colmenares (1996).

El estudio se inició el mes de enero de 1999 y finalizó en diciembre de ese mismo año. El 15 de julio de 1999 se retiraron 29 individuos de la colonia (14 machos y 15 hembras), por lo que el período de estudio comprende 2 fases. En la Fase I la colonia constaba de 79 individuos (34 machos y 45 hembras), llegando a un máximo de 83 (34 machos y 49 hembras) en el mes de junio de 1999. En la Fase II la colonia estuvo formada

Figura 1: Instalación del zoológico en Madrid. Foto: Pablo Polo (Copyright Pablo Polo, 2017).

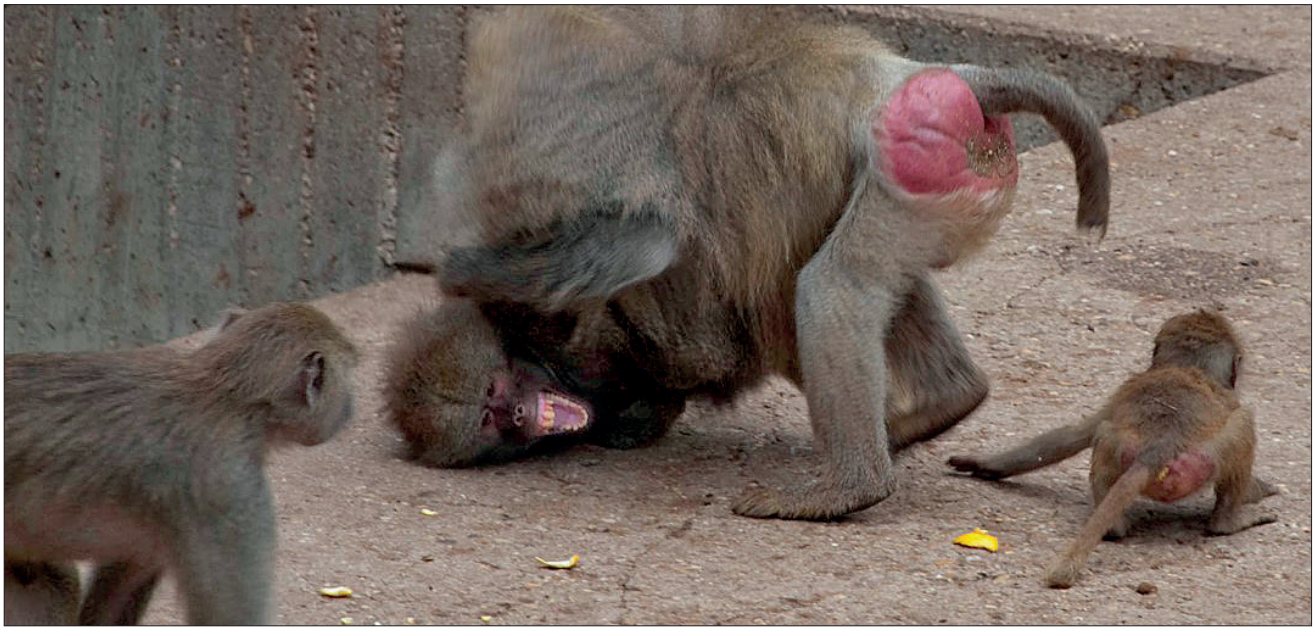

Figura 2. Pastoreo agresivo con contacto (*neck bite*). Foto: Pablo Polo (Copyright Pablo Polo, 2017).

por 54 individuos; 9 machos (8 propietarios con hembras asociadas y 1 seguidor) y 26 hembras. Los sujetos del estudio fueron los 14 machos sexualmente maduros y las 39 hembras sexualmente maduras de la colonia. De los 14 machos, 11 eran propietarios de un harén de hembras y los 3 restantes eran machos «seguidores», es decir,

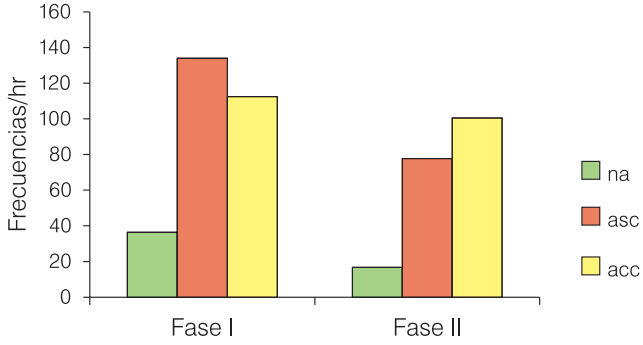


Figura 3. Frecuencias/hora de pastoreos durante las dos Fases del estudio (na: pastoreo no agresivo; asc: pastoreo agresivo sin contacto; acc: pastoreo agresivo con contacto).

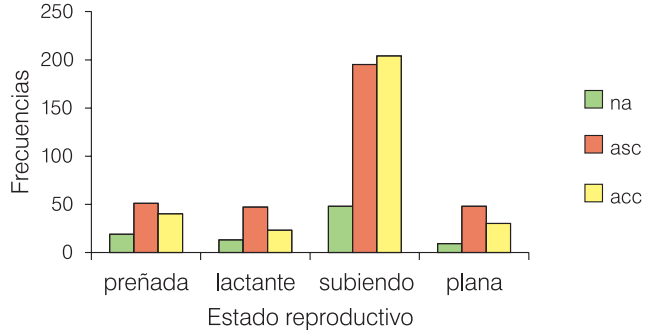


Figura 4a: Frecuencias de los tres tipos de pastoreos en función del estado reproductivo de las hembras en la Fase I del estudio (na: pastoreo no agresivo; asc: pastoreo agresivo sin contacto; acc: pastoreo agresivo con contacto).

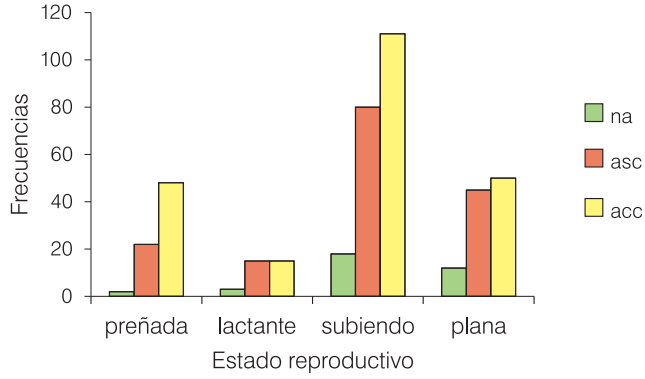


Figura 4b: Frecuencias de los tres tipos de pastoreo en función del estado reproductivo de las hembras en la Fase II del estudio (na: pastoreo no agresivo; asc: pastoreo agresivo sin contacto; acc: pastoreo agresivo con contacto).

machos que no tenían acceso sexual a ninguna hembra pero que estaban asociados espacialmente a uno o varios harenes (Kummer 1984; Colmenares 1986).

Los datos analizados proceden enteramente de las observaciones realizadas en el método de muestreo multi-focal (Quera 1997) o «muestreo de comportamiento» (Martin & Bateson 1986). Los datos fueron obtenidos con un registro continuo activado al observarse una interacción en la que cualquier macho de la muestra dirigía un comportamiento de pastoreo a una hembra de su harén.

En primer lugar se registró la frecuencia de los diferentes tipos de pastoreos, tanto en la Fase I como en la Fase II. Se obtuvo un total de 1254 pastoreos en ambas fases, de los cuales 124 fueron no agresivos, 503 fueron agresivos sin contacto y 627 agresivos con contacto.

Se analizaron si las frecuencias de los tipos de pastoreo eran iguales al esperado al azar, por medio de la prueba *Ji*-cuadrada por rangos de Friedman ($\chi_F^2$) tanto en la Fase I como en la Fase II. También se analizó si existía alguna relación entre el tipo de pastoreo (no agresivo, agresivo sin contacto y agresivo con contacto) [(No agresivo (na): los machos controlan y obstaculizan los movimientos de las hembras; Agresivo sin contacto (asc): los machos atacan o amenazan a las hembras de su harén sin establecer contacto físico; Agresivo con contacto (aac): los machos atacan a las hembras violentamente. La forma más evidente es el mordisco en la nuca [neck-bite (Kummer 1968b)] (Figura 2) con el estado reproductivo de las hembras (Preñada, Lactante, Subiendo -en estro- y Plana). Para dichos análisis se aplicó la prueba *Ji*-cuadrada por rangos de Friedman ($\chi_F^2$) (frecuencia de cada tipo de pastoreo con relación al estado reproductivo de la hembra; k=4 estados reproductivos y n=14 machos).

## RESULTADOS

### Frecuencia de pastoreo

Se observó que los pastoreos agresivos de ambos tipos (i.e. con y sin contacto) fueron más frecuentes que los no agresivos, tanto en la Fase I ($\chi_F^2$= 55,84; gl=2; p<0,001) como en la Fase II ($\chi_F$2= 57,96; gl=2; p<0,001) (Figura 3).

### Relación entre tipo de pastoreo y estado reproductivo de la hembra

Durante la Fase I se observó una relación estadísticamente significativa entre el tipo de pastoreo y el estado reproductivo de las hembras (Fase I: $\chi_F^2$ =9,6; K=4; n=14; p=0,02) (Figura 4a). Observándose

la figura, nótese que hubo una mayor frecuencia de pastoreos agresivos dirigidos hacia las hembras que presentaban hinchazón perineal o estro (subiendo) que hacia las hembras que se encontraban en cualquiera de los otros estados reproductivos. En la Fase II también se observó una mayor frecuencia de pastoreos agresivos dirigidos a hembras en estro en relación con los demás estados reproductivos, siendo un poco más frecuentes los pastoreos agresivos con contacto (Fase II: $\chi_F^2$=10,91; K=4; n=14; p=0,006) (Figura 4b). En ambas fases, se encontró que el tipo de pastoreo agresivo con contacto fue el más frecuente, en general, y particularmente cuando la hembra se encontraba «subiendo».

## DISCUSIÓN

Los resultados indican que las tres predicciones fueron confirmadas, con mayor o menor grado de certidumbre, puesto que un resultado no fue significativo y otros se basaron solamente en un análisis gráfico. Al observar los resultados, podemos inferir que son más frecuentes los pastoreos agresivos hacia las hembras en estro (subiendo), los cuales son estereotipados, sobre todo cuando son agresivos con contacto, ya que normalmente la respuesta de las hembras es más notoria (chillan o se aproximan a los machos que las pastorean y en ocasiones también responden espulgándolos). Sin embargo, como las figuras parecen indicar que siempre hay proporcionalmente más pastoreos agresivos que no agresivos, no es posible afirmar con certidumbre si la supuesta relación es solamente un reflejo de la mayor ocurrencia de pastoreos como un todo durante el estado «subiendo» o si hay una asociación específica entre los pastoreos agresivos y el estado «subiendo».

En babuinos hamadríades se han descrito tres situaciones que pueden provocar que el macho pastoree a sus hembras: (1) que las hembras se encuentren espacialmente lejos de estos; (2) que un miembro de otro grupo se interponga entre ella y el líder y (3) que la hembra interactúe con un miembro de otro harén (Kummer 1968a). Se ha planteado que el pastoreo agresivo funciona como estrategia para mantener la proximidad y cohesión de las hembras con el macho propietario. En este estudio los pastoreos fueron más intensos y frecuentes cuando las hembras resultaban más atractivas y más susceptibles de ser objeto de competición entre los machos (durante la fase folicular del ciclo reproductivo): coherente con la hipótesis de la competencia intra-sexual.

Algunos grupos de babuinos chacma (*Papio ursinus*) exhiben un sociograma de estrella similar al de *P. hamadryas* (Byrne *et al.* 1990). En dicha especie los pastoreos también son frecuentes hacia las hembras en estro y cuando están lactantes (Cowlishaw 1995; Smuts & Smuts 1993; Sirot 1996; Fox 2001).

Los resultados obtenidos son indicios de que el pastoreo constituye un comportamiento importante en el mantenimiento de la relación entre el macho y las hembras, asociado a la condición reproductiva de la hembra en la que presenta un mayor valor reproductivo (i.e. la fase folicular del ciclo menstrual) (Anaya-Huertas 2004; Polo & Colmenares 2012). Se ha observado en estudios previos que las agresiones de los machos hacia las hembras suelen ser más frecuentes cuando ellas están en estro, es decir cuando los niveles de estrógeno son especialmente elevados (Kummer 1968a; Seyfarth 1977a; Cowlishaw 1995; Colmenares 1996; Anaya-Huertas & Colmenares 2002). Comportamientos análogos se han reportado en otras especies de primates: los macacos *rhesus* machos presentan conductas agresivas cuando las hembras están receptivas sexualmente (Carpenter 1942; Lindburg 1983; Manson 1994; Muller *et al.* 2009). Del mismo modo, en el caso de los chimpancés se han observado frecuentes agresiones de machos a hembras, en especial si están en estro. Los machos atacan a las hembras repetidamente durante esta fase de su ciclo, probablemente como una forma de hacer que la hembra se muestre más cooperativa y que se comporte de manera sumisa durante el momento de la ovulación para que la cópula resulte más fácil, para ambos (Watts 1998; Stumpf & Boesch 2010). En gorilas y orangutanes las iniciativas de cópulas, mediante comportamientos agresivos, también aumentan considerablemente durante las etapas receptivas de los ciclos de las hembras, las cuales no oponen resistencia, sino todo lo contrario, por lo que el pastoreo se plantea como una estrategia de coerción por parte de los machos para evitar la de-

serción de estas, especialmente si son más valiosas en materia de reproducción (Nadler 1988; Sicotte 1993, 1994; Stumpf & Boesch 2010). En los macacos *Rhesus*, los machos también atacan más frecuentemente a las hembras cuando ellas intentan interactuar con otros machos. Se ha sugerido que la agresión hacia las hembras en esta especie, más que una estrategia reproductiva se trata de un medio para establecer relaciones de dominancia e incrementar la distancia entre los machos y las hembras (Bercovitch *et al.* 1987). Por otro lado, en esta misma especie de macacos se ha observado que existe una correlación positiva entre los niveles de pastoreo y los de apareamiento (Norman 1994). Dichos resultados respaldan las predicciones planteadas por Smuts & Smuts (1993) en cuanto a que la agresión de los machos a las hembras incrementa el éxito reproductivo. En los babuinos hamadríades los machos mantienen relaciones espaciales con sus hembras durante todas las fases de sus ciclos menstruales y los periodos de amenorrea (Stumpf *et al.* 2011), aunque dichas relaciones aumentan cuando las hembras están en estro, también se han observado pastoreos durante otras fases de sus ciclos reproductivos (Anderson 1983; Anaya-Huertas 2004). Seyfarth (1977b) observó que los machos utilizaban este comportamiento, independientemente del ciclo de la hembra, cuando había miembros de otros grupos en proximidad. Los individuos tienden a establecer alianzas duraderas, y dichas alianzas aumentan en los momentos en los que las hembras están receptivas sexualmente (Colmenares 1996). En algunos casos, las hembras prefieren a los machos que han mantenido alianzas con ellas cuando se encontraban preñadas y durante la lactancia, más que durante el estro (Seyfarth 1977a).

Los datos obtenidos constituyen un buen modelo para estudiar la evolución del comportamiento coercitivo en primates no humanos (Muller *et al.* 2009).

## CONCLUSIONES

El pastoreo puede considerarse como una estrategia de coerción sexual que utilizan los machos de primates no humanos para monopolizar a sus hembras e incrementar el acceso a las mismas (sobre todo cuando están receptivas sexualmente) para el apareamiento (i.e. maximización del éxito reproductivo), coartando la opción de estas de ejercer la elección de pareja. Es importante que futuras investigaciones se centren en análisis más precisos de los contextos en los que los machos de ambas categorías utilizan el pastoreo y en respuestas de las hembras. Tales estudios pueden arrojar más luz sobre las múltiples funciones que este comportamiento puede desempeñar, incluyendo el de la coerción.

### AGRADECIMIENTOS

La autora agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para realizar sus estudios de doctorado (ref. 96337). Al Departamento de Psicobiología de la Facultad de Psicología de la Universidad Complutense de Madrid por el apoyo logístico brindado en todo momento. La infraestructura para la realización de este proyecto fue financiada parcialmente por la subvención PB98-773 del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte de España (I.P: Dr. Colmenares). Al *Zoo-Aquarium* de Madrid, España, por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo. A Ricardo Vinós Zelaya por la edición de las figuras, fotografías, referencias bibliográficas y por el invaluable apoyo moral.

### BIBLIOGRAFÍA

Anaya-Huertas C (2004) *El papel de la coerción sexual en las relaciones heterosexuales en primates no humanos*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España. 153 pp.

Anaya-Huertas C & Colmenares F (2002) Male coercion and reproductive condition in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *Folia Primatologica* (Basel) 73:291.

Anderson C (1983) Levels of Social Organization and Male-Female Bonding in the Genus *Papio*. *American Journal of Physical Anthropology* 60:15-22.

Arnqvist G & L Rowe L (2005) *Sexual conflict*. Princeton University Press. Princeton, EE. UU. 330 pp.

Beach F (1976) Sexual atractivity, proceptivity and receptivity in female mammals. *Hormonal Behaviour* 7:105-138.

Bercovitch F, Sladky K, Roy M & RW Goy (1987) Intersexual Aggression and Male Sexual Activity in Captive *Rhesus* Macaques. *Aggresive Behavior* 13:347-358.

Byrne RM, Whitten A & SP Henzi (1990) Social Relationships of Mountain Baboons: Leadership and Affiliation in a Non-Female-Bonded Monkey. *American Journal of Primatology* 20:313-329.

Carpenter CR (1942) Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Comportamental Psychology* 33:113-142.

Chapman T, Arnqvist G, Bangham J & L Rowe (2003) Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 18:41-47.

Clutton-Brock TH & GA Parker (1995) Sexual coercion in animal societies. *Animal Behaviour* 49:75-86.

Clutton-Brock TH (2004) What is sexual selection? En: Kappeler PM & CP van Schaik (eds.) *Sexual selection in primates: new and comparative perspectives*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp.24-36.

Colmenares F (1986) *Estudio etológico de un sistema social de babuinos Papio spp.: comportamiento socio-espacial*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España. 250 pp.

Colmenares (1996) *Conflictos sociales y estrategias de interacción en los primates. I: Esquema conceptual y tipología basada en criterios estructurales*. En: Colmenares F (ed.) Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal. Editorial Síntesis. Madrid, España. Pp.341-359.

Colmenares F & M Gomendio (1988) Changes in female reproductive condition following male take-overs in a colony of hamadryas and hybrid baboons. *Folia Primatologica*. 50:157-174.

Cowlishaw G (1995) Behavioural Patterns in Baboon Group Encounters: The Role of Resource Competition and Male Reproductive Strategies. *Behaviour* 132:75-86.

Dixson AF (2012) *Primate Sexuality. Comparative Studies of Prosimians, Monkeys, Apes and Human Beings*. Oxford University Press. Oxford, UK. 785 pp.

Domb LG & M Pagel (2001) Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature* 410:204-206.

Fox EA (2001) Female strategies to reduce sexual coercion in the Sumatran orangutan, *Pongo pygmaeus abelli*. *American Journal of Physical Anthropology* 32:65-71.

Goldfoot DA (1977) *Sociosexual Behaviors of Nonhuman Primates During Development and Maturity: Social and Hormonal Relationships*. En: Schrier AM (ed.) *Behavioral Primatology Advances in Research and Theory*. Lawrence Erlbaum, Association. New Jersey, EE. UU. Pp. 139-184.

Hrdy SB & PL Whitten (1987) *Patterning of sexual activity* En: Smuts B, Cheney DL, Seyfarth R, Wrangham RM & TT Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. Pp. 370-384.

Jones CB (2002) A Possible Example of Coercive Mating in Mantled Howling Monkeys (*Alouatta palliata*) Related to Sperm Competition. *Neotropical Primates* 10: (2) 95-96.

Kappeler PM, Pereira ME & CP van Schaik (2003) Primate life histories and socioecology. En: Kappeler PM & ME Pereira (eds.). Primate life histories and socioecology. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. Pp. 1–23.

Kummer H (1968a) Two variations in the social organization of baboons. En: Jay PC (ed.) *Primates. Studies in adaptation and variability*. Holt, Rinehart, Winston. Basel, Switzerland. Pp. 293-312.

Kummer H (1968b) *Social Organisation in Hamadryas Baboons: A Field Study*. Karger, Basel, Switzerland. 189 pp.

Kummer H (1982) Sociological Comparison Between two Wild groups of Anubis-Hamadryas Hybrid Baboons. *African Study Monographs* 2:73-131.

Kummer H (1984) From Laboratory to Desert and Back: A Social System of Hamadryas Baboons. *Animal Behaviour*. 32:965-971.

Kummer H, Goetz W & W Angst (1969) Cross-species modifications of social behavior in baboons. J.R. Napier & P.H. Napier (Eds.) *Old World Monkeys. Evolution, Systematics & Behavior*. Academic Press. New York, EE. UU. Pp. 351-363.

Lee PC (1994) Social structure and evolution. En: Slater PJB & TR Halliday (eds.) *Behavior and Evolution*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 266-303.

Lindburg DG (1983) Mating behavior and estrus in the indian rhesus monkey. En: Seth PK (ed.) *Perspectives in Primate Biology*. Today & Tomorrow Printers and Publishers. New Delhi, India. Pp. 45-61.

Manson JH (1994) Mating Patterns, Mate Choice, and Birth Season Heterosexual Relationships in Free-ranging Rhesus Macaques. *Primates* 35:417-433.

Martin P & P Bateson (1986) *La medición del comportamiento*. Alianza Universidad. Madrid, España. 218 pp.

Muller MN, Kahlenberg SM & Wrangham RW (2009) *Male aggression and sexual coercion of females in primates*. En: Muller MN & RW Wrangham (eds.) Sexual coercion in primates and humans: An evolutionary perspective on male aggression against females. Harvard University Press. Cambridge, EE. UU. Pp. 3-22.

Nadler R (1988) Sexual Aggression in the Great Apes. *Annals of the New York Academy of Sciences* 528:154-162.

Nadler R (1994) Estrus and Mating of the Great Apes. *Perspectives in Primate Biology* 4:71-78.

Nagel U (1971) Social Organization in a Baboons Hybrid Zone. *Proc. 3rd int. Congr. Primat. Zurich* 3, 49-57.

Norman SD (1994) The relationship between aggresion and mating succes in male japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Masters Abstracts International* 34:97.

Polo P & F Colmenares (2012) Behavioural processes in social context: female abductions, male herding and female grooming in hamadryas baboons. *Behavioural Processes* 90:238–245.

Quera V (1997) *Los métodos observacionales en etología*. En: Peláez F & J Vea (eds.) Etología. Bases biológicas de la conducta animal y humana. Pirámide. Madrid, España. Pp. 43-83.

Seyfarth R (1977a) Social Relationships among adult male and female baboons I. Behaviour during sexual consortship. *Behaviour* LXIV:917-938.

Seyfarth R (1977b) Social relationships among adult male and female baboons. II.Behaviour throughout the female reproductive cycle. *Behaviour* LXIV:227-247.

Sicotte P (1993) Inter-Group Encounters and Female Transfer in Mountain Gorillas: Influence of Group Composition on Male Behavior. *American Journal of Primatology* 30:21-36.

Sicotte P (1994) Effect of Male Competition on Male-Female Relationships in Bi-male Groups of Mountain Gorillas. *Ethology* 97:47-64.

Sirot LK (1996) Sexual Coercion as a selective force influence primate social organization: a theoretical framewok. *Abstracts IPS Congress*. Madison, Wisconsin, EE. UU. Pp. 507.

Smuts BB (1987) Gender, aggression and influence. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth R, Wrangham RM & TT Strushaker (eds.) *Primate Societies* Chicago. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. Pp. 400-412.

Smuts BB (1995) Apes of wrath. *Discover* 16:1-35.

Smuts BB & R Smuts (1993) Male aggression and sexual coercion of females in non-human primates and other mammals: evidence and theorethical implications. *Advances in the study of behavior* 22:1-63.

Soltis JF, Mitsunaga F, Shimizu K, Yanagihara Y & M Nozaki (1997a) Sexual selection in Japanese macaques I: female mate choice or male sexual coercion? *Animal Behaviour* 54:725-736

Soltis JF, Mitsunaga F, Yanagihara Y, Domingo-Roura X & O Takenaka (1997b) Sexual selection in Japanese macaques II: female mate choice and male-male competition. *Animal Behaviour* 54:737-746.

Soltis JF, Thomsen R & O Takenata (2001) The interaction of male and female reproductive strategies and paternity in wild Japanese macaques, *Macaca fuscata*. *Animal Behaviour* 62:485-494.

Stammbach E (1987) Desert, forest and montane baboons: multilevel-societies. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth R, Wrangham RM &TT Strushaker (eds.) *Primate Societies*. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. Pp. 112-120.

Steenbeek R (1999a) *Female Choice and Male Coercion in wild Thomas's langurs*. Tesis Doctoral Drukkerij Elinnkwijk BV. The Netherlands. 280 pp.

Steenbeek R (1999b) Tenure related changes in wild Thomas's Langurs I: Between-Groups Interactions. *Behaviour* 136: 595-625.

Stumpf RM, Martinez-Mota R, Milich KM, Righini N & MR Shattuck (2011) Sexual conflict in primates. *Evolutionary Anthropology* 20:62-75.

Stumpf RM & C Boesch (2010) Male aggression and sexual coercion in wild WestAfrican chimpanzees, *Pan troglodytes* verus. *Animal Behaviour* 79:333-342.

Swedell L, Leedom L, Saunders J & M Pines (2014) Sexual conflict in a polygynous primate: costs and benefits of a male-imposed mating system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68:263–273.

van Schaik CP (1996) Social Evolution in Primates: The Role of Ecological Factors and Male Behaviour. *Proccedings of the British Academy* 88:9-31.

Watts DP (1998) Chimpanzee male aggression and sexual coercion at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Physical Anthropology* 26:22-27.

# Comportamiento del mono araña (*Ateles geoffroyi*) en el bosque seco tropical altamente fragmentado de Nicaragua

Kimberly Williams-Guillén[1,2,*] y Stephanie Spehar[3]

[1]*Paso Pacífico, Ventura CA, USA.*

[2]*University of Michigan, School of Natural Resources and Environment, Ann Arbor, MI, USA.*

[3]*Anthropology Program, University of Wisconsin Oshkosh, Oshkosh, WI, USA.*

*kim@pasopacifico.org

**Resumen**

Los monos araña (*Ateles geoffroyi*) son reconocidos por ser vulnerables a la pérdida de hábitat, cambios ambientales, y la presión provocada por la cacería, dando como resultado su extirpación de la mayoría de bosques secos de Centroamérica. Uno de los pocos lugares donde se encuentran poblaciones fuera de áreas protegidas es el Corredor Biológico Paso del Istmo, en Nicaragua. Este es caracterizado por la alta fragmentación de bosques en regeneración y bosques húmedos de transición. Se estudió el comportamiento de dos grupos de monos araña en esta región por un periodo de 10 meses, y se descubrió que pueden alcanzar densidades de población relativamente altas en este hábitat y exhiben el mayor número de individuos en subgrupos de forrajeo documentado en esta especie. Aunque los frutos representan una gran proporción de su dieta, muchos de estos frutos provienen de epífitas y especies pioneras comunes en bosques secos perturbados. A pesar de que en principio el presupuesto de tiempo se destina primordialmente al desplazamiento dentro del territorio, lo que sugeriría potencial estrés energético, los patrones de comportamiento agonístico y de asociación no se ven afectados por el contexto de alimentación o sexo de los individuos, contrario a la expectativa basada en estudios previos de *A. geoffroyi*. Nuestra evidencia sugiere que los monos araña son capaces de supervivir y reproducirse en este hábitat perturbado a pesar de que la fragmentación puede imponer limitaciones de dispersión fuera de sus grupos natales.

**Abstract**

**Behavior of the black-handed spider monkey (*Ateles geoffroyi*) in Nicaragua's highly fragmented tropical dry forest**

Spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) are known as species vulnerable to habitat loss, disturbance, and hunting pressure, resulting in their extirpation from most of Central America's dry forests. One of the few places where they remain outside of conserved areas is Nicaragua's Paso del Istmo Biological Corridor, characterized by highly fragmented regenerating dry and transitional moist forests. We studied the behavior of two groups of spider monkeys in this region over a 10-month period, discovering that spider monkeys attain

**Palabras clave**
Alimentación, presupuesto de tiempo, rango hogareño, tamaño del grupo.

**Key words**
Activity budget, feeding, ranging, group size.

Williams-Guillén K & S Spehar (2018) Comportamiento del mono araña (*Ateles geoffroyi*) en el bosque seco tropical altamente fragmentado de Nicaragua. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 555-568.

relatively high densities in this environment, where they show the largest foraging subgroups documented for the species. Although they maintain a relatively large amount of fruit in the diet, much of it comes from epiphytes and pioneer tree species common in the disturbed dry forest. Although their travel-heavy activity budget could suggest energetic stress, patterns of agonism, and association are not affected by feeding context or the sex of individuals, contrary to expectations based on previous studies of *A. geoffroyi*. Our evidence suggests that in this area, spider monkeys are capable of surviving and reproducing in this disturbed landscape, even though fragmentation may impose limitations on dispersal from natal groups.

## INTRODUCCIÓN

Una de las amenazas más grandes a los bosques tropicales es la fragmentación y los procesos de degradación asociados que pueden llevar a la pérdida de biodiversidad y a la erosión de servicios de ecosistemas (Tabarelli *et al*. 2004; Lewis *et al*. 2015). Sin embargo, los efectos de estos procesos sobre los monos araña (*Ateles geoffroyi*), son poco conocidos, ya que la mayoría de nuestro conocimiento sobre la ecología y su comportamiento proviene de estudios realizados en áreas protegidas. Esta situación no surge de un sesgo de selección, sino del conocimiento sobre la sensibilidad de esta especie a las alteraciones de hábitat debido a tasas lentas de reproducción, dietas altamente frugívoras y encuentros frecuentes con cazadores. Debido a estos factores los monos araña, muchas veces, son los primeros en desaparecer de los bosques neotropicales ante las perturbaciones (Ramos-Fernández *et al*. 2008). Esta aparente sensibilidad ha llevado a suponer que los bosques secundarios, fragmentados o de otra manera degradados son inadecuados para mantener poblaciones de monos araña, sirviendo en el mejor de los casos como corredores entre bosques primarios.

Nueva evidencia sugiere que los monos araña pueden hacer buen uso de bosques secundarios (Lindshield 2006; Weghorst 2007) y que los efectos de la fragmentación sobre los monos araña varían con el contexto del ambiente (Ordóñez-Gómez *et al*. 2015). La conservación de los bosques primarios siempre será el centro de las estrategias de conservación a largo plazo de frugívoros sensibles como los *Ateles*. No obstante, en un ambiente cada vez más intervenido, los bosques secundarios y fragmentados no son solamente conductos de conectividad entre fuentes de poblaciones; son hábitats alternativos críticos que capturan variabilidad genética que sirven como trampolines para la recolonización de áreas restauradas y en proceso de regeneración mediante uno de los dispersores de semillas claves del ecosistema. Entender cómo y cuándo los monos araña pueden persistir en mosaicos de entornos antropogénicos es clave para mantener las funciones de la biodiversidad y el ecosistema en un futuro incierto. Esta visión a largo plazo es particularmente crítica en el oeste de Centroamérica, donde los bosques tropicales secos, han sufrido pérdidas y fragmentaciones severas, por lo cual su supervivencia dependerá de la restauración y recuperación activa de bosques altamente degradados (Griscom &Ashton 2011).

Fuera de las áreas protegidas de México y Costa Rica, algunas de las áreas restantes más grandes de bosque tropical seco de Centroamérica se encuentra en la estrecha franja de tierra ubicada entre el Océano Pacífico y el Lago Nicaragua (Figura 1). Conocido como el «Corredor Biológico Paso del Istmo», esta es la única región que enlaza los bosques secos del norte y el sur de Mesoamérica y provee un enlace crítico para mantener la conectividad de bosques secos y su fauna adaptada. A pesar de la fragmentación extensiva, la región mantiene una diversidad sorprendente, la cual incluye poblaciones del mono araña de Centroamérica, *A. geoffroyi* (Williams-Guillén *et al*. 2013), una especie que ha sido extirpada de muchos otros paisajes intervenidos. Observaciones iniciales indicaron la existencia de grupos grandes de monos araña en algunos fragmentos (Williams-Guillén, observación personal). Luego de trabajar con un grupo de parabiólogos de la comunidad local para confirmar dichas observaciones, se inició el estudio de dos grupos de monos araña en la región para detallar sus pa-

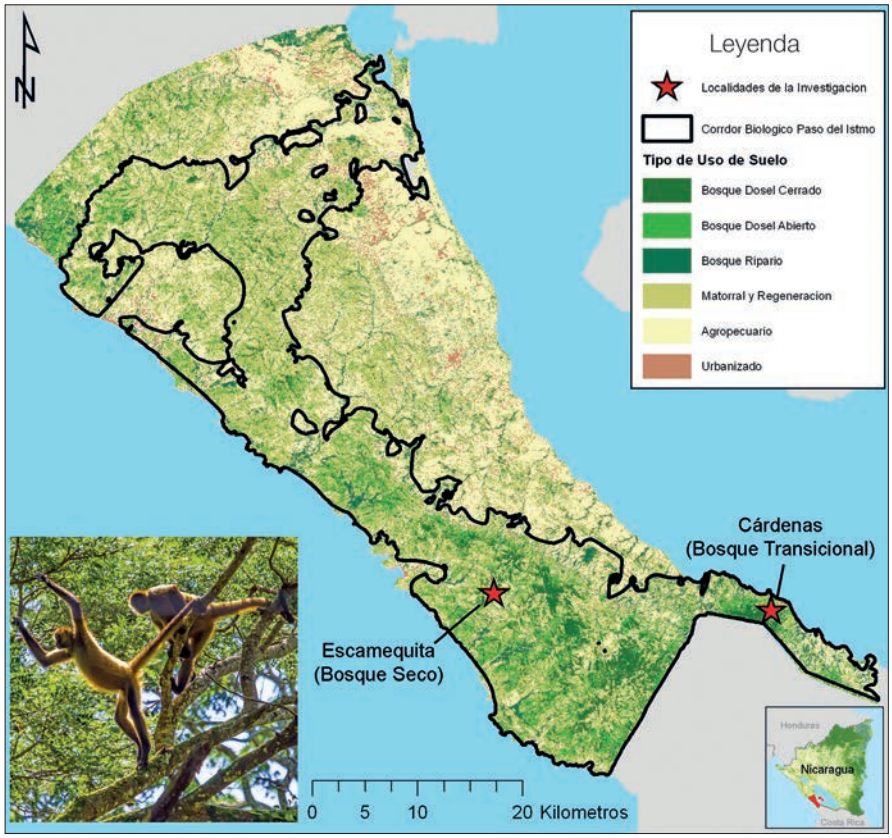


Figura 1. El Corredor Biológico Paso del Istmo (línea negra) en el suroeste de Nicaragua, indica tipo de uso de suelo (Rivas 2014) y ubicación de los dos sitios de estudio (estrellas rojas).

trones de alimentación y patrones de movimiento en el bosque y de igual manera entender mejor los factores que facilitan su persistencia en el Paso del Istmo cuando otros grupos (y posiblemente poblaciones) han sido eliminados de ambientes similares en Nicaragua (Williams-Guillén, observación personal). Estos datos preliminares nos permiten a la vez diseñar intervenciones apropiadas de conservación y desarrollar un entendimiento más amplio de cómo la supervivencia de un primate sensible a procesos de fragmentación de bosque puede ser promovido en otros mosaicos antropogénicos en la región. Debido a los efectos de la perturbación en la estructura del bosque y disponibilidad de recursos alimenticios (Gutiérrez-Granados & Dirzo 2010; Lindshield 2006), se esperó documentar una dieta limitada con menos consumo de frutos (González-Zamora *et al.* 2009) con mayor consumo de epífitas y palmas (Chaves *et al.* 2011a), más tiempo alimentándose y menos tiempo descansando (Chaves *et al.* 2011b, González-Zamora *et al.* 2011), y cambios en la composición de grupos asociados con limitación de dispersión (Hagell *et al.* 2013).

## MÉTODOS

### Área de estudio

Se trabajó en los bosques tropicales secos fragmentados en el departamento de Rivas, en el suroeste de Nicaragua. Esta área ha sido el foco de actividades de conservación para Paso Pacífico, una organización ambiental sin fines de lucro dedicada a la restauración y conservación de bosques tropicales secos. Referido como el Corredor Biológico Paso del Istmo, esta región comprende la única área que conecta bosques tropicales secos bien conservados en Costa Rica con los fragmentos restantes de bosques más al norte en Mesoamérica. El Paso del Istmo (11.361° N, 85.722° O) es un mosaico de pastizales, agricultura a pequeña escala, plantaciones de maderas duras exóticas, barbechos y bosque secundario deciduo seco con áreas de ribereñas perennes (Figura 1). Las lluvias son por temporada (1200-1800 mm por año), con aumentos de precipitación en la región sureste del Paso del Istmo, donde los bosques hacen la transición de secos a estacionalmente húmedos. Se estudiaron dos grupos de monos en dos sitios en el Paso del Istmo, representando los extremos del gradiente de precipitación dentro del área. En la costa Pacífica del Paso del Istmo, se estudiaron monos cerca del pueblo de Escamequita (Figura 1), un sitio caracterizado por bosques tropicales secos secundarios altamente fragmentados, con lluvias anuales de 1200-1400 mm. El segundo lugar queda al este, a lo largo de la orilla sur del lago Nicaragua varios kilómetros al oeste del pueblo de Cárdenas, Nicaragua. En esta área

(Figura 1), los bosques están menos fragmentados y son transicionales entre tropicales secos y estacionalmente húmedos, con lluvias de 1600-1800 mm anuales. Informantes locales sugieren que históricamente los monos araña en el Paso del Istmo han sido sujetos a intensa cacería. En los últimos 20 años la caza de primates para obtener carne y mascotas ha disminuido gradualmente, siendo actualmente caza esporádica y orientada hacia la explotación oportunista para el tráfico de mascotas. Por otra parte, debido a su estado menos fragmentado, por lo general hay más vida silvestre en la zona de Cárdenas. Esto trae como resultado que la zona sea de mayor interés para cazadores deportivos llegados de ciudades cercanas. Contrariamente, en la zona de Escamequita, hay menos animales y el bosque es más fragmentado, sin embargo hay una mayor densidad poblacional y más pobladores locales entran en el bosque para sacar madera y cazar carne para autoconsumo. No existe información específica acerca del nivel de presión por cacería actualmente ni en el pasado; sin embargo, esta amenaza ha disminuido desde el 2007, cuando Paso Pacífico inició la conservación y restauración de bosques en varias propiedades locales y la protección de estos sitios.

## Descripción de grupos y observaciones del comportamiento

Las observaciones del comportamiento de los monos araña fueron llevadas a cabo por guardabosques comunitarios de Paso Pacífico. Los miembros de la comunidad participan en el monitoreo de biodiversidad, dirigen patrullas protectoras en áreas boscosas, mantienen áreas de reforestación y participan en programas de extensión comunitaria. Nuestro grupo eje de cinco guardabosques han llevado a cabo el monitoreo poblacional de primates desde principios de 2011. En 2014, los autores capacitaron a los guardabosques en la metodología para realizar estudios de su comportamiento social. Desde entonces se aumentaron sus responsabilidades para incluir la recopilación de datos de comportamiento del mono araña centroamericano (*A. geoffroyi*) para entender mejor la ecología básica de los primates. Los datos fueron recolectados entre junio 2014 y mayo 2015.

Trabajando en pares, los guardabosques intentaron observar grupos de *A. geoffroyi* en dos localidades cinco días por mes. Debido a una habituación incompleta y la rapidez de su movimiento, la recolección de datos fue limitada y se excluyó del análisis los días con menos de tres avistamientos. Durante cada seguimiento se escogió un animal focal con características reconocibles (por ejem. cola corta, dedos rígidos, coloración, estatus reproductivo en el caso de las hembras). Luego siguieron a este individuo hasta el fin del día o hasta que se perdió el grupo. Marcaron todos los árboles usados para locomoción, alimentación o descanso, tomaron las coordenadas de árboles con GPS y documentaron el comportamiento del animal focal cada 10 minutos, incluyendo: recorridos entre árboles, movimientos en el mismo árbol, descanso, alimentación o socialización, el árbol en el que se encontraba el animal focal, el tamaño del subgrupo, la distancia del vecino más cercano al animal focal, el número de vecinos (en el caso de múltiples individuos a la misma distancia) y el sexo y la edad del vecino más cercano. También se anotó el comportamiento de alimentación, la especie consumida, la parte de la planta (hojas, frutas, flores u otros) y la madurez (joven o maduro). Para el comportamiento social se anotó aseo, juego, abrazos y apareamiento como comportamientos afiliativos; comportamientos agonísticos incluyeron peleas, persecuciones fuera de juegos, señales visuales usadas por monos araña en situaciones agonísticas (sacudidas de la cabeza, rascarse el pecho o el abdomen, agitar los brazos o la cola, enseñar los dientes, mirar fijamente, sacudir o romper ramas; van Roosmalen 1985) y gritos o vocalizaciones llevadas a cabo dentro del contexto de otros comportamientos agonísticos. También se anotó comunicación vocal que no pudo ser asignada a las categorías de comportamiento afiliativo o agonístico (ejem., «ladridos» o relinchos intercambiados entre subgrupos). Las interacciones sociales con otras especies de primates (ejem. pelear o perseguir monos aulladores o monos capuchinos fuera de árboles de alimentación) no fueron incluidas en el análisis; también se excluyeron comportamientos agonísticos, obviamente, dirigidos hacia los observadores humanos. En los dos sitios del estudio se asumió que los subgrupos observados pertenecen al mismo grupo social como la habituación limitada tuvo la consecuencia de no poder identificar todos los miembros de los grupos.

Nuestros datos son limitados, principalmente, dado la poca habituación a humanos de los grupos de estudio. A pesar de varios años de monitoreo poblacional, en ambos sitios los grupos observados no esta-

ban acostumbrados a continua observación directa.. Desde el inicio, los monos en la zona de Cárdenas fueron más tolerantes, posiblemente debido a visitas infrecuentes por grupos de ecoturistas a la propiedad. Sin embargo, al inicio del estudio lo monos en los dos sitios no toleraban observadores y frecuentemente dirigieron vocalizaciones y gestos agresivos hacia los observadores, y los monos en Escamequita frecuentemente huyeron. El grupo de Cárdenas desarrolló tolerancia a los observadores, con tiempos de observación mostrando relación positiva con el aumento de días de estudio ($r_s$=0,304, N=40, $p$=0,066). Sin embargo, no se observó un aumento similar en tiempo de contacto con el grupo de Escamequita ($r_s$=-0,174, N=37, $p$=0.340). Mientras parte de nuestros datos pueden no verse tan afectados por estos patrones de comportamiento (ejem., estimaciones iniciales del tamaño del rango o documentación de comidas consumidas), otros análisis (estimados de presupuestos generales de actividades o tiempo dedicado en interacciones agonísticas versus afiliativas) probablemente representan una imagen altamente sesgada que debe ser interpretada con precaución. Debido a la intolerancia hacia los observadores, no se logró obtener un conteo de todos los miembros de los grupos. Basado en los conteos máximos para cada clase de edad-sexo, se estima que el grupo de Escamequita tendría un máximo de 34 individuos y de Cárdenas 27 individuos.

## Análisis de datos

Para caracterizar los rangos de distribución y distancias de recorrido se trazaron los puntos tomados en árboles de alimentación y de descanso usando GPS, conectando los puntos sucesivos durante el mismo periodo de observación con líneas rectas y así poder aproximar las trayectorias del recorrido. Estos segmentos se usaron para estimar distancias mínimas de recorrido diario. Se utilizaron dos métodos para proveer estimaciones de tamaños mínimos de rangos de distribución durante el periodo de estudio. En ArcMap 10.2 (ESRI), se usó la Herramienta de "*Minimum Bounding Geometry*" con la opción de "*convex hull geometry*" para crear un Polígono Convexo Mínimo (MCP, por sus siglas en inglés) abarcando todos los puntos en los cuales los grupos de estudio fueron documentados. Este método es sencillo y un estimador limitado de rangos de distribución que puede incluir del polígono zonas no visitadas (Ostro *et al*. 1999). Por eso también se utilizó la herramienta de conversión de puntos a ráster para generar una capa tipo ráster con la cantidad de localidades observadas en cada celda. Luego se convirtió el ráster nuevamente a un archivo *'.shp'* con puntos que se utilizó para la herramienta "*Kernel Density*"; se usó el radio de búsqueda predeterminado en la herramienta, el cual toma la configuración de los puntos de entrada del archivo *'.shp'* en consideración para corregir por valores espaciales atípicos. Luego se calculó el 95 % del volumen de contorno extrayendo los valores del ráster de Kernel a los puntos donde subgrupos de *A. geoffroyi* fueron documentados, y se determinaron los puntos de corte que abarcaran el 95 % de las observaciones archivos, Worton (1989). Usando la herramienta de reclasificación, se reclasificó las estimaciones del ráster densidad de núcleo para seleccionar celdas con valores iguales o mayores que el punto de corte, y luego se convirtieron las celdas seleccionadas a polígonos para generar un estimado del 95 % del contorno de uso.

Se utilizó imágenes de teledetección SPOT 2009-2010 con resolución 20 x 20 m para caracterizar el uso de suelo y tipos de bosques en las áreas de estudio (Rivas 2014). Se usó una clasificación automática basada en datos de entrenamiento validados mediante la verificación extensiva de terreno para caracterizar un total de nueve tipos de usos de terreno (Rivas 2014), los cuales luego se agruparon en seis tipos primordiales de usos de terreno para el propósito de este análisis: bosques secundarios de dosel cerrado, bosques secundarios de dosel abierto, bosque mixto/ribereño, regeneración de arbustos, agricultura (incluyendo cultivos anuales, pastizales y plantaciones de maderas duras) y áreas urbanizadas sin cobertura de árboles. Para determinar si los grupos de *A. geoffroyi* seleccionaron tipos de uso de terreno diferencialmente, se analizó si la utilización de hábitats disponibles en su rango de distribución fue diferente a lo esperado basado su disponibilidad. Se usó ArcMap para generar puntos ubicados aleatoriamente dentro del 95 % del núcleo del rango de distribución, igual al número de localidades.

Las pruebas estadísticas fueron realizadas usando SPSS 19.0 (IBM). Se analizaron las diferencias en tamaño y composición de subgrupos entre los grupos de Escamequita y Cárdenas con un Modelo Linear Generalizado usando los conteos iniciales de individuos por edad, sexo y clase hechos al comienzo de la recopilación de datos de un día determinado, con tamaños de

grupo modelados en una distribución Poisson y proporciones de hembras a machos y adultos a inmaduros en una distribución normal. Para probar si los monos araña eran más propensos a usar áreas forestales, se modeló la respuesta (tipo de uso de terreno) mediante una regresión multinomial logística, con tipo de localidad (observado o aleatorio) y sitios de estudio como efectos fijos, y se usó un proceso de selección de modelo por pasos para evaluar el modelo mediante el Criterio de Información de Aikake, (AIC) por sus siglas en inglés (Buckland *et al.* 1997). Para probar los efectos de varias variables predictivas (sexo del animal focal, si estaba en un contexto de alimentación o no, área de estudio, tamaño de subgrupo) sobre la probabilidad de comportamiento social agonístico, se usó Modelos Lineares Generalizados, modelando la respuesta (interacción agonística o no) como una regresión binomial logística usando la selección por pasos para determinar el modelo más adecuado según la evaluación realizada mediante AIC. Se usó Efectos Mixtos Lineares Generalizados para modelar la distancia interindividual en una distribución binomial negativa, con sexo del animal focal, sexo del vecino más cercano, categoría conductual y área de estudio como efectos fijos, tamaño de subgrupo como covarianza y día de estudio como efecto aleatorio para explicar medidas correlacionadas durante el mismo periodo de observación con el mismo animal focal.

Debido a las limitadas horas de contacto, no se separaron los análisis por temporada, especialmente dada la confusión que la habituación diferenciada a través del periodo de estudio puede provocar. De igual manera, no se realizó análisis por sexo excepto en el caso de comportamiento social, ya que el dimorfismo en comportamientos de afiliación es una característica que ha sido ampliamente documentados en *A. geoffroyi* (Fedigan & Baxter 1984; Slater *et al*. 2009; Dubreuil *et al*. 2015).

## RESULTADOS

Se presenta un resumen de los datos recolectados y composición de subgrupos en la Tabla 1. Los tamaños de subgrupos promediaron 10,45±0,74 SE (rango entre 1-32 individuos), con composiciones similares a través del área de estudio. No se encontraron diferencias significantes entre las áreas de estudio en los tamaños de subgrupo ($F_{[1,83]}$=0,339, p=0,562) ni la proporción de adultos a inmaduros ($F_{[1,74]}$=0,317, p=0,557). Los subgrupos estuvieron compuestos por significativamente menos machos que hembras en Escamequita ($F_{[1,81]}$=19,720, p=0,001). Había pocos grupos unisexuales, sólo 14 % de los subgrupos observados y casi todos de ellos fueron compuestos de hembras adultas con sus crías; habían dos observaciones de un macho solitario.

Los rangos hogareños tenían un superficie de 290-399 ha (Tabla 1, Figura 2) y en ambos sitios abarcaron múltiples fragmentos de bosque, y los monos usualmente utilizaron características lineares estrechas tales como bosques ribereños y cercas vivientes como corredores para desplazarse entre ellos. En promedio, los grupos viajaron 394,8±48,9 m SE durante periodos de observación (rango 0-2581 metros), ocasionalmente cubriendo más de 2 km en 15 a 20 minutos durante recorridos rápidos. Los rangos de ambos grupos incluyen múltiples fragmentos de bosques, los fragmentos utilizados tenían un tamaño promedio de 251,9±152,5 ha SE (rango 1,4 a 1313,5 ha). Los rangos hogareños fueron dominados por áreas forestales, las cuales estuvieron compuestas del 63 % del rango de distribución en ambos grupos. El resto de los rangos de distribución estuvieron compuestos de áreas en proceso de regeneración; en el caso de Cárdenas, los monos hicieron uso frecuente de pastizales que fueron reforestados entre 2007-2008 (Figura 2). No hubo indicación de selección particular de hábitats dentro del 95 % del núcleo de los rangos de distribución ($\chi^2$=1,755, df=3, p=0,625), sugiriendo que los monos hicieron uso de los tipos de hábitat con relación a su disponibilidad dentro de sus rangos.

Los monos araña pasaron la mayoría del tiempo en bosques ribereños/de dosel cerrado (34,8 %), seguido por bosques de dosel abierto (28,5 %), áreas en proceso de regeneración (23,4 %) y pastizales/áreas de agricultura (13,3 %). El uso sustancial de áreas perturbadas refleja el tiempo utilizado por el grupo de Cárdenas en áreas reforestadas en 2007-2008 (ejem., áreas que ahora tienen cobertura de dosel; Figura 2) y el uso por ambos grupos de bandas arbóreas estrechas tales como cercas vivientes como corredores entre áreas forestadas. El desplazamiento fue el comportamiento

Tabla 1. Resumen de recolecta de datos para los dos grupos, la composición de grupos, y características del rango, actividad, y dieta de (promedio ± SE con rango en paréntesis).

| | | Escamequita (Bosque Seco) | Cárdenas (Bosque Húmedo Transicional) |
|---|---|---|---|
| Colección de Datos | Tiempo Total Observado | 36 horas durante 37 días | 55 horas durante 40 días |
| | Duración Promedio de Observaciones en Animales Focales | 1,03±0,11 horas | 1,34±0,08 horas |
| | Animales Focales por Sexo y Estado Reproductivo | Macho Adulto: 29<br>Hembra No Reproductiva: 11<br>Hembra Preñada: 0<br>Hembra con Cría: 6 | Macho Adulto: 24<br>Hembra No Reproductiva: 7<br>Hembra Preñada: 6<br>Hembra con Cría: 3 |
| | Cantidad de Conteos de Subgrupos | 41 | 44 |
| Composición de Subgrupos | Machos | 2,23±0,19 (0-6) | 1,98±0,18 (0-4) |
| | Hembras | 4,02±0,52 (0-15) | 5,30±0,43 (1-13) |
| | Juveniles | 1,88±0,26 (0-6) | 2,23±0,16 (0-6) |
| | Infantes | 1,37±0,24 (0-6) | 1,34±0,15 (0-4) |
| | Total* | 10,00±1,20 (1-32) | 10,86±0,89 (1-26) |
| | Hembras:Machos | 1,80:1 | 2,67:1 |
| | Adultos:Inmaduros | 1,93:1 | 2,04:1 |
| | Cantidad de Grupos Unisexuales | 7 (5 de hembras, 2 de machos) | 5 (todos grupos de hembras) |
| Rango Hogareño | Tamaño del rango (por MCP; por 95 % Kernel) | 290 ha; 90 ha | 399 ha; 116 ha |
| | Densidad (individuos/km$^2$ basado en MCP) | 11,7 | 6,7 |
| Presupuestos de Actividad | Actividad General (% de tiempo observado) | Desplazarse 64 %<br>Alimentación 14 %<br>Descanso 12 %<br>Social 7 %<br>Moverse 4 % | Desplazarse 42 %<br>Alimentación 24 %<br>Descanso 11 %<br>Social 15 %<br>Moverse 8 % |
| | Actividad de Alimentación (% de tiempo alimentándose) | Frutas Maduras 48 %<br>Frutas Verdes 8 %<br>Hojas Tiernas 38 %<br>Flores 6 %<br>Otro 0 % | Frutas Maduras 26 %<br>Frutas Verdes 36 %<br>Hojas Tiernas 31 %<br>Flores 5 %<br>Otro 2 % |

más observado (Tabla 1), seguido por alimentación, descanso, comportamiento social y movimiento dentro de árboles de descanso o alimentación.

Las frutas abarcaron dos tercios de la dieta en ambos grupos. Sin embargo, mientras el grupo de Escamequita comía principalmente frutas maduras, el grupo de Cárdenas consumió una proporción mucho mayor de frutos sin madurar (Tabla 1), casi todos de bejucos y epífitos que crecen en áreas reforestadas o en proceso de regeneración. Las hojas jóvenes representaron aproximadamente un 25 % de las exploraciones de alimentación para ambos grupos. Los monos se alimentaron de al menos 23 especies de plantas, la fuente más importante consistía de bejucos y epífitas no identificadas (28 % de todas las exploraciones de alimentación por el grupo de Cárdenas); estas crecen abundantemente en bosques en proceso de regeneración y en áreas jóvenes de reforestación. En contraste, los monos en Escamequita se alimentaron casi siempre de árboles. Los grupos de estudio hicieron uso frecuente de las especies de árboles relativamente comunes en el área, tales como hojas y frutas del *Guazuma ulmifolia* (15 % de las exploraciones de alimentación y un árbol común en bosques secundarios tempranos; Orwa *et al.* 2009a) y *Spondias mombin* (17 % de las exploraciones de alimentación, algunas veces usados para forraje de ganado y cercas vivas; Orwa *et al.* 2009b).

El comportamiento social representó un 6-15 % de la actividad observada, con una taza de 0,85 interacciones/hora de observación en Cárdenas y 0,39/hora en Escamequita. La mayoría del comportamiento social observado fue agonístico (54,1 % de las exploraciones sociales, 0,36 interacciones por hora), consistiendo primordial-

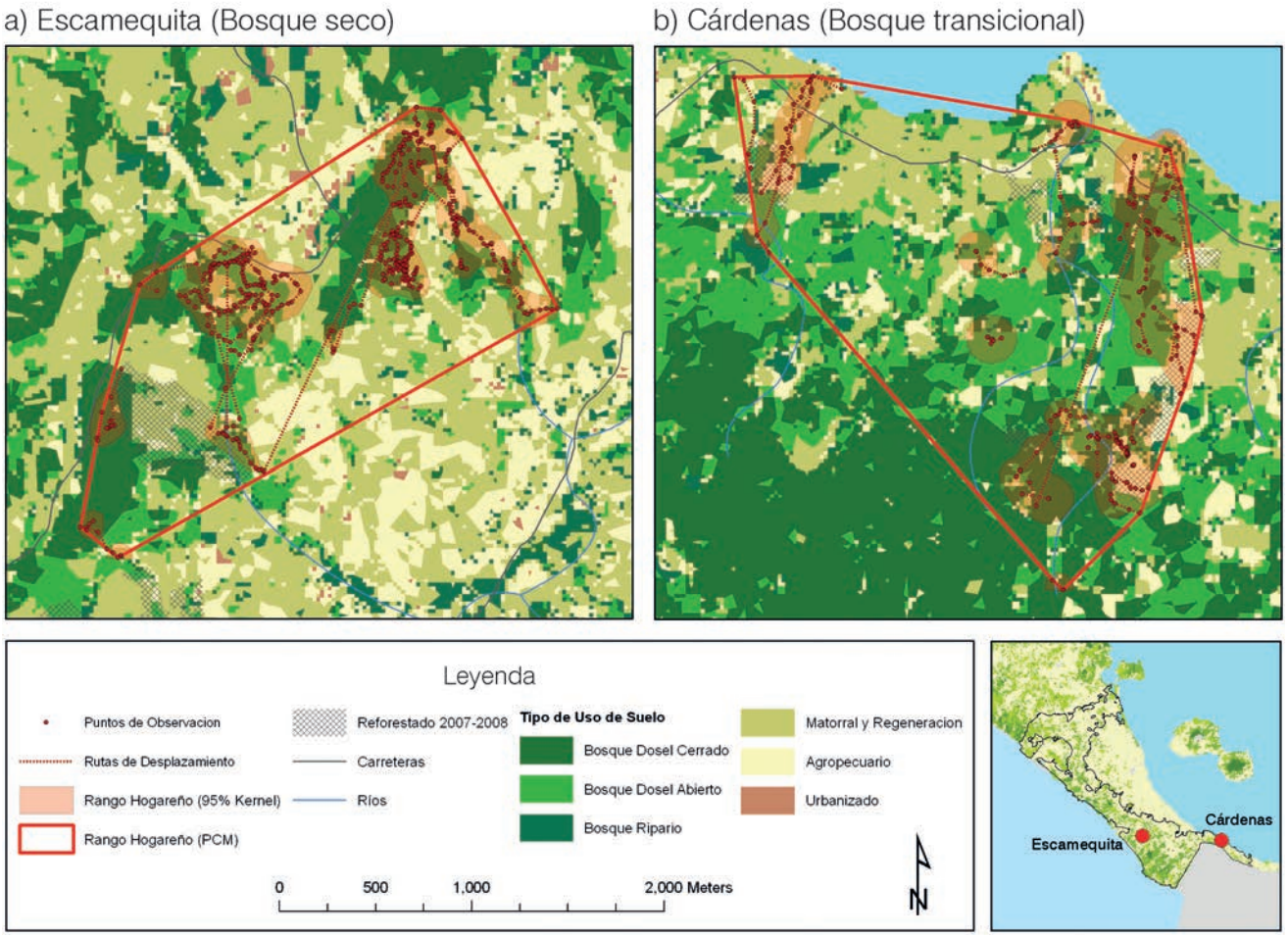


Figura 2. Rangos hogareños (líneas rojas gruesas = *Minimum Convex Polygon*; sombreado rojo = 95 % Kernel), vías de desplazamiento (líneas rojas discontinuas), árboles de alimento/descanso (puntos rojos) del grupo de bosque seco tropical (a) y bosque húmedo transicional (b).

mente de señales visuales. La agresión física entre los monos araña fue rara, siendo observada en solo tres ocasiones. Los comportamientos afiliativos tales como aseo y juego comprendieron el 41,0 % de las observaciones (0,27/hora); el 4,9 % restante de las observaciones no pudo ser clasificado. En Cárdenas, los comportamientos sociales se dividieron más equitativamente entre agonísticos y afiliativos; en Escamequita, casi 66 % del comportamiento social fue agonístico. Dentro de los grupos, los machos y las hembras pasaron cantidades similares de tiempo en comportamientos sociales. La probabilidad de que una interacción fuera agonística no fue afectada por el área de estudio, el contexto de la interacción (alimentación o no), el tamaño del subgrupo ni el sexo del animal focal. Interacciones agonísticas, no pudieron ser predecidas por el sitio de estudio, si la interacción se llevó a cabo durante la alimentación, el tamaño del subgrupo ni el sexo del animal focal.

Basado en 497 observaciones de los vecinos más cercanos a los animales focales, los que en promedio estaban a una distancia de 5,16±0,27 m SE de sus vecinos más cercanos (rango 0-101 m). El modelo más adecuado que explica la variación en distancias interindividuales incluía: tipo de comportamiento ($F_{[4,408]}$=10,955, p=0,001), con un espaciamiento significativamente mayor entre los individuos durante el desplazamientos o recorrido (promedio de 5,4 m entre individuos) versus otros comportamientos (espaciamiento promedio de 2,8-3,5 m); área de estudio ($F_{[1,74]}$=10,955, p=0,001, distancias promedios entre individuos Cárdenas, 4,8±0,4 m SE, Escamequita 2,8±0,3 m SE); y tamaño de subgrupo ($F_{[1,82]}$=5,278, p=0,024), con un aumento de un individuo por subgrupo asociado con una reducción de 0,021 m en el espaciamiento entre individuos. El sexo del animal focal, el sexo del vecino y el número de vecinos no afectaron el espaciamiento interindividual.

## DISCUSIÓN

A pesar de nuestros datos limitados, nos provee un primer vistazo a la ecología del comportamiento de los monos araña en el bosque seco fragmentado de Nicaragua. En contraste a otros paisajes fragmentados (Estrada & Coates-Estrada 1996), en el Corredor Biológico Paso del Istmo ocupan fragmentos pequeños mientras las frutas representan la mayoría de su dieta. Estos resultados son sorprendentes, ya que los hábitats fragmentados o perturbados son más frecuentemente asociados con declives en recursos de alimentación y cualidad de hábitat para los esta especie (Asensio *et al.* 2012; Schaffner *et al.* 2012).

Los bosques fragmentados y en proceso de regeneración del Paso del Istmo sí parecen tener una alta densidad de árboles utilizados como alimento por *Ateles*, con altas densidades (≈100 ramas/ha; Williams-Guillén, información no publicada) de árboles de especies usadas para alimentación (ejem., especies conocidos como fuentes de alimento para la especie; González-Zamora *et al*. 2009). La fragmentación y la perturbación del hábitat pueden reducir la disponibilidad de alimentos, resultando en cambios dietéticos a dietas menos densas en nutrientes y más folívoras que incorporan más fuentes no provenientes de árboles (Chaves *et al.* 2011a; Schaffner *et al.* 2012). Los monos araña sí incluyeron más hojas en sus dietas en comparación a muchos congéneres en sitios menos perturbados (Tabla 2), y la contribución de epífitas en la dieta del grupo de Cárdenas fue notable (28 % de las observaciones de alimentación); sin embargo consumieron altos niveles de frutos (63-67 % de las observaciones de alimentación). Sorprendentemente, no se observaron monos alimentándose de *Ficus* spp. durante el periodo de estudio, a pesar de su importancia en la dieta de *Ateles* en otros lugares (González-Zamora *et al*. 2009); tal vez resultado de la baja densidad de *Ficus* (menos de 0,2 tallos por hectárea). Es probable que con el tiempo se desarrollará una lista más representativa de especies usadas por los primates en estos fragmentos de bosques que también nos permitirá investigar el efecto de la estacionalidad en la composición de sus dietas.

Las densidades de monos araña reflejan fuertemente la abundancia de recursos clave (Chapman 1990; Chapman *et al.* 1995; Weghorst 2007). Las densidades observadas en el Paso del Istmo se encuentran dentro del rango de variación para esta especie (Tabla 2), que puede sugerir que a pesar de la fragmentación (que tiene ya décadas de haber ocurrido) los recursos alimenticios en el Paso del Istmo son suficientes. No obstante, los tamaños de subgrupos observados en el Paso del Istmo son los más grandes documentados para esta especie. Estos tamaños no son simplemente un artefacto de muestreo limitado, ya que también se observaron tamaños y composiciones similares en grupos de alimentación a través de varios años de monitoreo de bosques (Williams-Guillén, información no publicada). El sistema social flexible de fisión-fusión demostrado por *Ateles* puede proveer un mecanismo para reducir la competencia alimentaria intragrupal de frutos maduros, un recurso altamente agrupado y de distribución irregular (Chapman 1990; Chapman *et al.* 1995). Si el tamaño de grupo es un mecanismo para controlar la competencia alimenticia, grupos más grandes se esperan cuando el alimento es abundante y distribuido uniformemente.

En efecto, las dos fuentes de alimentos más importantes para los monos araña, *Spondias mombin* y *Guazuma ulmifolia*, están distribuidas ampliamente y son abundantes: en parcelas de vegetación en la zona representan el 17 % de las tallos, están presentes en el 68 % de las parcelas y entre las dos especies producen hojas jóvenes comestibles en 11 de los 12 meses del año y frutas comestibles en 9 de los 12 meses. *Spondias* está bien documentada en la dieta de *Ateles*; *Guazuma* no tanto, pero el consumo de frutas ha sido encontrada en varios sitios (Di Fiore *et al.* 2008; González-Zamora *et al.* 2009). Aún falta investigar la abundancia y distribución de las epífitas que representan una gran porción de la dieta de los monos araña en esta región. No obstante, observaciones casuales sugieren que estas frutas ocurren ampliamente en las áreas de regeneración temprana que dominan mucho del uso de terreno del Paso del Istmo.

Los tamaños grande de subgrupos son consistentes con el agrupamiento previsto si los recursos alimenticios fueran menos limitantes (Chapman *et al*. 1995). Similarmente, la proporción de los sexos relativamente balanceada puede reflejar la segregación sexual menor como resultado de la competencia por alimentos (Chapman *et al*. 1989), aunque también es posible que resulta de falta de dispersión por hembras juveniles ocasionado por aislación de fragmentos. El espaciamiento inter-individual no mostró un aumento durante el forrajeo,

Tabla 2. Comparación de las características ecológicas y de comportamiento del Mono Araña Centroamericano (*Ateles geoffroyi*) en el bosque seco fragmentado con otros sitios de investigaciones de *Ateles geoffroyi*.

| Sitio de Estudio | Tipo de Bosque[1] | Subgrupos | | Rango Hogareño | | | Presupuesto de Actividad[7] | | | Dieta[8] | | Densidad de árboles de alimentación[9] |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Inds[2] | H:M[3] | Área[4] | Densidad[5] | Área Frag[6] | FE | RE | TR | FR | LV | |
| Paso del Istmo, Nicaragua (estudio actual) | BST/BHT; fragmentado, en regeneración | 10,5 | 1,8-2,7 85 % | 90-116 | 6,7-11,7 | 1-1314 | 14-24 | 11-12 | 42-64 | 65 | 25 | ≈100 |
| Los Tuxtlas, México (Estrada & Coates-Estrada 1996, González-Zamora *et al*. 2009, 2011) | BLLT; fragmentado primario | 2-8 | 2,1 | -- | 0,22 | 60-1000 | 37-67 | 16-49 | 11-41 | 40-80 | 10-55 | -- |
| Punta Laguna, México (Ramos-Fernández & Ayala-Orozco 2003, Schaffner *et al*. 2012, Ramos-Fernández *et al*. 2013) | BHT; primario y en regeneración, pre/post huracán | 4,55 | 2,6 | 7.7-4.6 | 6,3-89,5 | -- | 35 | 45 | 20 | 50-55 | 10-45* | -- |
| Selva Lacandona, México (Chaves *et al*. 2011a, b) (Ordóñez-Gómez *et al*. 2015) | BLLT; continuo & fragmentado | -- | -- | 14-90 | -- | 14-1125 | 23-49 | 24-51 | 5-14 | 57 | 10-30* | ≈35 |
| Tikal, Guatemala(Coelho *et al*. 1976, Cant 1978, 1990, Estrada *et al*. 2003) | BHT; primario | 4,3-4,7 | 1,6-2,2 | -- | 27,8-56,5 | -- | -- | -- | -- | 76 | 16 | -- |
| Santa Rosa, Costa Rica (Chapman *et al*. 1989a, b, Chapman, *et al*. 1989, Chapman 1990, Chapman *et al*. 1995, DeGama-Blanchet & Fedigan 2006, Asensio *et al*. 2012) | BST/BHT; primario fragmentado & en regeneración | 4,9 | 4,5, 14,5 % | 304 | 0-26,5 | 7-9571 | 34 | 24 | 33 | 71 | 14 | 80-155 |
| Tortuguero, Costa Rica (Graham *et al*. 2013) | BLLT; primario | 3-7 | -- | -- | -- | -- | 20 | 31 | 41 | 28 | 44 | -- |
| Corcovado, Costa Rica (Weghorst 2007) | BLLT; primario y en regeneración | 4,7 | 1,57 35 % | -- | 68,5 | -- | 45 | 39 | 16 | -- | -- | -- |
| Azuero, Panamá (Méndez-Carvajal 2013) | BST; fragmentado | 3,8 | -- | -- | 1,4 | -- | -- | -- | -- | -- | -- | -- |

[1] BST = Bosque Seco Tropical; BHT = Bosque Húmedo Tropical; BLLT = Bosque Lluvioso Tropical
[2] Promedio y rango de número de individuos por subgrupo
[3] Proporción de hembras adultas a machos adultos; donde presente, el porcentaje indica porcentaje de subgrupos bisexuales
[4] Tamaño del rango hogareño en hectáreas
[5] Individuos por km$^2$
[6] Rango (en hectáreas) de fragmentos de bosque utilizados por *Ateles*
[7] Porciento del tiempo alimentándose (FE), descansando (RE), y en desplazamiento (TR)
[8] Porcentaje de tiempo alimenticio en frutas (FR) y hojas (LV); donde presente la estrella indica valores bajo condiciones perturbadas
[9] Tallos por hectárea

como es esperado cuando los recursos son limitados y agrupados (Aureli *et al*. 2012). De igual manera, si los parches de alimentos fuesen pequeños y se agotaran rápidamente durante periodos de alimentación, se esperaría un aumento en el espaciamiento interindividual con aumentos en el tamaño de los subgrupos; se observó lo opuesto. Comportamientos agnósticos no fueron más probables en contextos de alimentación, sugiriendo que los monos araña del Paso del Istmo no experimentaron competencia pronunciada mientras forrajean (Slater *et al*. 2009). Más estudios acerca la relación entre la densidad y disponibilidad de recursos alimenticios y la fluidez social serían de alta importancia para mejor entender el impacto de la fragmentación en el comportamiento y supervivencia de *Ateles geoffroyi*.

El presupuesto de tiempo muestra una proporción inusualmente alta de tiempo dedicado al transporte y recorrido y una proporción pequeña de tiempo dedicado al descanso. A primera vista, estos resultados sugieren una población energéticamente estresada invirtiendo en movimiento para buscar comida, a costa del tiempo de descanso que sería necesario para digerir efectivamente las hojas jóvenes que sirven como alimento de segunda opción (González-Zamora *et al*.

2011). Sin embargo es posible que la intolerancia que mostraron los monos hacia los observadores aumentó el tiempo de recorrido. Por ejemplo, los animales de Escamequita fueron menos tolerantes de los observadores y pasaron más tiempo desplazándose para evitar los observadores. Esta diferencia de tolerancia entre los dos sitios también puede explicar las tazas más altas de agonismo en el grupo de Escamequita, algunos comportamientos agonísticos pueden haber sido dirigidos a los recolectores de datos. Si estos patrones de comportamiento siguen aún después de la habituación continuada de los grupos, sería evidencia de gastos energéticos asociados con la fragmentación y un impacto negativo en su supervivencia al largo plazo.

A diferencia de otros estudios (Sorensen & Fedigan 2000; Asensio *et al*. 2012; Ramos-Fernández *et al*. 2013), no hubo indicación de que los monos en el Paso del Istmo mostraron una preferencia por usar el bosque más viejo disponible; al contrario, los grupos de estudio hicieron uso extensivo de las áreas reforestadas menores de 10 años de edad, para alimentarse de epífitos. Lindshield (2006) encontró que aunque la densidad de recursos de alimentos eran más altos en bosques primarios, *Ateles geoffroyi* en un mosaico de hábitats, mostraron una falta similar de preferencia por etapas de sucesión tardías. DeGama-Blanchet & Fendigan (2006) también encontraron que la edad y el tipo de los bosques no tuvieron efecto sobre las densidades de monos araña en los bosques tropicales secos de Guanacaste, con monos araña encontrados en bosques jóvenes de hasta 14 años. Curiosamente, estudios previos en el mismo sitio documentaron preferencias por bosques de edades mayores (Sorensen & Fendigan 2000), sugiriendo que las preferencias pueden cambiar a medida que progresan la recuperación de la población de primates y la regeneración del bosque (DeGama-Blanchet & Fedigan 2006). Los bosques en proceso de regeneración pueden proveer recursos ricos para los primates, con muchos árboles pioneros amantes de luz producen frutas comestibles (ejem., *Ficus*, *Cecropia*) y una abundancia de árboles con hábitos de hojas caducas y semicaducas cuyos patrones fenológicos resultan en la producción regular de hojas jóvenes altamente digeribles y nutritivas (Coley & Barone 1996). Weghorst (2007) encontró altas densidades de árboles frutales en bosques secundarios y Ramos-Fernández & Ayala-Orozco (2003) encontraron que algunas especies preferidas de alimento para *Ateles geoffroyi* en bosques estacionalmente húmedo eran más abundantes en bosques de sucesión. Exploraciones contenido nutritivo de los alimentos de *Ateles* en diferentes ambientes podrían aclarar el efecto de la fragmentación en la calidad de su dieta.

Dentro de los bosques tropicales secos del norte de Costa Rica –el sitio de más investigaciones realizadas sobre los *Ateles geoffroyi* en bosques secos estacionales (Tabla 2)– la regeneración temprana secundaria es dominada por especies dispersadas por el viento que no rinden frutas carnosas (Janzen 1988). No obstante, las regiones del Paso del Istmo y Guanacaste difieren en sus historias de perturbaciones y trayectorias de regeneración; el Paso del Istmo ha experimentado muchas más perturbaciones repetidas asociadas a la agricultura a pequeña escala, mientras muchas de las perturbaciones en Guanacaste fueron asociadas a la cría de ganado a gran escala incluyendo la introducción de hierbas exóticas (Janzen 2000). Tales historias distintas pueden llevar a divergencias en la abundancia relativa de recursos de alimentación para los monos araña, resultando en patrones diferentes de subagrupación y selección de hábitat. Las disparidades en el valor relativo de áreas regenerativas luego de trayectorias diferentes de usos de tierra han sido observadas en boques más húmedos de Yucatán (García-Frapolli *et al*. 2007; Ramos-Fernández *et al*. 2008). Las interacciones entre la fragmentación y los regímenes de regeneración en bosques tropicales secos no son bien entendidas; sin embargo, si investigaciones futuras llegan a esta conclusión, sería un buen augurio para la recuperación de *Ateles* en el Pacífico centroamericano en regiones dominadas por regímenes de perturbaciones caracterizadas por la agricultura tradicional a pequeña escala (Ramos-Fernández *et al*. 2008).

Hay factores distintos a la limitación de alimentos y la historia de usos de tierra que también pueden afectar los patrones que se observaron. Por ejemplo, las densidades altas de primates pueden elevarse temporalmente en las áreas que han sufrido pérdidas recientes de extensión como resultado de «amontonamiento» de los individuos restantes (Ramos-Fernández *et al*. 2008; Link *et al*. 2010), donde las densidades, en este caso, reflejarían una falta de recursos para una población residual. No obstante, tales fenómenos no son los únicos determinantes de los tamaños de grupo o las densidades en el Paso del Istmo, ya que durante los últimos años, la cobertura de bosques ha

experimentado aumentos moderados (Rivas 2014), los fragmentos en los cuales los grupos de estudio estaban localizados han experimentado aumentos en tamaño y conectividad como resultado de actividades de restauración, y monitoreo a largo plazo sugiere crecimiento en las poblaciones de monos araña (Williams-Guillén, información no publicada). En la ausencia de aglomeración como resultado de la pérdida rápida de recursos, la fragmentación pudo, posiblemente, llevar a aumentos más lentos en las densidades de poblaciones en caso de que la dispersión de los juveniles de grupos familiares sea impedida dado al aislamiento de fragmentos en una matriz impermeable. La evidencia genética en efecto sugiere que la limitación de dispersión es un problema para los monos araña en el Paso del Istmo que demuestran una disminución en heterogocidad sugestiva de una pérdida reciente de diversidad genética y un aumento en amenazas de endogamia (Hagell *et al*. 2013).

Se documentó una población aparentemente robusta de monos araña en un bosque tropical seco fragmentado en América Central, un descubrimiento que sirve de buen augurio para la recuperación de la especie si las tendencias actuales de pérdida de bosques son detenidas o revertidas mediante la regeneración de bosques. Se encontró que incluso la regeneración de un tiempo menor de una década puede proveer a los monos araña con recursos para el forraje, cuando están presentes en conjunto con fragmentos de bosques. Las proporciones de adultos a inmaduros observadas sugieren una población reproductiva, y los patrones de sub-agrupamiento y comportamiento social son consistentes con un ambiente rico en recursos. La pregunta entonces es: si los monos arañas son, en efecto, capaces de ocupar áreas perturbadas y fragmentadas, ¿por qué es tan rara su presencia en dichas áreas? Hábitats aparentemente apropiados separados por distancias pequeñas, como 50 km, carecen de monos araña, y han sido mayormente extirpados a lo largo de la costa oeste de Centroamérica. Continúa la habituación y recopilación de datos para poder entender mejor la estabilidad de la población de monos araña en el Paso del Istmo y el grado al cual algunos de los patrones interesantes reflejan las distribuciones de recursos, estresores particulares al ambiente, y resultados de procesos de fragmentación, dispersión de miembros del grupo y parentesco entre éstos. No obstante, los monos araña del Paso del Istmo pueden formar la fuente de población para restablecer los bosques secos en recuperación de Mesoamérica con los grandes frugívoros vertebrados críticos para su supervivencia a largo plazo.

## CONCLUSIONES

Los bosques tropicales secos de Nicaragua son capaces de servir como hábitats ricos para los monos araña a pesar de su estado de fragmentación. No se puede extrapolar conclusiones firmes o explorar a fondo los aspectos importantes de los retos estacionales a los primates de este ambiente debido a los limitados datos en este momento. Sin embargo, la evidencia indica que los monos araña pueden supervivir en bosques tropicales secos fragmentados y en procesos de regeneración bajo ciertas circunstancias. Los resultados de este estudio sugieren que a pesar de sus extensos rangos de hogar, lenta reproducción y necesidad por especies de árboles característicos de bosques primarios, los monos araña pueden ser capaces de recuperarse junto con los bosques tropicales secos altamente en peligro de extinción que los albergan. Sin embargo, hasta este momento se desconocen las implicaciones en la composición de grupos y el comportamiento social de los primates en estos hábitats.


### AGRADECIMIENTOS

Este proyecto no hubiera sido posible sin la dedicación del equipo de guardias forestales y la coordinadora del proyecto, quienes se han convertido en ciudadanos científicos expertos y líderes de la conservación en sus comunidades. Estamos agradecidos con Cristian Bonilla, Carlos Chávez, Héctor Espinoza, José Felipe García, Félix Lara y Claudia Perla por su trabajo. Agradecemos también a los dueños de las propiedades y al personal de Paso Pacífico por su gestión del proyecto de conservación del mono araña. Este trabajo fue apoyado por el generoso financiamiento del Fondo de Conservación de Disney, El Fondo Príncipe Bernhard para la Naturaleza y el Servicio

de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos. Gracias al personal del Instituto Internacional Forestal Tropical por su ayuda en traducir este documento.

## BIBLIOGRAFÍA


Asensio N, Lusseau D, Schaffner CM & F Aureli (2012) Spider monkeys use high-quality core areas in a tropical dry forest. *Journal of Zoology* 287:250-258.

Aureli F, Schaffner CM, Asensio N & D Lusseau (2012) What is a subgroup? How socioecological factors influence interindividual distance. *Behavioral Ecology* 23:1308-1315.

Buckland ST, Burnham KP & NH Augustin (1997) Model selection: an integral part of inference. *Biometrics* 53:603-618.

Cant J (1978) Population survey of the spider monkey *Ateles geoffroyi* at Tikal, Guatemala. *Primates* 19:525-535.

Cant J (1990) Feeding ecology of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) at Tikal, Guatemala. *Human Evolution* 5:269-281.

Chapman CA (1990) Ecological constraints on group size in three species of Neotropical primates. *Folia Primatologica* 55:1-9.

Chapman CA, Chapman LJ & RL McLaughlin (1989a) Multiple central place foraging by spider monkeys: travel consequences of using many sleeping sites. *Oecologia* 79:506-511.

Chapman CA, Fedigan LM, Fedigan L & LJ Chapman (1989b) Post-weaning resource competition and sex ratios in spider monkeys. *Oikos* 54:315-319.

Chapman CA, Chapman LJ & RW Wrangham (1995) Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:59-70.

Chaves ÓM, Stoner KE & V Arroyo-Rodríguez (2011a) Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica* 44:105–113.

Chaves ÓM, Stoner, KE, & V Arroyo-Rodriguez (2011b) Seasonal differences in activity patterns of spider monkeys living in continuous and fragmented forests in southern Mexico. *International Journal of Primatology 32*:960-973.

Coelho Jr AM, Bramblett CA, Quick LB & SS Bramblett (1976) Resource availability and population density in primates: A socio-bioenergetic analysis of the energy budgets of Guatemalan howler and spider monkeys. *Primates* 17:63-80.

Coley PD & JA Barone (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-335.

DeGama-Blanchet HN & LM Fedigan (2006) The effects of forest fragment age, isolation, size, habitat type, and water availability on monkey density in a tropical dry forest. En: Garber PA, Estrada A, MSM Pavelka (eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates.* Springer. Boston. Pp. 165-188.

Di Fiore A, Link A & JL Dew (2008) Diets of wild spider monkeys. En: CJ Campbell (ed.) *Spider Monkeys: The Biology, Behavior, and Ecology of the Genus Ateles.* Cambridge University Press. EE. UU. Cambridge. Pp. 81-137.

Dubreuil C, Notman H & MSM Pavelka (2015) Sex differences in the use of whinny vocalizations in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology* 36:412-428.

Estrada A & R Coates-Estrada (1996) Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology* 17:759-783.

Estrada A, Luecke L, Van Belle S, Barrueta E & MR Meda (2003) Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan sites of Calakmul and Yaxchilán, Mexico and Tikal, Guatemala. *Primates* 45:33-39.

Fedigan LM & MJ Baxter (1984) Sex differences and social organization in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates* 25:279-294.

García-Frapolli E, Ayala-Orozco B, Bonilla-Moheno M, Espadas-Manrique C & G Ramos-Fernández (2007) Biodiversity conservation, traditional agriculture and ecotourism: Land cover/land use change projections for a natural protected area in the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Landscape and Urban Planning* 83:137-153.

González-Zamora A, Arroyo-Rodríguez V, Chaves ÓM, Sánchez-López S, Stoner KE & P Riba-Hernández P (2009) Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: Current knowledge and future directions. *American Journal of Primatology* 71:8-20.

González-Zamora A, Arroyo-Rodríguez V, Chaves ÓM, Sánchez-López S, Aureli F & KE Stoner (2011) Influence of climatic variables, forest type, and condition on activity patterns of Geoffroyi's spider monkeys throughout Mesoamerica. *American Journal of Primatology* 73:1189-1198.

Graham KE, Bulloch MJ & TR Lewis (2013) Foraging behaviour of three primate species in a Costa Rican coastal lowland tropical wet forest. *Biodiversity Journal* 4: 327-334.

Griscom HP & MS Ashton (2011) Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* 261:1564-1579.

Gutiérrez-Granados G & R Dirzo (2010) Indirect effects of timber extraction on plant recruitment and diversity via reductions in abundance of frugivorous spider monkeys. *Journal of Tropical Ecology* 26:45-52.

Hagell S, Whipple AV & CL Chambers (2013) Population genetic patterns among social groups of the endangered Central American spider monkey (*Ateles geoffroy*i) in a human-dominated landscape. *Ecology and Evolution* 3:1388-1399.

Janzen DH (1988) Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:105-116.

Janzen DH (2000) Costa Rica's Area de Conservación Guanacaste: A long march to survival through non-damaging biodevelopment. *Biodiversity* 1:7-20.

Lewis SL, Edwards DP & D Galbraith (2015) Increasing human dominance of tropical forests *Science* 349:827-832.

Lindshield SM (2006) *The Density and Distribution of Ateles geoffroyi in a Mosaic Landscape at El Zota Biological Field*

*Station, Costa Rica*. Tesis de maestría. Iowa State University. Des Moines, Iowa, Estados Unidos.

Link A, de Luna AG, Alfonso F, Giraldo-Beltrán P & F Ramírez (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.

Méndez-Carvajal PG (2013) Population size, distribution and conservation status of howler monkeys (*Alouatta coibensis trabeata*) and spider monkeys (*Ateles geoffroyi azuerensis*) on the Azuero Peninsula, Panama. *Primate Conservation* 26:3-15.

Ordóñez-Gómez JD, Arroyo-Rodríguez V, Nicasio-Arzeta S & J Cristóbal-Azkarate (2015) Which is the appropriate scale to assess the impact of landscape spatial configuration on the diet and behavior of spider monkeys? *American Journal of Primatology* 77:56-65.

Orwa C, Mutua A, Kindt R, Jamnadass R & S Anthony (2009a) *Guazuma ulmifolia*. *Agroforestry Database 4.0*. World Agroforstry Center. Nairobi.

Orwa C, Mutua A, Kindt R, Jamnadass R & S Anthony (2009b) *Spondias mombin*. *Agroforestry Database 4.0*. World Agroforstry Center. Nairobi, Nenya.

Ostro L, Young TP, Silver SC & FW Koontz (1999) A geographic information system method for estimating home range size. *Journal of Wildlife Management* 63:748-755.

Ramos-Fernández G & B Ayala-Orozco (2003) Population size and habitat use of spider monkeys at Punta Laguna, Mexico. En: LK Marsh (ed.) *Primates in Fragments*. Springer. Boston. EE. UU. Pp. 191-209.

Ramos-Fernández G, Campbell CJ & RB Wallace (2008) Spider monkey conservation in the twenty-first century: recognizing risks and opportunities. En: CJ Campbell (ed.) *Spider Monkeys: the Biology, Behavior, and Ecology of the Genus Ateles*. Cambridge University Press. Cambridge, EE. UU. Pp. 351-376.

Ramos-Fernández G, Smith Aguilar SE, Schaffner CM, Vick LG & F Aureli (2013) Site fidelity in space use by spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in the Yucatan peninsula, Mexico. *PLoS ONE* 8:e62813.

Rivas C (2014) *Practical Approaches for Assessing Local Land Use Change and Conservation Priorities in the Tropics*. Tesis de maestría. Northern Arizona University. Flagstaff. Arizona, EE. UU. 146 Pp.

Schaffner CM, Rebecchini L, Ramos-Fernández G, Vick LG & F Aureli (2012) Spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatenensis*) cope with the negative consequences of hurricanes through changes in diet, activity budget, and fission–fusion dynamics. *International Journal of Primatology* 33:922-936.

Slater KY, Schaffner CM & F Aureli (2009) Sex differences in the social behavior of wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*). *American Journal of Primatology* 71:21-29.

Sorensen TC & LM Fedigan (2000) Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. *Biological Conservation* 92:227-240.

Tabarelli M, Da Silva J & C Gascon (2004) Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of Neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13:1419-1425.

van Roosmalen, MGM (1985) Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey [*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758] in Surinam. *Acta Amazonica* 15(3/4).

Weghorst JA (2007) High population density of black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Costa Rican lowland wet forest. *Primates* 48:108-116.

Williams-Guillén K, Hagell S, Otterstrom S, Spehar S & C Gómez (2013) Primate populations in fragmented tropical dry forest landscapes in southwestern Nicaragua. En: Marsh LK & CA Chapman (eds.) *Primates in Fragments: Complexity and Resilience*. New York. Springer. EE. UU. Pp. 105-120.

Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies *Ecology* 70:164-168.

# Análisis de conectividad y resiliencia del mono ardilla (*Saimiri oerstedii*) en Panamá

Ariel Rodríguez-Vargas

*Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Universidad Autónoma de Chiriquí, David, Chiriquí, República de Panamá.*

ariel.rodriguez@unachi.ac.pa

**Resumen**

Este estudio es una continuidad al estudio realizado en 1998 por Rodríguez-Vargas (1999, 2003) donde realizó un análisis del posible estado de conectividad y resiliencia de las poblaciones de monos ardilla en Panamá. Basados en nuevos datos de teledetección disponibles que muestran el estado de conservación de los remanentes de bosques que son hábitat del mono ardilla se hacen correcciones y nuevas aproximaciones acerca de las metapoblaciones ya definidas. Como metodología se utilizó la data existente georeferenciada, los datos geoespaciales actuales y herramientas de mapeo de los programas computacionales. De este análisis actualizado se verificó que algunas metapoblaciones pueden tener un área de dispersión mayor o menor a lo establecido por el modelo matemático utilizado en los estudios previos. El análisis realizado en este momento se convierte en una hipótesis de trabajo sobre el estado de conservación de esta especie, que requiere una verificación de campo.

**Abstract**

**Analysis of connectivity and resilience of squirrel monkey (*Saimiri oerstedii*) in Panama**

This study follows the 1998 study by Rodríguez-Vargas (1999, 2003) where an analysis of the possible state of connectivity and resilience of the populations of squirrel monkeys in Panama was completed. Based on new remote sensing data available that show the status of conservation of forest remnants that are habitat of squirrel monkey, it makes corrections and approximations about the metapopulation already defined in previous studies. As a methodology I used the existing geo-referenced data about troops and metapopulations with the current geospatial data and mapping tools. From this analysis I checked the configuration level of dispersion of the metapopulation, which in many cases was less or more than the observed results found in the previous analysis, and updates current data. It allows to test the established by the mathematical model used in previous studies. The analysis in this study is a hypothesis on the conservation status of this species, which requires further field research.

**Palabras clave** Conservación, fragmentación, metapoblación, primates.
**Key words** Conservation, fragmentation, metapopulation, primates.

Rodríguez-Vargas A (2018) Análisis de conectividad y resiliencia del mono ardilla (*Saimiri oerstedii*) en Panamá. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz. *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 569-581.

## INTRODUCCIÓN

El mono ardilla es una especie con ámbito de distribución muy restringida y solo se registra en las tierras bajas e intermedias en el extremo suroeste del istmo de Panamá y en la costa Pacífico de Costa Rica. La subespecie *Saimiri oerstedii oerstedii* tiene un ámbito de distribución que va desde el borde este del río Térraba en Costa Rica hasta el borde oeste del río Chiriquí (~139 km lineales). No es una especie de tierras altas y en raras ocasiones ocupa hábitat de más de 900 m. snm; sin embargo, es una especie muy abundante en tierras bajas cuando existe hábitat para ellos.

La ecología y comportamiento básico de esta especie han sido relativamente bien estudiados en Costa Rica y en Panamá. Destacan las investigaciones de Baldwin & Baldwin (1976, 1981), Boinski (1987), Wong (1990 a,b), Rodríguez-Vargas (1999) y Vargas (2002). En condiciones ecológicas ideales es un primate exclusivamente arbóreo, pero en condiciones de hábitat fragmentado también puede bajar al suelo y desplazarse por cortas distancias de un parche de bosque a otro. También utiliza cercas de potreros como método de conexión entre parches fragmentados. En Panamá Rodríguez-Vargas (1999) registró tropas con un promedio de 18 individuos, mayoritariamente (87 % de las observaciones de tropas) en las tierras bajas (<500 m s. n. m.) con remanentes de bosques húmedos tropicales. Específicamente están muy relacionados a los bosques secundarios de más de 20 años de edad y a los bosques ribereños de la rica red hídrica de la provincia de Chiriquí. El bosque secundario es un hábitat que le provee buena área de forrajeo para captura de artrópodos, que es el alimento principal de esta especie.

El mono ardilla estuvo en lista roja de la IUCN desde 1982 hasta el 2003 en la categoría «En Peligro» y desde el 2008 hasta la actualidad está en la categoría denominada «Vulnerable B1ab (ii, iii)» (Wong *et al*. 2008). También está incluido en la Lista de Especies Amenazadas de Panamá bajo la categoría «En Peligro (EN)» en el lista de CITES I (RESOLUCIÓN No. AG - 0051-2008 «Por la cual se reglamenta en Panamá lo relativo a las especies de fauna y flora amenazadas y en peligro de extinción, y se dictan otras disposiciones»).

El único estudio completo que se ha realizado sobre la población de monos ardilla en Panamá fue realizado por Rodríguez-Vargas (1999, 2003), el cual incluyó el estudio de la distribución histórica de la especie. De estos datos se comprobó que esta especie había perdido para esa fecha al menos un cuarto de la distribución original y al menos dos tercios de la población en el ámbito de la distribución registrada. En la actualidad las condiciones de la especie parecen estar similares a las de 1998 cuando se realizó el primer estudio. No se observa una destrucción masiva de los hábitats de bosque, más allá de la existentes en 1998. Algunas perturbaciones en los bosques ribereños por la construcción de represas, canales y plantas de generación eléctrica, tal vez sea el último factor que puede estar afectando el estado de conservación de la especie.

Esta especie, como otras especies de primates neotropicales, depende de bosques que le pueden proveer sitios adecuados para forrajeo. Estos bosques deben tener un área mínima que permitan el forrajeo de insectos y frutos pequeños durante todo el año. Si los parches de bosques son muy pequeños o los bosques ribereños están fragmentados, provoca que las tropas pierdan miembros hasta su extinción local. De allí la importancia de hacer un análisis de los bosques ribereños, los bosques de galería, los parches boscosos de tierra firme en diferentes estadios sucesionales, los bosques de mangle, los cultivos permanentes de alta fronda (palmas de aceite adultas) y otras formaciones vegetales que le permiten movilidad para forrajeo, dispersión y conectividad genética.

Comprendiendo por conectividad como la capacidad de conectarse o hacer conexiones (Real Academia Española 2014) usamos este término para determinar la capacidad que tienen los individuos y las tropas de monos ardilla para desplazarse en el paisaje ecológico que habitan con capacidad de encontrar otros individuos o tropas de una o varias poblaciones vecinas con los cuales pueden compartir material genético. Cuando la conexión se hace al menos una vez al año decimos que existe una conectividad efectiva o funcional, teniendo en cuenta que en esta especie solo existe un pico de actividad reproductiva anual.

Por otra parte, en este trabajo hablamos de resiliencia poblacional cuando notamos la capacidad de *Saimiri oerstedii,* que como ser vivo puede adaptarse al entorno hostil ambiental que le rodea u otra situación adversa y persistir como población en el tiempo (Real

Figura 1. Mono ardilla (*Saimiri oerstedii oertedii*) en un bosque secundario adyacente a la Bahía de Charco Azul en Puerto Armuelles, distrito de Barú. Fotografía: Ariel Rodríguez-Vargas.

Academia Española 2014). La importancia de este estudio y los previos radica en que aporta análisis de información biogeográfica de una especie en Panamá, donde se documenta el estado real o aparente de la población e hipotetiza con datos geoespaciales recientes la posible configuración poblacional de la especie *Saimiri* (Figura 1) y la necesidad de una documentación poblacional actualizada en campo con miras a un plan de manejo para evitar su mayor decline poblacional, siendo esta una especie clave en el territorio panameño y que por tanto, requiere de un monitoreo poblacional que sirva como elemento clave de medición, en términos de conservación de especies del grado de sostenibilidad de la región. Es fundamental en un verdadero modelo de desarrollo sostenible, el conocimiento pleno del estado de conservación de las especies claves y la capacidad de monitoreo del estado de las poblaciones de dichas especies de cada país.

El objetivo de este trabajo es analizar el posible estado de la población de mono ardilla en Panamá y sentar las bases para un nuevo estudio que corrobore en campo la configuración de las poblaciones existentes y la determinación de un escenario de creación de corredores biológicos que refuercen los puntos más cercanos entre las metapoblaciones y subpoblaciones que se registren. La ventaja actual en este análisis es la existencia de fotos satelitales de alta resolución completas de toda el área de distribución que permite por primera vez analizar con certeza la configuración de la población en función de la existencia de una data inicial, tanto en las metapoblaciones grandes, subpoblaciones y grupos aislados. Por tanto, se intenta determinar que más allá de los modelos matemáticos usando programas computacionales, alimentados con datos de la ecología conocida de la especie, no son suficientes para conocer la posible estructura poblacional de una especie. Es fundamental conocer la estructura de hábitat y el uso de la tierra a través de imágenes y fotos satelitales recientes para terminar de configurar la posible realidad poblacional de una especie. Se hipotetiza que los modelos de poblaciones de *Saimiri oerstedii* existentes en Panamá requieren ajustes en función de la realidad de la matriz ecológica que revelan fotos de satélites.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio parte de las posiciones georreferenciadas registradas en el área de distribución del mono ardilla en Panamá en 1998 por Rodríguez-Vargas (1999, 2003). Los detalles metodológicos pueden ser consultados en los documentos antes aludidos.

Como metodología usamos la data existente georeferenciada, los datos geoespaciales actuales y las herramientas de mapeo de los programas computacionales QGIS Desktop 2.14 Essen (QGIS 2016) y *Google Earth* 7.1.2 (2009). La sobreposición de capas permite verificar las condiciones del hábitat de la especie y se verificaba la capacidad de dispersión que puede tener cada tropa dentro de las subpoblaciones, metapoblaciones o en tropas aisladas, denominadas metapoblaciones no equilibradas definida por Harrison (1991). Una descripción o definición y fuente de cada tipo de metapoblación puede ser consultada en el cuadro No. 1 de Rodríguez-Vargas (2003). Una metapoblación se refiere al conjunto de subpoblaciones dentro de un área donde normalmente ocurre alguna migración esporádica de una subpoblación a un parche de hábitat con otra subpoblación (Hanski 1996; Hanski & Simberloff 1997), aunque también puede tratarse de una metapoblación no equilibrada que son poblaciones reducidas, aisladas completamente. En tanto que la definición de una subpoblación o población local indica que se trata de un conjunto de individuos que viven en un mismo parche de hábitat donde todos comparten un ambiente común sin dificultades, ni barreras de compartimiento de genes entre sus miembros (Hanski 1991,1996; Hanski & Simberloff 1997).

Una metapoblación se considera robusta cuando está compuesta por más de tres tropas y cuando la población tiene capacidad de proveer individuos migrantes hacia otras metapoblaciones. Si una metapoblación tiene suficientes individuos que permiten mantener generaciones a lo largo del tiempo en un hábitat se considera una población resiliente.

De cada metapoblación existente se hizo un análisis que se basa también en la experiencia del investigador para determinar el posible movimiento de las tropas dentro del paisaje ecológico en que viven. Se determinó si las metapoblaciones identificadas en 1998 tienen la misma configuración de esa fecha o si eran diferentes basadas en el estudio de las imágenes de satélite, que en el caso de *Google Earth* permite hacer un estudio retrospectivo del cambio en el paisaje de acuerdo a diferentes fechas de la foto de satélite instalada en el *software* en línea.

## RESULTADOS

Tomamos como línea base los datos de Rodríguez-Vargas (1999) sobre la distribución del mono ardilla en la provincia de Chiriquí, Panamá, ya que somos de la opinión que los cambios en la cobertura de bosques y hábitat disponible se mantiene similar a la de 1998 y también asumiendo que no ha habido eventos estocásticos severos que hayan cambiado significativamente el tamaño y la distribución de la población:

> «… el área de distribución actual de *Saimiri* en Panamá es de aproximadamente 2613,41 km² y se extiende desde la línea fronteriza con la República de Costa Rica, que incluye desde Punta Burica (0 m s. n. m.) hasta Quebrada de Vueltas, Nueva Delhi (8°42'39"Latitud Norte) (984 m s. n. m.). El límite oriental se extiende desde la isla San Pedro (8°17'08" y 82°29'02" Longitud Oeste) hasta el estero de Pedregal, David (8°23'12"Latitud Norte y 82°26'00"Longitud Oeste); continúa por Quebrada Grande y Quebrada Montera en la cuenca baja del río Chiriquí hasta el extremo nordeste del perímetro de distribución, localizado en Potrerillos, Dolega (8°42'02"Latitud Norte y 82°29'11"Longitud Oeste) (750 m s. n. m.), cuenca media del río Chiriquí. El límite norte-altitudinal lo define las localidades de Las Monjas, Boquerón, (8°42'52"Latitud Norte y 82°34'30" Longitud Oeste) (1100 m s. n. m.), Brazos de Río Gariché, Bugaba (8°41'47" Latitud Norte y 82°40'20"Longitud Oeste) (990 m s. n. m.), y Bajo de Chiriquí, Renacimiento (8°43'05" Latitud Norte y 82°49'56" Longitud Oeste). (...) No hubo registros en el lado oriental de la ribera del Río Chiriquí» (Rodríguez-Vargas 1999:21).

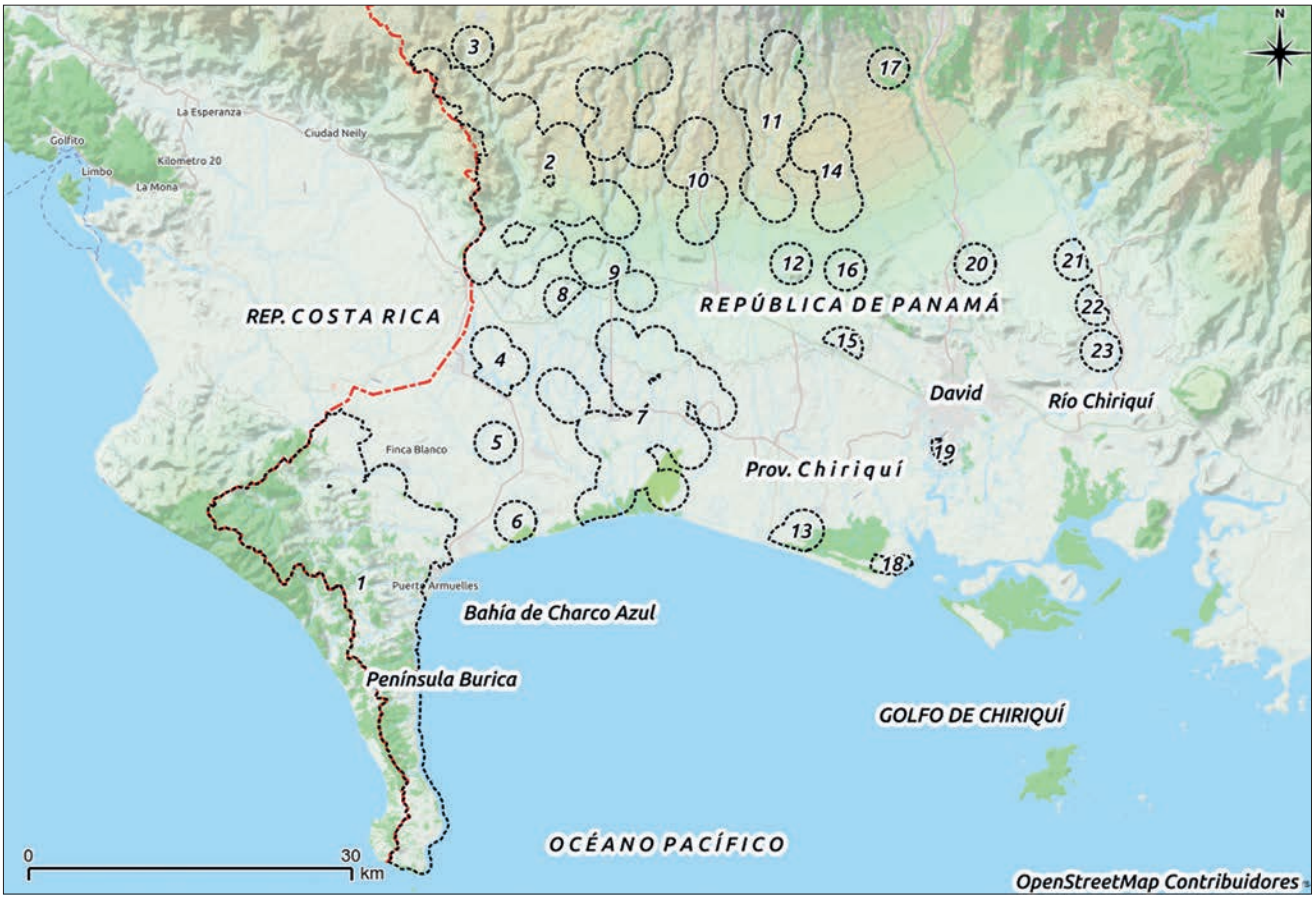


Figura 2. Población total de *Saimiri oestedii* en Panamá identificadas en polígonos de metapoblaciones. Fuente: Modificado de Rodríguez-Vargas (1999, 2003).

El mapa de la Figura 2 identifica 23 metapoblaciones de *Saimiri* en la provincia de Chiriquí, República de Panamá, las cuales analizamos basados en las nuevas imágenes de satélite que nos permiten ver la distribución espacial de los hábitat posibles, las barreras naturales o artificiales o en su defecto el rango máximo posible de desplazamiento que pueden tener las tropas. La península de Burica, extremo oeste del distrito de Barú es la región que contiene el mayor número de registros por unidad de superficie con un total de 140 (53,6 %) tropas y conforma la metapoblación más robusta. Otras localidades que registran importantes números de tropas agrupadas son: Renacimiento, Alanje, Boquerón y David Norte. La periferia oriental de la distribución en los distritos de David y Dolega registran números reducidos y aislados de tropas (Rodríguez-Vargas 1999).

A continuación describimos los principales hallazgos, inferencias e hipótesis que tenemos acerca del estado actual de las diversas metapoblaciones presentes en el área de distribución en Panamá (Ver en la Figura 2 la numeración y localización de cada metapoblación estudiada):

*Metapoblación No. 1*: Es la población de la península de Burica, distrito de Barú. Contiene al menos 140 tropas en el territorio panameño según los datos de Rodríguez-Vargas (1999). De lado de Costa Rica se estima la existencia de más de 100 tropas, lo cual hace que la población de Burica sea una metapoblación robusta, a pesar que el deterioro de los bosques continúa. En la actualidad una gran parte de la península de Burica está cubierta por el monocultivo de palma de aceite, que en una década provocará que haya mejor desplazamiento de tropas entre los bosques riberinos y parches de bosques originales donde es su hábitat más adecuado. La metapoblación tiene limitaciones fuertes casi infranqueables hacia el este debido a una intensa actividad agropecuaria. En la actualidad se siembran en el área miles de hectáreas de palma de aceite, que en el futuro puede servir como corredores biológicos para especies arbóreas como el *Saimiri* (Figura 1). En la actualidad se puede considerar que la población de Costa Rica puede estar funcionando como fuente y las áreas cercanas a los sitios poblados en el este funcionan como sumideros de esta población (Figura 3).

Figura 3. (a) Tropa de mono ardilla (*Saimiri oerstedii*) en un fragmento de bosque en el área de la metapoblación No. 1 en Punta Burica, Chiriquí, Panamá. (b) Macho alfa de una tropa de mono ardilla (*Saimiri oerstedii*) en Punta Burica. Fotos: Laura Patiño.

*Metapoblación No. 2*: Es una metapoblación grande que se extiende desde la cuenca alta del río Jacú en dirección oeste hasta la cuenca media del río Chiriquí Viejo. La mayoría de las tropas registradas están circunscritas a los bosques riberinos, debido a que la matriz ecológica es un área agrícola y ganadera. En el valle abrupto del río Chiriquí Viejo, las tropas de esta metapoblación también tienen acceso a reductos de bosques secundarios, lo cual les da una ventaja adicional de desplazamiento y forrajeo.

Una serie de proyectos hidroeléctricos en la zona han perturbado de manera significativa áreas importantes de los bosques riberinos y los bosques secundarios circundantes. Es de esperarse que hayan afectado de manera significativa las poblaciones de esta especie, especialmente durante la época de construcción. En mi opinión todavía existen elementos del paisaje que le dan resiliencia a las tropas de esta de metapoblación.

*Metapoblación No. 3*: Localizada en el valle medio del río Chiriquí Viejo, en la localidad denominada La Mina. Según nuestro análisis geoespacial, sugiero que esta metapoblación sea incorporada a la metapoblación 2, ya que no se observan barreras, ni gran distancia que no permita una conectividad funcional con la metapoblación No. 2. En el área donde fue localizada esta tropa se ha construido una hidroléctrica mediana que ha inundado parte del bosque riberino. La construcción de hidroeléctricas en la zona constituye la principal amenaza para esta especie, ya que sus impactos ambientales tienen efectos sinérgicos negativos para especies, especialmente las de hábitos arbóreos. Se deben revisar los programas de adecuación y manejo ambiental de estos proyectos para verificar si están incorporados los planes de restauración de bosques de galería y la construcción de corredores biológicos en compensación por las áreas que han sido impactadas por el espejo de agua y los trabajos de instalación de canales y casas de máquinas.

*Metapoblaciones No. 4, 5 y 6*: La metapoblación No. 4 se localiza en la comunidad de Jacú y Progreso. En realidad se trata de dos metapoblaciones, ya que una tropa está separada de las otras dos por el cauce amplio del río Chiriquí Viejo. Es un factor geográfico infranqueable, por tanto podemos decir que las dos tropas de la metapoblación 4a y la tropa aislada de la metapoblación 4b deben estar en alto riesgo de extinción debido al grado extremo de fragmentación de los bosques remanentes y a ausencia de bosques ribereños continuos que le permitan amplios desplazamientos de forrajeo adecuados. Usualmente cuando las tropas no tienen suficiente bosques para dispersión y forrajeo utilizan en época de escasez, las cercas de potreros y otras construcciones humanas que los hacen muy vulnerables.

La metapoblación No. 5 igualmente se compone de una tropa aislada en un ambiente altamente fragmentado y una fuerte matriz de cultivos y pasto para ganadería. Infiero que esta tropa ya se ha extinguido lo mismo que la única tropa de la metapoblación No. 6, que ya en 1998 era una tropa pequeña y notamos que la matriz ecológica de cultivos ha seguido creciendo lo que que puede haber llevado a la extinción a esta tropa. Una verificación de campo es requerida para corroborar nuestro pronóstico.

*Metapoblación No. 7*: Es una metapoblación definida por Rodríguez-Vargas (2003) cuyas tropas viven en una matriz ecológica completamente hostil para su supervivencia, salvo por delgadas fajas de bosque de galería. Esta área es completamente plana, arenosa y fértil y es utilizada de manera intensiva para cultivos diversos, agricultura mecanizada y monocultivos. A pesar de ello, en los bosques ribereños se contabilizaron más de 25 tropas, que teóricamente son capaces de mantener una dinámica metapoblacional. Nuestro análisis geoespacial sugiere que la configuración metapoblacional debe ser distinta y en algunos casos segregarse en una metapoblación más fragmentada de lo esperado. Por ejemplo, una tropa que se localizó al oeste de la desembocadura del estero del río Chiriquí Viejo, que estaba viviendo en islas de bosques secundarios dentro del manglar debe considerarse una metapoblación aislada. Igualmente la tropa localizada en el extremo este, en el río Escárrea, aparentemente no tiene conectividad funcional con el resto de esa metapoblación, por tanto se puede considerar también como una metapoblación aislada. Un análisis actual debe arrojar una disminución de esta población de acuerdo al estado actual de paisaje ecológico de la zona.

Un hecho a considerar, que puede ser evaluado posteriormente es el papel que juegan los cultivos de palma de aceite, que pueden ser un elemento agroecosistémico que puede ayudar a la dispersión de las tropas de esta especie, en ambientes que antes era imposible moverse, dado que eran cultivos de cereales y bananas que no eran elementos ecológicos adecuados para la dispersión de la especie en la zona. Actualmente se continúa sembrando centenares de hectáreas de palma en esta zona que puede hacer un efecto diferente a la población de lo que hacían los cultivos tradicionales y la ganadería. Aclaramos que al hablar de las palmas de aceite lo hacemos en función de esta especie, lo cual no indica que este monocultivo es adecuado para la diversidad biológica global de la zona.

*Metapoblación No. 8*: Está localizada en el río Gariché, muy cercano a la metapoblación No. 9. Nuestro análisis geoespacial sugiere que esta metapoblación debe fusionarse con la metapoblación No.9, ya que no comparten ninguna barrera que les impida a las tropas tener una conectividad funcional. Estos datos refuerzan aún más la necesidad de garantizar la integridad de los bosques ribereños del río Gariché. Incluso se debe procurar hacer pasos para que esta población se extienda más allá de las barreras hasta ahora infranqueables que son las carreteras grandes de la zona, como es el caso de la carretera Interamericana, que desde hace décadas impide el flujo de especies arbóreas por los bosques de galería de este río y de otros.

*Metapoblación No. 9*: Está localizada en Gómez en los bosques ribereños del río Gariché y una tropa al sur de Santa Marta (Figura 2). Con los datos geoespaciales analizados de la matriz ecológica de esta metapoblación es necesario considerar dividir esta metapoblación en dos partes: 1- la de Santa Marta y 2- las tropas del río Gariché, que pueden a su vez ser incorporadas como parte la metapoblación No. 8, ya que no hay ninguna barrera que las separe. El análisis de Rodríguez-Vargas (1999) no consideró que la carretera Interamericana y el área poblada dentro del polígono metapoblacional modelado impediría un flujo dinámico entre estas tropas. Si en efecto, las dos tropas de la metapoblación No. 8 del Río Gariché están conectadas con las 3 tropas de la metapoblación No. 9 localizadas en los bosques ribereños del Río Gariché, convierte a esta metapoblación en una estructura poblacional robusta y por tanto resiliente.

Adicionalmente, el análisis geoespacial realizado sugiere una alta posibilidad que la tropa aislada de Santa Marta tiene conectividad con las tropas de la metapoblación No. 7, localizada al sur, siguiendo los bosques ribereños del río Divalá. Una verificación de campo puede corroborar este supuesto.

Las tropas que viven en los bosques ribereños del cañón geológico del río Gariché tiene un hábitat bastante conservado a lo largo de varios kilómetros del río, que sin perturbaciones humanas y fenómenos estocásticos puede esperarse una buena resiliencia poblacional en la zona. El análisis sugiere que también es posible que exista conectividad de esta metapoblación con la metapoblación No. 2, a través de los bosques del río Gariché. Si esto se corrobora *in situ*, aumentaría el valor de conservación de todos estos bosques ribereños como prioridad de conservación para mantener la conectividad y la resiliencia de esta metapoblación.

Un hecho reciente que amenaza la metapoblación No. 9 es la propuesta de construcción de un par de hidroeléctricas en dicho río que puede comprometer el estado de conservación de los bosques ribereños y afectar por ende las poblaciones de primates de la zona.

Los análisis geoespaciales también sugieren que cuatro tropas de la metapoblación No. 2 parecen tener conectividad con las tropas de la metapoblación No. 9. Esta aparente conectividad haría que se fusionarán estas dos metapoblaciones, haciendo que la metapoblación No. 2 sea más grande y más robusta en términos de conectividad genética. La ventaja que tienen los bosques del río Gariché es que

están protegidos de manera natural por el cañón geológico profundo e inaccesible que impide el desarrollo de actividades agropecuarias que usualmente destruyen el bosque. Sin embargo, los proyectos hidroeléctricos planeados dentro de estos cañones del río, causarían un impacto significativo a las poblaciones de primates en esa zona. El mayor impacto esperado es la fragmentación del bosque y de la población de especies de hábitos arbóreos, ya que crea espacios amplios e infranqueables. Ya se han construido otros proyectos hidroeléctricos en ambientes similares en la cuenca adyacente (río Chiriquí Viejo) donde se observa la destrucción y fragmentación de los bosques ribereños.

*Metapoblación No. 10*: Está localizada en el distrito de Bugaba en la cuenca alta de los ríos Guígala y Escárrea. El análisis geoespacial constata que no existe posibilidad de conectividad de los bosques del río Escárrea como lo suponía Rodríguez-Vargas (2003), ni tampoco existe conectividad del río Guígala con el río Escárrea, lo que hace que la metapoblación No. 10 realmente debe ser dividida en dos metapoblaciones, lo cual representa realmente un mayor grado de fragmentación al previamente estimado. Estimamos que estas tropas de existir todavía están expuestas a múltiples presiones ligadas a las actividades agropecuarias, la presencia de carreteras y a la densidad poblacional humana.

Estas metapoblaciones parecen estar aisladas, pero la que presenta mayor grado de amenaza de extinción local es la subpoblación del sur, que viven asociados al río Guígala o la que sería la metapoblación 10b. Estas tropas, especialmente la 10b está expuesta directamente a la matriz de pastos para ganado y además está muy cercana a la principal carretera que une las tierras bajas con las tierras altas del distrito de Bugaba. Se hace imperativo hacer un esfuerzo de crear corredores que conecten los bosques del río Escárrea con el río Dívala y el río Gariché para proveer la oportunidad de unión de un corredor de tierras intermedias que fortalezca la dinámica poblacional de esta especie en el área.

*Metapoblación No. 11*. Es una metapoblación que se considera robusta y resiliente, ya que cuenta con al menos 11 tropas. Se localiza en el distrito de Boquerón en las comunidades de Bocalatún, Guayabal y Paraíso. Las tropas se localizan en el norte hasta los 1134 m. snm en los bosques ribereños, especialmente en los cañones de los ríos Piedra, Bregué y Chiquito por un lado; Chuspa y Macho de Monte en el otro extremo de su ámbito metapoblacional. La condición estable de estos bosques que protegen la cuenca de estos ríos están interconectados y ello hace posible que haya una conectividad poblacional dinámica.

Un proyecto hidroeléctrico localizado en el sur del ámbito de distribución de esta metapoblación ha amenazado seriamente la conectividad previamente existente, especialmente de las tropas cercanas a la localidad de Bocalatún. Es importante destacar que todas estas tropas dependen de bosques ribereños conectados a parches pequeños adyacentes y a los bosques de galería, que están completamente circunscritos al cauce del río, que por fortuna es generalmente respetado por los terratenientes de la zona.

*Metapoblación No. 12*: Localizada en Macano Abajo de Boquerón. Esta tropa está expuesta a un aislamiento poblacional severo, ya que los bosques de galería están muy destruidos y la matriz ecológica circundante está dominada por pasto para ganado y las posibilidades de conectividad con la metapoblación No. 11, que es la más cercana son poco probables. Un parche de bosque presente en el área de aproximadamente 50 ha puede ser la última oportunidad de supervivencia de esta tropa. Solo un plan serio de conectividad a través de la creación de cercas vivas puede hacer que esta especie tenga opciones de supervivencia como metapoblación.

*Metapoblaciones No. 13 y 18*. Rodríguez-Vargas (2003) las consideró como dos metapoblaciones, la de Barqueta (2 tropas) y la San Pedro (1 tropa). Son las únicas metapoblaciones que están ubicadas dentro de un área protegida oficial, el Refugio de Vida Silvestre Playa de la Barqueta Agrícola, pero que «según el más reciente plan de manejo, su área de influencia todavía no ha sido definida» (Pinto & Yee 2011). En efecto, la parte terrestre del Refugio nunca ha sido considerado seriamente dentro del Plan de Manejo y todo el esfuerzo de conservación se hace en función de la conservación y manejo de las tortugas marinas que anidan en las playas de la zona.

El análisis geoespacial actual sugiere que estas tropas componen una sola metapoblación, ya que existe una aparente buena conectividad a través del bosque de manglar, a pesar que las tropas registradas en 1998 muestran el uso preferencial del bosque secundario de tierra firme para forrajeo. Teóricamente son tropas protegidas dentro del ámbito de un área protegida, pero creemos que sigue existiendo cierto nivel de desprotección del bosque secundario de tierra firme.

Estas tropas en este contexto, parecen estar aisladas hacia el este por el río Chico, que no tiene bosques de galería en la parte final de la cuenca. Hacia tierra firme al norte y hacia el oeste es una matriz ecológica dominada por cultivos de cereales, donde se ha perdido toda opción de restauración de bosques. Solo un frágil bosque de galería de la Quebrada de Guarumal, permiten un acceso limitado de 3 km hacia tierra firme.

*Metapoblación No. 14*: Está localizada en los distritos de David y Dolega, distribuida en 4 pequeñas cuencas: río Platanal, río Soles, río Chirigagua y río Majaguita-Majagua. Las tropas de esta metapoblación usan como hábitat los bosques de galería en medio de una matriz de uso de suelo agrícola y ganadería. La(s) tropas(s) que tienen acceso a los bosques ribereños del río Majagua tienen una mayor área de bosques y es muy posible que la población de esta especie aumente en este sector si no tienen interferencia humana adicional y sin fenómenos estocásticos que afecten la población.

Las tropas localizadas al sur del área definida por Rodríguez-Vargas (2003) con el análisis de imágenes de satélite muestran que es muy posible que tengan contacto con la metapoblación No. 16 localizada aguas abajo de la cuenca del río Platanal.

El río Soles también parece ser un excelente corredor de bosques ribereños con acceso a varios parches boscosos de mayor extensión, lo que hace suponer que las poblaciones de este mono en esta metapoblación todavía tienen acceso a recursos que permite mantener o aumentar la población total.

Igualmente algunas tropas tienen opción de acceder a los bosques ribereños y parches adyacentes a lo largo de río Chirigagua. Por tanto, con el acceso a los datos geoespaciales obtenidos creemos que esta población tiene un ámbito metapoblacional mayor al registrado al modelado por Rodríguez-Vargas (2003). También existe la posibilidad que esta metapoblación tenga un breve traslape efectivo con la metapoblación No. 11. Una verificación se campo se hace necesaria.

*Metapoblaciones 15 y 16*: Estas metapoblaciones fueron determinadas con una separación entre ellas de al menos 5 km. Los datos geo-espaciales actuales sugieren que puede existir una conectividad entre ellas, a través del bosque de galería del río Platanal. Sin interferencia humana y sin factores estocásticos negativos es muy posible la existencia y resiliencia de esta población.

Es destacable que la cuenca del río Platanal tiene en el área de influencia de estas tropas al menos 6 afluentes con bosques de galería continuos, que al parecer permite que estos primates tengan varios kilómetros adicionales de bosques para forrajeo y dispersión. Incluso existe la posibilidad que estas tropas puedan tener capacidad de dispersión hasta alcanzar el ámbito de dispersión máximo de la metapoblación No. 14, ubicados a menos de 2 km al norte de la metapoblación No.16, en la misma cuenca.

*Metapoblación No. 17*: En 1998 fue detectada la presencia de al menos una tropa en el sector de Potrerillos Arriba, en los bosques adyacentes al río Cochea, que tiene bosques riberinos aguas arriba y abajo del punto donde se detectó la tropa a 958 m s. n. m. Por tanto, dado que es una especie adaptada a tierras bajas se espera que esta especie tenga preferencia de distribución hacia el sur, siguiendo los bosques del río Cochea que comprende un área de más de 300 ha y una posibilidad de dispersión poblacional de al menos 15 km aguas abajo. Es posible que en la estación seca estos primates puedan superar el ámbito de su distribución en los bosques que están por encima de los mil metros de altura. Se necesita verificar en campo las condiciones actuales de esta metapoblación, aunque es de esperarse que haya resiliencia en ella, dado que cuenta con una significativa cantidad de bosques, especialmente en los cañones del río Cochea.

*Metapoblación No. 18*: Ver Metapoblación No. 13 y No. 18 juntos.

*Metapoblación No. 19*: Fue localizada en el extremo sur de la ciudad de David, que es el área urbana más grande del suroeste de Panamá. Al momento del estudio de 1998, la población se componía de una sola tropa (-metapoblación isla- definición de Harrison 1991), viviendo en los reductos de bosques secundarios adyacentes al bosque de manglar. Inferimos que estos primates utilizan este bosque de manglar para desplazarse. Teniendo este dato en cuenta estimamos que esta tropa puede desplazarse por el manglar, en busca de los reductos de bosques secundarios de tierra firme que se encuentran adyacente a dicho manglar y sobre todo a los bosques de galería de al menos una

decenas de corrientes de agua y ríos que desembocan en esa área. Se supone que los bosques secundarios de tierra firme son un mejor hábitat para estos primates, dado que no es común observarlos dentro de un bosque de manglar. Las razones de ello lo desconocemos.

Por tanto, actualmente estimamos que esta tropa puede estar en las mismas circunstancias que 1998, aunque sin interferencia humana, es posible que la población haya aumentado su número.

Las imágenes de satélite del área muestran que población no tiene opción de desplazamiento hacia el este, debido al que es un área urbana densa y a la existencia del delta que forman los ríos en esa misma zona crean una barrera natural infranqueable. Tiene la posibilidad de conectividad hacia el suroeste, hasta por lo menos 8.4 km lineales, pero que incluye un amplio manglar, más los bosques de galería de los ríos en esa área. Al menos tres ríos, San Cristóbal, Platanal y Corozal le permitirían desplazamientos de hasta 5,5 y 2,5 km tierra adentro, pero dentro de una hostil matriz de agricultura mecanizada y crecimiento urbano en el sector de David oeste. Estos bosques de galería son útiles como sitio de forrajeo para los individuos de estas tropas y debido al uso intensivo de la tierra no tienen opciones de conectividad efectiva con otras metapoblaciones vecinas.

El delta del río Chico y la orilla de este río ha perdido los bosques de galería e impide la conectividad poblacional de estos primates. No vemos opciones reales de conectividad con las metapoblaciones No. 13 y 18 que son las más cercanas.

*Metapoblación No. 20*: Está localizada en Dolega, que es una región poblada y en crecimiento urbano, debido al crecimiento poblacional en la ciudad de David, capital de la provincia de Chiriquí. Nuevos proyectos urbanísticos se están planteando para la zona. El análisis espacial actual muestra que es muy posible que esta población sobreviva en los parches de bosques y bosques de galería a lo largo del río David. Las imágenes de satélite muestran que existe la posibilidad de un desplazamiento de 9 km, aguas abajo de este río por la existencia de reductos de bosques ribereños, cercas vivas y bosques de galería. La red de carreteras y avenidas grandes, más el desarrollo urbano al oeste del río Chiriquí, impiden la conectividad hacia el oeste.

Esta población parece estar aislada tal y como lo muestra el estudio de Rodríguez-Vargas (2003). Solo haciendo un esfuerzo serio de conservación de los bosques de galería, la creación de una red de cercas vivas y pasos habilitados en ciertas carreteras rurales que conecten estos bosques, se podría aumentar la posibilidad de conexión poblacional con las otras poblaciones aisladas localizadas al este.

*Metapoblación No. 21*: Está localizada en «Bajo de la Palmas», adyacente al oeste del río Chiriquí. Rodríguez-Vargas (1999) verificó que se trataba de un solo grupo. Aún, dado el tiempo de la última observación científica (18 años), es probable su existencia todavía. Esta población, en conjunto con las tropas 22 y 23 es considerada como las tropas vivientes localizadas en el extremo este de la distribución de la especie. Nuestro análisis de imágenes de satélite nos permite inferir que esta especie presenta serios problemas de conservación, debido a que solo quedan delgadas áreas de bosques ribereños en las quebradas y riachuelos. En esta condición estos primates están expuestos a muchos factores estocásticos, incluyendo cacería y a estrés alimentario.

*Metapoblación No. 22*: Está localizada en la comunidad de Bijagual. Es una tropa considerada como aislada por Rodríguez-Vargas (2003), pero según nuestra interpretación geoespacial de su área de distribución, es muy probable que esta tropa traslapa su ámbito de acción con la metapoblación No. 21. Las condiciones ambientales de esta población siguen siendo similares a las 1998, cuando se hizo el último recorrido de campo. El hábitat se circunscribe a delgadas fajas de bosques de galería presentes en el área. Probablemente usan las cercas vivas para aumentar su área de forrajeo y dispersión dentro del paisaje de extensas áreas de pastizales para ganado. En años recientes se ha construido en el extremo sur de esta población, un canal de un proyecto hidroeléctrico que ha cerrado completamente la oportunidad de traslape de ámbito de acción con la metapoblación No. 23.

*Metapoblación No. 23*: Está localizada en Bijagual abajo - Los Zambranos. Un reciente canal hidroeléctrico al norte del área de distribución le impide conexión con las tropas al norte. Está tropa puede desplazarse un poco más al sur por bosques de galería. Esta población está completamente rodeada de cuerpos de agua naturales y artificiales y está localizada dentro de una matriz dominada por actividades agropecuarias, especialmente ganadería y en segundo lugar los canales, lagos y infraestructuras hidroeléctricas. Al ser una tropa aislada, es muy posible una extinción local.

## DISCUSIÓN

En esta investigación se hace uso combinado de datos de tropas de *Saimiri* versus datos geoespaciales o de teledetección con sensores remotos de la cobertura de bosques y uso del suelo en el área de distribución natural de esta especie. Lo importante a destacar en este estudio es que los datos actuales de imágenes de satélite permiten hacer inferencias e hipótesis más certeras acerca de una o varias especies en estudio. Aquí radica el mayor aporte de esta investigación. Los datos de campo verificarán finalmente el grado de cercanía a la realidad y sobre todo permiten avanzar más rápido en una investigación de actualización y luego en los planes de conservación requeridos.

En los resultados se adelantan algunos datos e inferencias del estado de la población basado en los modelos metapoblacionales previamente establecidos por Rodríguez-Vargas (1999). Nuestro análisis adicional e interpretación del estado de conservación del mono ardilla en Panamá se puede resumir en la Tabla 1.

Este estudio es diferente a los clásicos estudios de uso de sensores remotos para encontrar hábitat disponible para una especie, debido a que en este caso ya se tenía la información georreferenciada de la distribución de la especie. Esta forma de ver los datos sobre matrices ecológicas mostradas en las imágenes satelitales recientes permite hacer inferencias basadas en la experiencia del investigador sobre la ecología de la especie, la dinámica socioeconómica de la zona y la comprensión de la matriz ecológica producto del cambio del uso del suelo sobre las poblaciones de la especie en estudio. De este modo, podemos hacer nuestros propios modelos poblacionales más allá de la geometría poblacional automático que arrojan los programas computacionales. Otro aporte significativo que hace este estudio es la de estudiar *in situ*, de haber extinciones locales, las razones de la extinción de una tropa, subpoblación o metapoblación y con ello robustece los planes de manejo y conservación que requiere la especie en los lugares donde es resiliente.

En nuestra opinión, los datos solo deben verse con reserva en el caso de las poblaciones no equilibradas que consisten de datos de tropas aisladas o metapoblaciones semi-islas (ver detalles de definiciones en Rodríguez-Vargas 2003). En el caso de metapoblaciones con más de tres tropas detectadas en campo, es muy posible, dado el estado de conservación de los remanentes boscosos, que estas metapoblaciones sean resilientes. Si este fuera el caso, quedamos obligados a establecer de inmediato planes de conservación, restauración ambiental y manejo de la especie.

## CONCLUSIONES

No sabemos con certeza el estado de conservación de la especie *Saimiri oerstedii* en Panamá, pero las imágenes satelitales históricas y recientes nos permiten hacer nuevas y más certeras inferencias acerca de datos poblaciones de animales, como es el caso de *Saimiri oerstedii*, lo cual facilita el trabajo futuro de monitoreo de la especie y la determinación de estrategias de conservación del paisaje en función de especies claves y de interés de conservación.

Los datos de 1998 sirven de fundamento para hipotetizar con mayor claridad el posible estado de las poblaciones de Saimiri en Panamá, teniendo en cuenta la información complementaria con la que ahora contamos para la investigación sobre el grado de deforestación, fragmentación o cambios en el uso de la tierra.

El grado de resiliencia de las metapoblaciones radica en la existencia de parches de bosques de diferentes formas y área. Los bosques ribereños continuos son ideales para mantener la dinámica poblacional de las metapoblaciones.

Se requiere con urgencia un estudio que corrobore el estatus de la especie y definitivamente y más importante es plantearse el diseño de un plan de acción para proteger *in situ* las poblaciones remanentes, haciendo énfasis en las poblaciones con condiciones de oportunidad de resiliencia y robustez genética. Las tropas aisladas en hábitat hostiles deben trasladarse a hábitats más adecuados y con mayor conectividad.

Los datos espaciales muestran que en algunos casos, se requiere realmente menos esfuerzo del pensado en conectar subpoblaciones, metapoblaciones o tropas aisladas. En algunos casos, las barreras consisten de puentes, o carreteras rurales, que con un plan de conservación y de educación ambiental se puede lograr efectos de conservación significativos.

Tabla No. 1. Análisis de la situación de la población de monos ardilla en Panamá y el pronóstico de tendencia poblacional

| No. de metapoblación | Discusión breve de estatus de conservación inferido/ Urgencia de acciones de conservación | Pronóstico de tendencia poblacional esperada |
|---|---|---|
| 1 | Tiene amenazas por la transformación de los hábitat originales en campos de cultivo de palma de aceite, que si bien son útiles para desplazamientos para ello, su cultivo requiere la destrucción de los bosques naturales con mayor calidad ecológica para este especie. También le afecta el uso de la tierra para ganadería extensiva, que sigue siendo una actividad muy extendida en la zona. Las tropas dependen de parches de bosques secundarios y de bosques ribereños. En los pequeños ríos de la península de Burica, es fundamental la conservación de los bosques ribereños. En el mediano plazo se requiere un plan de acción de conservación para esta especie en esta área. | Estable |
| 2 | Confrontan problemas con la fragmentación de los bosques ribereños debido a dos actividades principales: proyectos hidroeléctricos y ganadería extensiva. Se requiere un esfuerzo serio de aumentar y recuperar los bosques que protegen las fuentes de agua de la zona. Algunos parches de bosques inaccesibles a la explotación humana han sido claves para la resiliencia de la especie. El Estado debe procurar jugar un rol clave para evitar que se sigan perdiendo bosques de esta zona. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 3 | Similar al estado de conservación de la metapoblación No. 2. Adicionalmente la agricultura tradicional también afecta los reductos de bosques de la zona. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 4 | Matriz ecológica hostil completamente dedicada a la agricultura y la ganadería, con parches de bosques pequeños y aislados. Urge hacer un estudio para comprobar una posible extinción local o rescatar la población existente. | Extinción local |
| 5 | Igual a metapoblación No. 4. Urge hacer un estudio para comprobar una posible extinción local o rescatar la población existente. | Extinción local |
| 6 | Igual a metapoblación No. 4. Urge hacer un estudio para comprobar una posible extinción local o rescatar la población existente. | Extinción local |
| 7 | Matriz ecológica hostil, pero con bosques ribereños remanentes que todavía permiten una dinámica poblacional limitada. La fragmentación y la presión humana sobre esta población debe ser grande. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 8 | Población estable, pero amenazada por nuevos proyectos hidroeléctricos planteados para la zona. En el mediano plazo se requiere un plan de acción de conservación para esta especie en esta área. | Estable |
| 9 | Igual al estatus de la metapoblación No. 8 | Estable |
| 10 | Matriz ecológica hostil. La agricultura y la ganadería son actividades de alto impacto en la zona. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 11 | Población estable, pero amenazada por incertidumbre sobre la conservación a largo plazo de bosques secundarios que tiene en su área. Al sur un proyecto hidroléctrico ha provocado fragmentación de los bosques ribereños. En el mediano plazo se requiere un plan de acción de conservación para esta especie en esta área. | Estable |
| 12 | Exclusivamente dependiente de bosques ribereños y factores estocásticos propios de poblaciones en ámbitos reducidos. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 13 | Tropas en matriz hostil que requieren nuevos corredores y nuevos parches de bosque secundario. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 14 | Población estable, pero amenazada por incertidumbre sobre la conservación a largo plazo de bosques secundarios que tiene en su área. Es clave la conservación de los bosques ribereños y los parches de bosques secundarios adyacentes a los ríos del área. | Aumentando |
| 15 | Depende de los bosques ribereños del área. La matriz ecológica es hostil. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 16 | Igual a metapoblación No. 15. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 17 | Población poco conocida y con suficiente hábitat, sin embargo no son numerosos en la zona. Los bosques de los cañones del río Cochea y tributarios son fundamentales para esta metapoblación. En el mediano plazo se requiere un plan de acción de conservación para esta especie en esta área. | Estable |
| 18 | Tropas en matriz hostil que requieren nuevos corredores y nuevos parches de bosque secundario. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 19 | Tropa aislada en matriz ecológica hostil en tierra firme, urbanismo y cultivos industriales. Al sur manglares que no son buen hábitat para esta especie. Depende de reductos de bosques secundarios vecinos al manglar | Disminuyendo |
| 20 | Tropa aislada en matriz ecológica hostil, desarrollo urbano y ganadería extensiva. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 21 | Tropa aislada en matriz ecológica hostil, aislamiento casi total en todas las direcciones. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 22 | Igual a la metapoblación No. 21. A corto plazo se requiere plan de conservación efectivo de la especie. | Disminuyendo |
| 23 | Tropa aislada en matriz ecológica hostil, aislamiento casi total en todas las direcciones y adicionalmente tiene fragmentación severa por efecto de proyectos hidroeléctricos en la zona. Urge hacer un estudio para comprobar una posible extinción local o rescatar la población existente. | Extinción local |

Inferimos que en efecto las tropas aisladas están muy propensas a la extinción local y que algunas metapoblaciones numerosas, probablemente son aún más numerosas que los datos aportados por Rodríguez-Vargas (1999). Esto es más evidente en la península de Burica.

La principal amenaza a los bosques ribereños que sirven de hábitat a los monos ardilla lo constituyen los múltiples proyectos hidroeléctricos planteados en la red hidrográfica donde habita este especie.. Igualmente determinamos que algunas metapoblaciones tienen un área de distribución diferente al planteado por Rodríguez-Vargas (1999, 2003).Solo causas estocásticas graves pueden hacer otra realidad a la esperada con las poblaciones resilientes.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los editores de esta publicación Bernardo Urbani , Martín Kowalewski, Rogério Grasseto Teixeira da Cunha, Stella de la Torre y Liliana Cortés-Ortiz el esfuerzo que hacen en motivar a los primatólogos latinoamericanos para publicar nuestras investigaciones y hermanar nuestra sociedad científica. También agradezco el apoyo institucional de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UNACHI).

## BIBLIOGRAFÍA

Baldwin JD & JI Baldwin (1976) Primate population in Chiriquí, Panamá. En: Thorington RW & PG Heltne (eds.) *Neotropical Primates Field Studies and Conservation*. National Academy of Sciences. Washington, DC. USA. Pp. 20-31.

Baldwin JD & JI Baldwin (1981) The squirrel monkeys, genus *Saimiri*. En: Coimbra-Filho A & RA Mittermeier (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Vol. I. Academia Brasileira de Ciencias. Rio de Janeiro. Brasil. Pp. 277-330.

Boinski S (1987) Habitat use by squirrel monkey (*Saimiri oerstedi*) in Costa Rica. *Folia Primatologica* 49:151-167.

Google Earth [Software] (2009) *Google Earth versión 7.1.2.2041*. Google Inc. Mountain View, California. http://too.lazy.to.look.it.up/. (Consultado el 20-VIII-2016).

Hanski I (1991) Single-species metapopulation dynamics: concepts, models, and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17-38.

Hanski I (1996) Metapopulation ecology. En: Rhodes Q Jr., Cheser RK & MH Smith (eds.) *Population Dynamics in Ecological Space and Time*. University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 13-43.

Hanski I & D Simberloff (1997) The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En: Hanski I. & ME Gilpin (eds.) *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press. San Diego, USA. Pp. 5-26.

Harrison S (1991) Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:73-88.

Pinto I & J Yee (2011) *Diagnóstico de las áreas marinas protegidas y de las áreas marinas para la pesca responsable en el Pacífico panameño*. Fundación Marviva. Panamá. 215 pp.

QGIS Development Team [Software] (2016) QGIS. Open Source Geospatial Foundation Project. Oregon. http://qgis.osgeo.org. (Consultado el 20-VIII-2016).

Real Academia Española (201*4) Diccionario de la lengua española* (23.ª ed.). Real Academia Española. Madrid. http://dle.rae.es/?w=diccionario (Consultado 20-VIII-2016).

Rodríguez-Vargas AR (1999) *Estatus de la población y hábitat del mono tití, Saimiri oerstedii en Panamá*. Tesis de maestría. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 104 pp.

Rodríguez-Vargas AR (2003) Analysis of hypothetical population structure of squirrel monkey, *Saimiri oerstedii*, in Panama. En: Marsh L (ed.) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York, USA. Pp. 53-62.

Vargas G (2002) *Ecología de monos ardillas en un bosque aislado de Chiriquí*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Chiriquí. Chiriquí, Panamá. 132 pp.

Wong G (1990a) *Uso del hábitat, estimación de la composición y densidad poblacional del mono tití (Saimiri oerstedi citrinellus) en la zona de Manuel Antonio, Quepos, Costa Rica*.Tesis de Maestría. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 78 pp.

Wong G (1990b) *Ecología del mono tití (Saimiri oerstedi citrinellus) en el Parque Nacional Manuel Antonio, Costa Rica*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica, 57 pp.

Wong G, Cuarón AD, Rodríguez-Luna E & de Grammont PC (2008) *Saimiri oerstedii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T19836A9022609. (Consultado el 7-III-2016).

# Estado de conservación de los primates en Paraguay

José L. Cartes*[1], Marianela Velilla[1], Nilsa González-Brítez[2] y Jeffrey J. Thompson[1]

[1]*Guyra Paraguay, Avda. Carlos Bóveda, Parque Ecológico Capital Verde, Asunción, Paraguay.*

[2]*Departamento de Medicina Tropical, Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Salud, Universidad Nacional de Asunción, Asunción, Paraguay.*

*jlcartes@gmail.com

**Resumen**

En este estudio, se analizaron los patrones de distribución de los primates y su estado general de conservación. Se reportaron cinco especies en Paraguay: *Alouatta caraya*, *Aotus azarae*, *Mico melanurus*, *Sapajus cay* y *Callicebus pallescens*. Se aplicó un estimador de máxima verosimilitud para determinar un área de distribución sobre los registros. Se analizaron las amenazas y la presencia de las mismas en áreas protegidas. *M. melanurus* se limita al extremo norte del Chaco paraguayo. *C. pallescens* demostró ser una especie netamente chaqueña, no pasando la latitud 23° S, y es simpátrico con *A. azarae*, cuya distribución es más ampliamente austral. El *A. caraya* y *S. cay* presentan una total simpatría. El norte del departamento de Alto Paraguay contiene a las cinco especies. Se observó que la pérdida del hábitat por deforestación o fragmentación, la cacería para consumo o uso comercial y por último, las epidemias emergentes constituyen las amenazas más importantes. Sin embargo, resaltamos la necesidad de conocimiento en el ámbito nacional.

**Abstract**

**Conservation status of primates in Paraguay**

We analyzed the distribution patterns of primates and their conservation status. We reported five species in Paraguay: *Alouatta caraya, Aotus azarae, Mico melanurus, Sapajus cay and Callicebus pallescens*. We employed a maximum likelihood estimator to understand species distributions based upon observational records. Threats and the presence of species in protected areas were analyzed. *M. melanurus* is limited to the extreme north of the Paraguayan Chaco. *C. pallescens* is a Chacoan species only, not passing 23° S latitude and is sympatric with *A. azarae* whose distribution is more widely austral. *A. caraya* and *S. cay* are fully sympatric. The North of the department Alto Paraguay contains five species. Habitat loss or fragmentation from deforestation, hunting for consumption or trade, and finally, emerging epidemics are the most important threats. However, we highlight the need for better information at the national level.

**Palabras clave** *Aotidae, Atelidae, Callithricidae, Cebidae, Phiteciidae*, epizootias

**Key words** *Aotidae, Atelidae, Callithricidae, Cebidae, Phiteciidae*, wildlife diseases

Cartes JL, Velilla M, Valerio-Campos I, González-Brítez N & JJ Thompson (2018) Estado de conservación de los primates en Paraguay. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 583-596.

## INTRODUCCIÓN

El desarrollo del conocimiento de primates en Paraguay aún hoy día es bastante incipiente. Las referencias típicas de la época de colonización española refieren a «monos», de forma casi genérica, salvo en el caso del *cai* y el *caraya* (Ruiz de Montoya 1639). Recién con el trabajo del naturalista español Don Félix de Azara (1801), se logra documentar la existencia de tres especies de monos en el país: el *ka'i* (*Cebus apella*), el *karaja* (*Alouatta caraya*) y el *mirikina* o mono nocturno de Azara (*Aotus azarae*). Una cuarta especie es agregada en 1907 por un taxónomo, Oldfield Thomas, al describir al *Callicebus pallescens* (Jones & Anderson 1978). En 1939, Arnoldo de Winkelried Bertoni publica una lista de primates agregando una más, mencionada como *kaaí mirí* (*Callithrix sciurea*) para el interior del Chaco y los «yerbales del norte» (en la actualidad, *Mico melanurus*). Sin embargo, Bertoni desconoce a *C. pallescens* y menciona además al *carayá, poû* o *guarí* (*Alouatta nigra*), al *kaaí* con dos sinonimias: *Cebus fatuellus* y *Cebus libidinosus*, y al *mirikiná* (*Nyctiphitecus azarae*). En la década de 1980, Jody Stallings, se dedicó formalmente a la primatología en el país como parte del Proyecto Inventario Biológico Nacional, actual Museo de Historia Natural del Paraguay, y determinó la presencia y la descripción de las cinco especies conocidas hasta la fecha (Stallings 1985).

En este capítulo se discute y hace una revisión general de la situación geográfica (distribución) y estado de conservación de estos primates en Paraguay (Figura 1). Para ello se recurrió a la información disponible en el ámbito local, a los registros sobre recolección (para fines de investigación) y presencia de los distintos tipos de monos, y finalmente, a la opinión experta sobre nuestras observaciones personales realizadas en campo.

### Regiones boscosas de Paraguay

Para comprender y analizar a los primates presentes en el país es necesario un breve análisis de la distribución y situación de sus bosques. Paraguay se ubica entre los paralelos 18° y 23°, donde el Trópico ocupa desde el centro hasta el norte, siendo el sur de carácter subtropical. La nación es mediterránea y está fuertemente irrigada por una gran red fluvial. El río Paraguay la divide en dos grandes zonas: la occidental y la oriental. Climáticamente, los patrones de precipitación presentan un claro gradiente desde 400 a 700 mm/año al noroeste hasta 1.500 a 1.800 mm/año al sureste. La temperatura también presenta un gradiente desde promedios altos de 25 °C al extremo norte hasta 21 °C al sur. En general es cálido a caluroso, con pocas semanas frías y ocasionales heladas (SEAM 2003).

El país está cubierto por cinco grandes ecorregiones: el Chaco seco, el Chaco húmedo, el Cerrado, el Pantanal y el bosque Atlántico del Alto Paraná (Olson *et al.* 2001). Como característica común presentan mucha cobertura boscosa, en mayor o menor extensión (Figura 2). La Región Occidental es igualmente conocida como el Chaco Boreal y comprende la gran planicie aluvial que se subdivide en el Chaco húmedo al sur y este, y en el Chaco seco o semiárido al centro y noroeste (Mereles *et al.* 2013). El Chaco seco es una planicie de 134.788 km$^2$ que presenta matorrales, médanos vegetados y hasta bosques semideciduos mesoxerofíticos de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) como vegetación principal (Mereles 2005). El Chaco húmedo es también una planicie baja, con una extensión de 51.927,60 km$^2$, estacionalmente inundable, que se caracteriza por la presencia de sabanas palmares de *Copernicia alba*. En las partes altas de su escaso relieve, en forma de isletas o albardones de cauces hídricos, aparecen los bosques más densos y húmedos, con el quebracho colorado (*Schinopsis balansae*) mezclado con elementos del bosque Atlántico, como el yvyra pyta (*Peltophorum dubium*) y el pindo (*Syagrus romanzoffiana*) (Mereles 2005; Peña-Chocarro *et al.* 2006).

El Pantanal es muy similar al Chaco húmedo, por sus palmares de *Copernicia*, acompañando al río Paraguay desde su ingreso al país hasta aproximadamente el río Apa. Tiene unos 42.023 km$^2$ de extensión. Su principal característica es la inundación periódica por los pulsos hídricos del río Paraguay y la presencia de árboles del Matto Grosso, como el caso del *Vochysia tucanorum* (Mereles *et al.* 2013). El Cerrado es una ecorregión discontinua, que se presenta en forma de incursiones norte - sur, como al extremo norte de la Región Occidental (12.279 km$^2$) y en la Oriental en forma de parches, proyectándose más al

Figura 1. Especies de primates de Paraguay, en sentido horario desde el centro arriba: a) *Sapajus cay* (Foto: N. Aguilar); b) *Mico melanurus* (Foto: H. Cabral); c) *Aotus azarae* (Foto: W. Mc Bride); d) *Alouatta caraya* (Foto: Pierronimo); e) *Callicebus pallescens* (Foto: J.L. Cartes).

sur. Posee distintos tipos de sabanas, desde campos herbáceos, sabana parque de paratodo (*Tabebuia aurea*), hasta sabanas arboladas o cerradones con especies como *karova'i* (*Jacaranda decurrens*), *jagua nambi* (*Jatropha isabelli*) y otros. Asimismo, se destaca la existencia de numerosas palmeras, entre ellas el *mbokaja* (*Acrocomia aculeata*), el *mbokaja guasu* (*Attalea* spp.) y *jata'i* (*Butia paraguayensis*), entre otras (Mereles *et al.* 2013, 2015).

El bosque Atlántico del Alto Paraná cubría más de 80.000 km$^2$, de los que queda sólo el 10 % de su extensión en estado fragmentario (Di Bitetti *et al.* 2003). Son bosques semicaducifolios subtropicales subhúmedos, con árboles de dosel superior (40 m) como: lapacho rosado (*Handroanthus heptaphyllus*), timbo (*Enterolobium contortisiliiquum*), *yvyra pyta* (*P. dubium*), entre otros. Las causas de la deforestación apuntan a la habilitación de tierras para producción

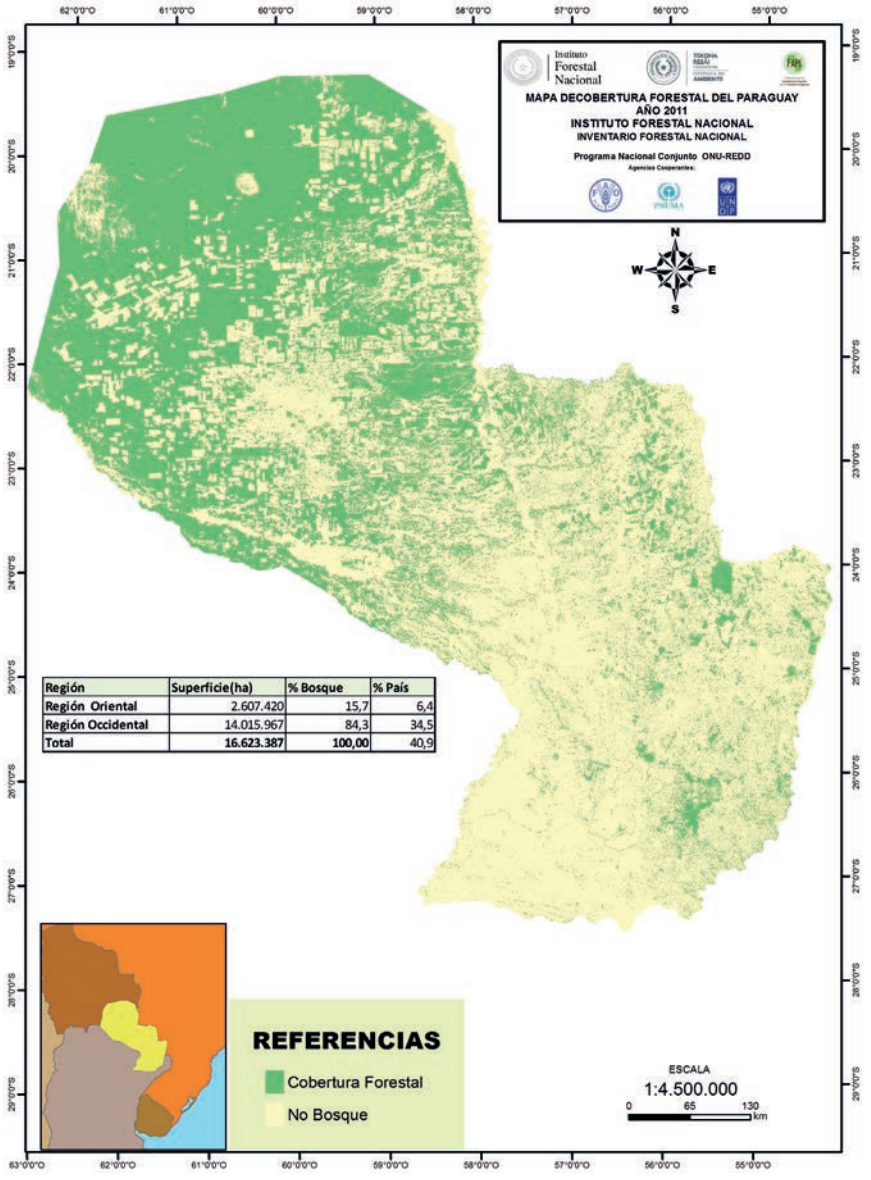


Figura 2. Remanentes boscosos de Paraguay. Mapa de cobertura forestal, año 2011. Fuente: Instituto Forestal Nacional (PNC ONU-REDD Py) http://www.infona.gov.py/

de granos en forma de *commodities* (Macedo & Cartes 2003). Eso condujo a que el gobierno promulgara la Ley 2.524/2004 que prohíbe el cambio de uso en esta ecorregión, pero aún se sigue deforestando. Ese mismo proceso de colonización productiva de tierras se da con los bosques chaqueños actualmente. Las tasas de deforestación anual oscilan entre las 200.000 a 250.000 ha/año, convirtiendo a Paraguay en uno de los países más «deforestadores» del mundo (Hansen *et al.* 2013; Figura 3).

Por último, entre las ecorregiones de bosque Atlántico y el Chaco húmedo existe una amplia franja de transición ecotonal, que se define como pastizales de las Misiones (Clay *et al.* 2008). Estas formaciones de transición incluyen formaciones de bosques en islas y en corredores ribereños con elementos florísticos de ambas zonas (Clay *et al.* 2005). En general, el paisaje contiene mayormente campos altos y bajos, dominados por plantas herbáceas, en especial aquellas típicas de pajonales como *Andropogon selloanus, Aristida circinalis, Axonopus argentinus, Panicum bergii, Paspalum* spp., entre otras (Josse *et al.* 2003).

## MÉTODO

Para este análisis se recurrió a los datos de presencia de las especies registrados en la Base de Datos de Guyra Paraguay - BDGP (Guyra Paraguay 2015), que incluye observaciones realizadas por los técnicos de Guyra Paraguay, así como fuentes bibliográficas publicadas tales como Neris *et al.* (2002); Gamarra de Fox & Martin (1996); Brunson *et al.* (2007); Cartes (2004). En total se establecieron los números para cada una: *A. caraya:* N= 56; *A. azarae:* N= 30; *M. melanurus:* N= 12; *S. cay:* N= 55; *C. pallescens:* N= 58.

Para la estimación de la distribución de las especies se utilizó el paquete *Maxlike* (Royle *et al.* 2012) en R 3.2.3 (R Development Core Team 2010) para emplear un estimador de máxima verosimilitud. Considerando que el número y distribución de los registros no aleatorios pueden inducir a un sesgo significativo en la estimación de ocurrencia (Lahoz-Monfort *et al.* 2014; Guillera-Arroita *et al.* 2015), se limitó la interpretación de los estimadores a la definición de la distribución de las especies como el área con una probabilidad de ocurrencia del ≥10 %.

Con ello se modelaron las distribuciones, teniendo en cuenta las variables de precipitación media anual y temperatura media anual (www.worldclim.org), que se consideraron como indicadores de patrones que sirven a las limitaciones de vegetación y fisiología para las especies. Se analizaron tres modelos basados en los efectos de: precipitación media anual, temperatura media anual y los efectos aditivos de ambos. Se seleccionó el mejor modelo basado en los pesos ponderados por AIC (Criterio de Información de Akaike), *sensu* Burnham & Anderson (2003). Para todos los casos el modelo con el efecto aditivo de precipitación media anual y temperatura media anual fue el que logró el mejor ajuste y fue utilizado en la definición de las distribuciones; con la excepción de *M. melanurus*, para la cual, el número de registros fue muy bajo para lograr un modelamiento adecuado, y su distribución parece estar determinada por las características locales del hábitat. En consecuencia, se definió la distribución basada en los registros y nuestro conocimiento experto.

Figura 3. Imagen aérea del sistema de habilitación de pasturas sobre la tala rasa del bosque chaqueño en Alto Paraguay (vuelo realizado el 31 de julio de 2007). Nótese los paleo cauces cortados por la deforestación y las franjas de separación de 100 m de bosque nativo afectado por el fuego y el viento norte (norte hacia la derecha). Foto: J.L. Cartes.

En cuanto al análisis de amenazas, se hicieron notas y observaciones en relación al estado de conservación de los hábitats boscosos y los datos de epizootias disponibles. Sobre el primer punto, se cuenta con publicaciones basadas en análisis y monitoreo de la deforestación, tanto del Chaco (Huang *et al.* 2009; Caldas *et al.* 2013) como del bosque Atlántico (Galindo-Leal & Gusmão Câmara 2003; Cartes 2003). Finalmente, se analizó la capacidad de conservación de primates en las áreas protegidas en función a los registros obtenidos.

## RESULTADOS

### 1) Familia Atelidae

#### *Alouatta caraya (Humboldt, [1812]) - Mono aullador negro*

El aullador o *karaja* (carayá en español) es el mayor de los primates del país. Su nombre guaraní significa «el dueño del bosque» (*Ka'a*: bosque, selva y *Jára*: dueño) (Gatti 1985). Su distribución es casi totalmente simpátrica con el capuchino marrón. Gregorin (2006) menciona que la localidad tipo es señalada como Paraguay sin mayor precisión, basada en la descripción de Humboldt (1812) y la publicación de Azara (1801).

El aullador negro está presente en ecosistemas húmedos asociados a bosques ribereños, bosques en isletas de las zonas de esteros, bañados, pastizales, así como acompañando los grandes ríos (Paraguay y Paraná). Eso lo hace presente especialmente en las ecorregiones del Pantanal y Bajo Chaco, muy asociado a los bosques de galería. También en la ribera del río Paraguay, así como y en los bosques y humedales de los departamentos de Alto Paraguay, Concepción, San Pedro, Presidente Hayes, Cordillera, Central y Ñeembucú. Además, se incluyen los bosques y bambuzales de los pastizales de Misiones e Itapúa y las islas del río Paraná medio. Menos frecuente de ver en las zonas boscosas densas, como Amambay, Canindeyú, Caaguazú, Guairá y Alto Paraná, asociado a bosques ribereños de los ríos interiores (Figura 4). En raras ocasiones, se lo encuentra en las áreas xéricas de bosque chaqueño (Redford & Eisenberg 1992). Estos autores señalan que en el Chaco de Paraguay, el grupo se con-

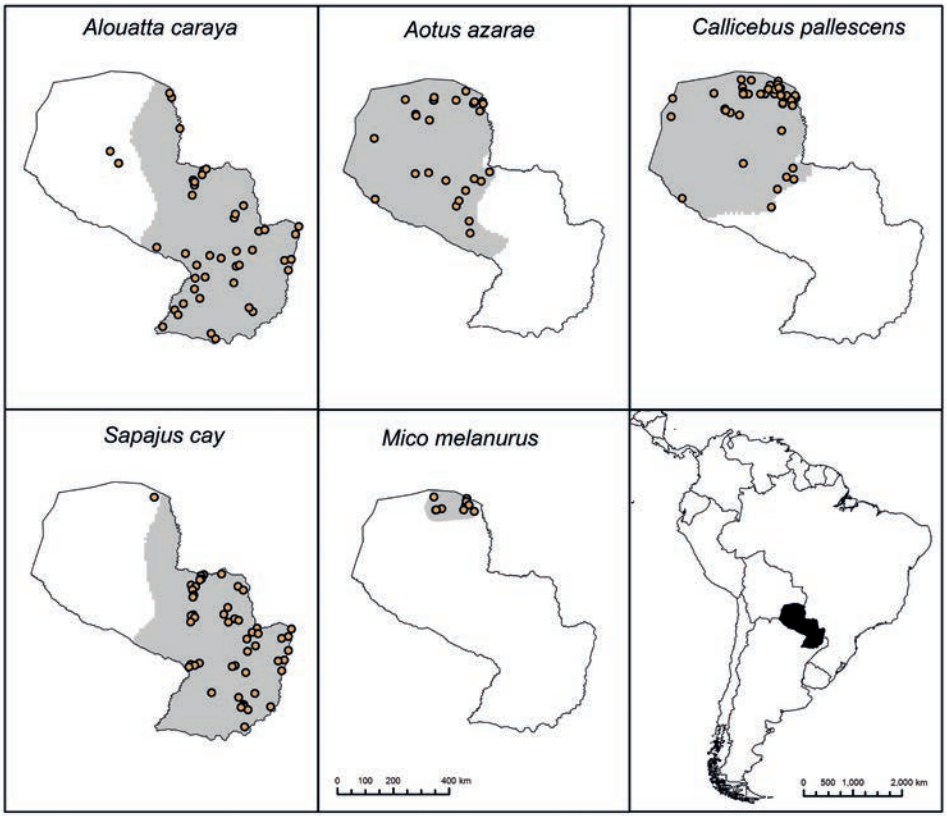


Figura 4. Distribución estimada para las cinco especies de primates en Paraguay. El área sombreada representa el área de probabilidad de ocurrencia (≥10 %). Los puntos rojos representan las localidades de registros obtenidos. Elaboración propia.

forma en promedio de 7 individuos, similar a lo reportado para Bolivia por Wallace *et al.* (1998) y Rumiz (1990). Este primate no se encuentra en el Chaco seco, pero hay registros ocasionales en el Chaco central (Giordano & Ballard 2010). El límite oeste alcanza 59° de longitud, pero vuelve a aparecer al oeste, a los 61° de longitud ya en Bolivia, asociado al Izozog (BirdLife International 2015).

Neris *et al.* (1999) realizaron estudios poblacionales en las islas del río Paraná y en Yabebyry, a través de transectas por agua y por tierra. La densidad estimada fue de 0,96 ind/ha en las islas ribereñas, asociado principalmente a las formaciones de bambú (*Guadua angustifolia*) y cecropia (*Cecropia pachystachia*) y 0,69 ind/ha en los bosques, en isletas, en humedales; mayormente encontrado en árboles de *yvyra pepe* (*Holocalyx balansae*), *kurupa'y* (*Parapiptadenia rigida*) y cecropias. El tamaño promedio de grupos estimado fue de 8, con un mínimo de 1 y un máximo de 15 individuos. Las densidades en grupos encontradas fueron de 13,29 grupos/km$^2$ en las islas y de 3 grupos/km$^2$ en los bosques de tierra firme.

### *Epizootias*

El aullador negro es la especie más vulnerable a la fiebre amarilla, aunque también puede ocurrir con algunas de las familias Callitrichinae y Pithecidae (Bryant *et al.* 2003; Varela 2004).

En el año 2007, como parte de los trabajos de vigilancia sanitaria, se realizó el primer registro de otro tipo de infección causada por Mayaro virus y su subtipo UNA virus, en *Alouatta caraya* de Paraguay. Estos virus pertenecen a un complejo viral que mantienen su ciclo entre vertebrados silvestres. Las pruebas serológicas no detectaron sueros positivos para Mayaro, sin embargo, se detectó una prevalencia de 73 % (61/84) de anticuerpos neutralizantes contra UNA. Este fue el primer registro de infección en aullador negro y el primer registro de actividad viral en monos del país (Díaz *et al*. 2007).

En el año 2008, ocurrió la última epidemia de fiebre amarilla en Paraguay, Argentina y Brasil. El brote ocurrió en Paraguay luego de 34 años, ocasionando 8 muertes de personas en los departamentos de San Pedro, Caaguazú y Central (Roig *et al.* 2009). Un estudio de monitoreo realizado en el 2009 capturó 35 monos (31 *S. cay* y 4 *A. caraya*) en áreas rurales y urbanas de San Pedro y Central. Este estudio no encontró ningún primate afectado (Roig *et al.* 2009).

### *Estado de conservación*

El carayá no se encuentra bajo ninguna categoría de amenaza en el país, de acuerdo a los datos de la Secretaría del Ambiente (SEAM 2006). El aullador negro fue catalogado como «preocupación menor» en una consulta realizada a mastozoólogos paraguayos en el año 2005 (Cartes *et al.* 2005), aunque se indicaba la cacería como su mayor amenaza. Sin embargo, se señala la urgencia de

realizar estudios poblacionales nacionales para evaluar el verdadero estado en los distintos ecosistemas en donde habita. Según las observaciones de este estudio y la BDGP, han sido registrados en varias reservas y áreas protegidas como en los parques nacionales Cerro Corá, Ybycui, Tinfunqué, Río Negro, Caazapá, Lago Ypoa, y en la Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, Reserva Yabebyry, las reservas de Itaipú en su zona de embalse, y la Reserva Yacyretá. Se estima que aún no hay una protección muy segura en estas áreas y que existe una presión de cacería muy fuerte, según nuestras observaciones en el campo.

El aullador negro es muy caminador. Eso lo hace bastante vulnerable a carreteras, como el caso de registros de atropellamientos en la ruta Transchaco, entre los kilómetros 50 y 70 desde Asunción (Cartes *et al.* 2010). Igualmente, es cazado para consumo humano, tanto indígena como no indígena. Hill & Padwe (2000) señalan la cacería de 5 individuos en la Reserva Natural del Bosque Mbaracayú, correspondiente al 0,2 % de la biomasa cazada en el periodo de estudio de 16 años. Observaciones personales de los autores indican que la cacería por comunidades no indígenas puede ser importante, pero los cazadores no acostumbran a citar estos primates como presa. En los últimos años, se registró una gran desaparición de sus hábitats (Huang *et al.* 2009). Uno de los mayores eventos que afectó la población de carayá fue la creación de la represa de Yacyretá en el año 1995 (Parera 2002). Al respecto de la comercialización como mascota, no se pudo obtener datos publicados, sin embargo, se encontraron ocasionalmente en casas, pero en menor número que *S. cay*.

## 2) Familia Aotidae

### ***Aotus azarae*** *(Humboldt, [1811]) - Mono nocturno de Azara*

El mono nocturno de Azara, conocido como *mirikina* o *ka'i pyhare*, es el único primate nocturno presente en el país. Su nombre proviene de sus costumbres nocturnas (*Ka'i:* mono y *Pyhare:* noche).

Está muy asociado al Chaco, especialmente al húmedo, pero también se le encuentra comúnmente en bosques semiáridos del Chaco seco (Figura 4). Habita los bosques ribereños, sabanas inundables y bosques en islas del Chaco húmedo, así como los bosques de cañadas y madrejones del Chaco seco. Existen reportes en la región oriental, pero a la fecha no se ha constatado ninguna recolección (con fines de investigación) en otras ecorregiones. Sus hábitos son principalmente nocturnos, aunque también se ha registrado actividad diurna para los *A. azarae*, sobre todo en épocas invernales en Paraguay y el norte de Argentina, fenómeno conocido como catemeralidad (Fernández-Duque 2007). Es común verlos juntos en las ramas de los árboles durante el día (Stallings 1989) y, en el 2007, se registró por primera vez un comportamiento de entrelazamiento caudal en un grupo, en la zona de Cerro León, Parque Nacional Defensores del Chaco (Ruíz Díaz *et al.* 2012). El grupo estaba compuesto por 5 individuos (2 adultos y 3 juveniles), 4 de ellos entrelazaban su cola; este comportamiento en Sudamérica solo se conocía para el género *Callicebus* (Ruíz Díaz *et al.* 2012).

Según estudios realizados en dos zonas del Chaco paraguayo, el grupo promedio consta de 2,7 a 3,1 individuos, pudiendo reducirse este número en áreas más xéricas (Redford & Einsenberg 1992). Una de las zonas más secas es Cerro León, donde existen registros de individuos solitarios o en grupos pequeños, en vegetación baja y espinosa, en cactus del género *Cereus* y, en ciertas oportunidades, en árboles de palo borracho (*Ceiba chodatii* ) (Campos *et al.* 2004; Brunson *et al.* 2007). El mono nocturno también fue registrado en sitios relativamente más húmedos del Parque Nacional Defensores del Chaco. En el área del Pantanal puede ser visto en estancias y cercanías de la ciudad de Bahía Negra (Guyra Paraguay 2015).

#### *Estado de conservación*

Se estima que la mayor amenaza es la pérdida de su hábitat en todo el Chaco, por el proceso de conversión de tierras boscosas en pasturas para ganadería. Aunque se espera que más del 70 % se encuentre en condiciones naturales, con bajo nivel de fragmentación. En el Bajo Chaco sí se esperan efectos más graves, ya que la deforestación está eliminando los únicos bosques de la zona (bosques de quebracho en isletas), provocando la pérdida total del hábitat. Así es de esperar que los refugios en el Bajo Chaco se reduzcan a los bosques de galería o pequeños bosques remanentes. Su presencia está confirmada en los siguientes parques nacionales: Defensores del Chaco, Río Negro, Tinfunqué y Teniente Enciso, así como en el Monumento Natural

Chovoreca y en la Reserva Natural Pantanal Paraguayo. Durante el taller nacional sobre especies amenazadas de mamíferos (Cartes *et al.* 2005), se catalogó como «preocupación menor» y se mencionó su cacería para mascota como la principal amenaza.

No se cuenta con estudios poblacionales en el ámbito local. Sin embargo, el proceso severo de transformación de los hábitats forestales del Chaco a pasturas implantadas puede implicar una afectación poblacional importante por pérdida y alteración del hábitat boscoso. Esta habilitación de tierras de pasturas sigue un patrón bastante regular, de forma rectangular de 500 m x 200 m, utilizando franjas de bosque nativo de 100 m como barreras entre los potreros (Figura 3; Caldas *et al.* 2013). No se puede estimar con certeza si estos bosques residuales afectan negativa o positivamente a estos primates. No obstante, es de esperar que la delicada estructura ecosistémica del bosque chaqueño sea alterada por estos emprendimientos, con la consecuente pérdida aproximada del 50 % de la biodiversidad (Carlini *et al.* 1999). Por ende, también se estima que los efectos no les resulten muy favorables. Por ello, en este trabajo, se asume y plantea que la transformación y pérdida de su hábitat representa la mayor amenaza. Además, entre los años 2009 y 2011, la Secretaría del Ambiente habilitó la captura y venta de 83.000 ejemplares de varios animales silvestres del Chaco por motivos sociales, sin estudios que avalaran la sostenibilidad de estas prácticas. Hasta la fecha, no se sabe con certeza las estadísticas de esta actividad dado que dicha información no está disponible. El fin del comercio de los animales fue el de la venta como mascotas. Sin embargo, la forma en que se procedió fue inadecuada, sometiendo a la fauna cosechada a un tratamiento severo que ocasionó varios artículos de prensa denunciando la situación (ABC 2011).

## 3) Familia Callithricidae

### ***Mico melanurus*** *(Geoffroy Saint-Hilaire, [1812])* *- Tití de cola negra*

Esta especie es bastante desconocida en Paraguay, debido a que habita el extremo norte del país (Stallings 1985), que es una zona inaccesible y poco poblada. Investigadores contemporáneos le asignaron el neologismo de *ka'i eléctrico* o *ka'i pochy*, que refleja su carácter nervioso y movedizo al ser observado (Gamarra de Fox y Martin 1996). Citado por primera vez por A. de W. Bertoni (1939) como *Callithrix sciurea,* luego en el trabajo de Stallings & Mittermeier (1982) como *C. melanura* y, posteriormente, con la sinonimia de *Callithrix argentata* (Gamarra de Fox & Martin 1996).

Su distribución está muy asociada al derrame arenoso de Chovoreca, al extremo norte de la Región Occidental (Figura 4). Mereles *et al.* (2013, 2015) clasifican el paisaje como una extensión del Cerrado brasileño, también conocido como la Chiquitanía en Bolivia. En Agua Dulce, sobre la ruta Línea 1 que conduce a Bahía Negra, es usual observarlos en rodales de kurupay (*Anadenanthera colubrina* y *A. peregrina*) durante su fructificación. Esta es la especie de distribución más restringida en el país, en los bosques de transición del Chaco al Cerrado.

#### *Estado de conservación*

Se considera que la presencia del tití de cola negra en parques nacionales es muy limitada, ya que se encuentra en áreas intermedias entre los parques Defensores del Chaco (sector Agua Dulce) y Río Negro, así como en el Monumento Natural Chovoreca. Estos dos últimos son conocidos como parques de papel, ya que su implementación aún es muy deficitaria (DPNVS 1998). En el taller nacional sobre especies amenazadas de mamíferos (Cartes *et al.* 2005), bajo la categoría «casi amenazado», atendiendo a los criterios A1c. No obstante, la Secretaría del Ambiente, mediante la resolución N° 524/06, estableció que *M. melanurus* es considerada «en peligro», por su distribución restringida en el país (SEAM 2006). Entre las amenazas activas más importantes se considera la deforestación y el comercio ilegal como mascota, muy similar al caso del *mirikina*.

## 4) Familia Cebidae

### ***Sapajus cay*** *(Illiger, [1815]) - Capuchino marrón*

El mono capuchino marrón es conocido en el país con el nombre de *ka'i.* Lynch Alfaro *et al.* (2012a) lo proponen bajo el género *Sapajus*, considerando que los capuchinos más australes se corresponden al grupo de los robustos, separado del género *Cebus* ya durante el Plioceno (Lynch Alfaro *et al.* 2012b). También es cita-

do como *C. apella cay* (Ruíz García *et al.* 2012) y como *C. libidinosus* (Ávila 2004).

El *ka'i* es el más ampliamente distribuido en el país, incluyendo las áreas correspondientes al bosque Atlántico, Cerrado, Pantanal, Pastizales (bosques en islas y en galería) y el Bajo Chaco (Figura 4). Es incluso común verlo en zonas urbanas arboladas, como el caso del Jardín Botánico de Asunción y otras ciudades. Su distribución estimada es casi completamente simpátrica con *A. caraya*. Existe documentación en otras naciones sobre esta simpatría (Gron 2009), pero en el ámbito nacional no se cuenta con estudios poblacionales ni de su ecología.

### *Epizootias*

Al respecto, en San Pedro se capturaron 35 monos, 33 correspondientes a *S. cay* y 2 a *A. caraya,* que registraron un índice del 2,8 % de infección con *Trypanosoma cruzi* (Acosta *et al.* 2009). Estudios previos demostraron experimentalmente la alta capacidad de infección con parásitos flagelados que presenta esta especie (Inchausti & Schinini 1991; Schinini *et al*. 1991).

En relación a los índices parasitológicos, 25 % se encontraban infectados con larvas de *Strongyloides sp.;* en 39 % de los monos se diagnosticaron huevos del mismo parasito y 1,6 % de ellos presentaron huevos de cestodos, de 64 muestras de materia fecal de *S. cay* (Saito *et al*. 1991).

### *Estado de conservación*

Es una especie relativamente común, aunque preferida en la cacería para consumo, en especial en pueblos indígenas (Hill & Padwe 2000). En el caso mencionado del pueblo Ache, en el Mbaracayú, *S. cay* comprendió una de las principales fuentes proteicas con 12,5 % del total de biomasa cosechada. Asimismo, se registró su uso común como mascotas. Según las observaciones personales realizadas durante este estudio, lo anterior desencadena un constante flujo de problemas entre estos primates y sus dueños, ya que se tornan bastante agresivos al llegar a la madurez sexual. Si bien no se cuenta con estudios locales, esto coincide con lo observado en otros capuchinos, como en el caso de la isla de Margarita (Ceballos-Mago & Chivers 2012).

El principal problema que afrontan estos monos, a pesar de su capacidad de adaptación y de presencia incluso en zonas urbanas, es la pérdida del hábitat boscoso. Hacia los años 1950, la extensión del bosque Atlántico en Paraguay se estimaba en más de 8 millones de km$^2$ (Di Bitetti *et al.* 2003). Hoy día, se cuenta con 1,7 millones de km$^2$ con un alto grado de fragmentación, donde más del 80 % comprenden fragmentos o parches menores a 100 ha de extensión (Cartes & Yanosky 2003). Aun así, se le puede encontrar en esos parches, e incluso menores. Esto conduce también a un conflicto con la producción agrícola, en especial el maíz, porque los productores persiguen a los *ka'i* por considerarlos dañinos. En un caso en particular, se tuvo la oportunidad de registrar una población residente en un remanente forestal de 200 ha, en el cual los capuchinos marrones se alimentaban masivamente del cogollo de palmito (*Euterpe edulis*). Estos capuchinos se encuentran en todas las áreas protegidas de la Región Oriental. En el taller nacional sobre especies amenazadas de mamíferos (Cartes *et al.* 2005), se catalogó como «preocupación menor».

## 5) Familia Pitheciidae

### ***Callicebus pallescens*** *(Thomas, [1907]) - Titi chaqueño*

El mono titi chaqueño es conocido en Paraguay como *ka'i ygáu* (de *Ka'i*: mono y *Ygáu*: musgo). También fue citado para el país anteriormente bajo las sinonimias de *C. moloch* (Stallings 1985) y *C. donacophillus* (Gamarra de Fox & Martin 1996). Los primeros registros fueron realizado por Thomas en 1907 (Jones & Anderson 1978), correspondientes al holotipo y el paratipo que están depositados en el Museo Británico (Napier 1976). La localidad tipo se describe como «30 millas al norte de Concepción», que correspondería al sur de Puerto Pinasco, en el Chaco húmedo (Elliot 1913).

### *Distribución*

En Paraguay, su distribución está restringida a la Región Occidental o Chaco (Figura 4), desde el norte lindando con Bolivia hasta aproximadamente 23° sur y desde el río Paraguay hasta el oeste 61°, coincidentemente a lo propuesto por Stallings (1989). Se asocia a las ecorregiones de Chaco seco, Chaco húmedo y Pantanal. Stallings (1985) estimó densidades poblaciones en varias áreas del Chaco: la zona de Agua Dulce, el área de mayor densidad con 6,2 grupos/km$^2$; el área de

Cerro León, con 5 grupos/km$^2$; y la Estancia San José en Palmar de las Islas, con 1 grupo/km$^2$. Más recientemente, Cartes (2015), reportó observaciones para la zona de transición entre Chaco seco y Pantanal, correspondiente a la finca Tobich. Las observaciones de individuos son relativamente frecuentes, incluyendo Estancia Laguna Rey 40 en el Departamento de Presidente Hayes (Brunson *et al.* 2007) que corresponde al Chaco húmedo, como también en la región norte incluyendo todo el trayecto de la Línea 1 hasta Bahía Negra y varias estancias (Guyra Paraguay 2003). La distribución es simpátrica con otras especies, en particular con el mono nocturno en su totalidad y con el aullador negro en la ribera del río Paraguay.

La principal amenaza es sin duda la acelerada deforestación del área chaqueña. Según Arévalos *et al.* (2015), durante el año 2014 se deforestó más de 1.278 ha por día en promedio, alcanzando un total de 466.892 ha de bosques transformados en pasturas. En menor proporción, la caza y el uso como mascota también se sugieren como amenazas. Stallings (1985) indicó que los indígenas de la parcialidad Lengua-Mascoy de la porción sur de su distribución los cazaban; sin embargo, parece ser que los grupos indígenas del Chaco paraguayo no suelen cazar monos con frecuencia. Neris *et al.* (2002) mencionaron que *Callicebus* puede ser vendido como mascotas debido a su docilidad y fácil adaptación al cautiverio.

### *Estado de conservación*

Durante el taller nacional de especies amenazadas de mamíferos (Cartes *et al.* 2005), se sugirió elevarla de la categoría «preocupación mínima» o Least Concern (LC) a «casi amenazado» o Near Threatened (NT), debido al rápido cambio del uso del suelo que ocurre en el Chaco. El titi chaqueño se encuentra en los parques nacionales Defensores del Chaco y Río Negro, así como en el Monumento Natural Chovoreca y en las reservas privadas Pantanal Paraguayo-Tres Gigantes y Fortín Patria. Sin embargo, en la parte sur de su distribución, en la zona del Chaco húmedo, no se cuenta con ningún área silvestre protegida, quedando poblaciones únicamente en establecimientos privados (Veiga *et al.* 2008).

## CONCLUSIONES

Las cinco especies de primates del Paraguay se encuentran en relativo buen estado de conservación. No obstante, las tendencias de pérdida y degradación del hábitat, la cacería para consumo y por último la caza comercial, representan las mayores amenazas a las mismas. Se estima que la cacería comercial puede ser mucho mayor de lo que aparenta, más aún atendiendo al paulatino aumento de densidad poblacional y de tránsito en la región chaqueña, así como a la fácil disponibilidad de transportes como la motocicleta (Thompson & Martí 2015). Consideramos que se requieren estudios orientados a tomar datos sobre cacería, ya que actualmente no se dispone de los mismos.

Una amenaza potencial la representan los brotes epidémicos de fiebre amarilla y otras virosis, relacionados a espacios silvestres con focos enzoóticos que a raíz del avance de la deforestación se genera un contacto más directo del ser humano con los factores de riesgo, dando lugar a las zoonosis conocidas también como enfermedades emergentes (Canese *et al* 2011; Gonzalez-Britez 2013). Se observó que esto es particularmente importante con las poblaciones de monos aulladores (*A. caraya*), similar a la situación documentada en Brasil y Argentina sobre mortandad por epizootias (Moreno *et al.* 2013, 2015).

Se considera muy necesario realizar un monitoreo de las poblaciones y fortalecer la vigilancia sanitaria, ya que las epizootias son cíclicas con intervalos regulares de aparición (Bottinelli *et al.* 2002). En el año 2014, se reportaron nuevamente casos de monos muertos por fiebre amarilla en Brasil, no así en Argentina o Paraguay (Agostini 2014).

Porter *et al.* (2013) indican que en la región chaqueña de Paraguay existen 11 áreas silvestres protegidas (menos del 10 % del total de la superficie chaqueña). A pesar de esto, las áreas protegidas carecen de un manejo adecuado, incluyendo patrullaje e incluso mensura judicial, dando como resultado una constante intrusión para cacería e incluso la pérdida de superficie para establecimientos ganaderos (Cartes 2013). Lo mismo sucede en el resto de la nación. En consecuencia, se puede concluir que, actualmente, ninguna de las especies está debidamente protegida en dichas áreas. Asimismo, en el Chaco húmedo, no se cuenta con ningún área silvestre protegi-

da, quedando únicamente en establecimientos privados (Veiga *et al.* 2008).

Si bien las especies en general son comunes, todos estos factores (excesiva cacería, comercio de fauna, destrucción y degradación del hábitat, áreas protegidas débiles y enfermedades emergentes) sumados a los cambios climáticos globales pueden generar condiciones muy adversas para estos primates. Es urgente que se pueda realizar estudios poblacionales, vigilancia sanitaria, modelación y análisis adecuado de todos los efectos para una mejor prevención y acción de conservación.

## AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer la colaboración de numerosas personas para la escritura y análisis de este capítulo, particularmente a Sofía Argüello por la edición de las fotos; Wynlyn Mc Bride, Pierronimo, Nathalia Aguilar y Hugo Cabral por cedernos sus fotos; Hugo del Castillo y, en especial, el Dr. Alberto Yanosky (director de Guyra Paraguay) por la información y acceso a la BDGP. También al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACYT) por su apoyo económico, a través del Programa de Incentivos a Investigadores (PRONII).

## BIBLIOGRAFÍA

ABC (2011) Analizan sanción por transporte inadecuado de animales silvestres. http://www.abc.com.py/edicion-impresa/economia/analizan-sancion-por-transporte-inadecuado-de---animales-silvestres-217813.html (Consultado el 15/VIII/2016).

Acosta N, Miret J, López E, Alcaraz P, Schinini A, Vera de Bilbao N & J Rodas (2009) Estudio sobre infección natural por *Trypanosoma cruzi* en primates del departamento de San Pedro, Paraguay. En: *Libro de resúmenes XIX Congreso de la Federación Latinoamericana de Parasitología (FLAP)*. Asunción, Paraguay. Pp. 282.

Agostini I (2014) Una nueva oleada de fiebre amarilla podría extinguir a los monos carayá rojo. Divulgación Científica. CONICET. www.conicet.gov.ar/una-nueva-oleada-de-fiebre-amarilla-podria-extinguir-a-los-monos-caraya-rojo/ (Consultado el 10-X-2015).

Arévalos F, Báez M, Ortiz E & A Yanosky (2015) Monitoreo del cambio del uso de la tierra en el Chaco Paraguayo. *Paraquaria Natural* 3(2):6-11.

Ávila I (2004) Morphological variation between two subspecies of *Cebus libidinosus* (Primates: Cebidae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay* 15(1-2):1-8.

Azara F de (1801) *Essais sur l'histoire naturelle des quadrupèdes de la Province du Paraguay*. Traduit par M L E Moreau-Saint Mery. Vol. 1 y 2. C. Pogens. Paris, France. 456 pp.

Bertoni A de W (1939) Catálogos sistemáticos de los vertebrados del Paraguay. *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay* 4(4):1-59.

BirdLife International (2015) Important bird areas factsheet: Kaa-Iya del Gran Chaco. http://www.birdlife.org (Consultado el 09-X-2015).

Bottinelli O, Paz V, Enria D, Sabattini M, Solís G & E Pedroni (2002) Infecciones por flavivirus y alphavirus en monos *Alouatta caraya* del Nordeste Argentino, año 2001. XXIII Sesión de comunicaciones científicas. Facultad de Ciencias Veterinarias. Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. 22 pp.

Brunson W, Velilla M & G Zuercher (2007) *Assessment of Infrastructure and Primate Status in Paraguay*. Reporte Interno. Programa de Conservación de Especies. Asociación Guyra Paraguay. Asunción, Paraguay. 31 pp.

Bryant J, Wang H, Cabezas C, Ramírez G, Watts D & K Russel (2003) Enzootic transmission of yellow fever virus in Peru. *Emerging Infectious Diseases* 9:923-33.

Burnham KP & D Anderson (2003). *Model Selection and Multi-model Inference. A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer. Fort Collins, USA. 488 pp.

Caldas MM, Goodin D, Sherwood S, Campos Krauer JM & SM Wisely (2013) Land-cover change in the Paraguayan Chaco: 2000 - 2011. *Journal of Land Use Science* 10:1-18.

Campos J, Benitez I & D Merrit Jr. (2004) On the ocurrence of the owl monkey (*Aotus azarae*) in Cerro León, Chaco, Paraguay. *Neotropical Primates* 12(2):55-56.

Canese A, Maciel J & R Oddone (2011) *Manual de diagnóstico y tratamiento de la leishmaniosis*. Ministerio de Salud Pública y Bienestar Social. Asunción, Paraguay. 72 pp.

Carlini AA, Povedano H, Glaz D & G Marateo (1999) *Estudio de la biodiversidad en pasturas. Vertebrados en pasturas desmontadas con diferentes métodos*. Estación Experimental Chaco Central. Cruce de los Pioneros, Paraguay. 59 pp.

Cartes JL (2003) Brief history of conservation of the Interior Atlantic Forest. En: Galindo-Leal C & I de Gusmão Câmara (eds.) *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats and Outlook*. Conservation International. Island Press. Washington, USA. Pp. 269-287.

Cartes JL (2004) Importancia de la conservación de los humedales para los mamíferos. En: Salas-Dueñas DA, Mereles F & A Yanosky (eds.) *Los humedales del Paraguay*. Comité Nacional de Humedales - Fondo Humedales para el Futuro (RAMSAR) - U.S. Fish and Wildlife Service (WWF/01/PAR/2) - Fundación Moisés Bertoni. Asunción, Paraguay. Pp. 141-157.

Cartes JL (2013) La urgencia de tomar medidas correctas al respecto del manejo de áreas protegidas. *Paraquaria Natural* 1(1):39-42.

Cartes JL (2015) Notas sobre poblaciones de Kaí Ygáu (*Callicebus pallescens* Thomas, 1907) en la Finca Tobich, Bahía Negra. *Paraquaria Natural* 3(1):6-11.

Cartes JL & A Yanosky (2003) Dynamics of biodiversity loss in the Paraguayan Atlantic forest: An introdution. En: Galindo-Leal C & I de Gusmão Câmara (eds.) *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats and*

*Outlook*. Conservation International. Island Press. Washington, USA. Pp. 267-268.

Cartes JL, Gómez E, Velilla M, Del Castillo H, Owen R, D'Elia G & C Lopéz-González (2005) *Taller nacional de mamíferos amenazados*. SEAM - Guyra Paraguay. Reporte no publicado presentado a la Secretaría del Ambiente. 17 pp.

Cartes JL, López de Kochalka NE, Morales C, Motte M & C Vitale (2010) Mortandad de fauna silvestre por atropellamiento en la Ruta 9 «Carlos A. López» (Transchaco). *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay* 15(2):191-202.

Clay RP, de Egea J & H del Castillo (2005) Ecorregiones de Paraguay. En: Guyra Paraguay (ed.) *Atlas de las aves de Paraguay*. Guyra Paraguay. Asunción, Paraguay. Pp. 6-9.

Clay R., Del Castillo H. & J. De Egea (2008) Paraguay: contexto eco-regionales, geográficos y socioeconómicos. En: Guyra Paraguay (Ed.) *Áreas de importancia para la conservación de las aves en Paraguay*. 1.ª edición. BirdLife International. Asunción, Paraguay. Pp: 32-44.

Ceballos-Mago N & D Chivers (2010) Local knowledge and perceptions of pet primates and wild margarita capuchins on Isla de Margarita and Isla de Coche in Venezuela. *Endangered Species Research* 13:63-72.

Di Bitetti MS, Placci G & LA Dietz (2003) *A Biodiversity Vision for the Upper Paraná Atlantic Forest Ecoregion: Designing a Biodiversity Conservation Landscape and Setting Priorities for Conservation Action*. WWF. Washington, USA. 104 pp.

Díaz L, Díaz M, Almiron W & M Contigiani (2007) Infection by UNA virus (Alphavirus; Togaviridae) and risk factor analysis in black howler monkeys (*Alouatta caraya*) from Paraguay and Argentina. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 101(10):1039-1041.

DPNVS (1998) *Informe nacional de áreas silvestres protegidas SINASIP*. DPNVS/SSRNMA/MAG. Asunción, Paraguay. 43 pp.

Elliot DG (1913) *A Review of the Primates*. American Museum of Natural History. Vol. 2. New York, USA. 317 pp.

Fernández-Duque E (2007) The Aotinae: Social monogamy in the only nocturnal haplorhines. En: Bearder S, Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC & M Panger (eds.) *Primates in Perspective*. Oxford University Press. Oxford, UK. Pp. 139-154.

Galindo-Leal C & I de Gusmão Câmara (2003) *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats and Outlook*. Conservation International. Island Press. Washington, USA. 488 pp.

Gamarra de Fox I & AJ Martin (1996) Mastozoología. En: Romero Martínez O (ed.) *Colecciones de flora y fauna del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*. MAG/SSERNMA/DPNVS/MNHNP. Asunción, Paraguay. Pp. 469–573.

Gatti C (1985) *Enciclopedia Guaraní - Castellano de ciencias naturales y conocimientos paraguayos*. Arte Nuevo Editores. Asunción, Paraguay. 329 pp.

Giordano A & WB Ballard (2010) Noteworthy record of a black howler monkey (*Alouatta caraya*) from the central dry Chaco of Paraguay. *Neotropical Primates* 17(2):74-75.

Gonzalez-Britez N (2013) Dinámica poblacional de triatominos (Hemiptera- Reduviidae) relacionados con la transmisión de *Trypanosoma cruzi* en Paraguay, con énfasis en Triatoma sordida. *Memorias del Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Salud* 11(2):105-11.

Gregorin R (2006) Taxonomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta*, Lacépède (Primates, Atelidae) Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23(1):64-144.

Gron KJ (2009) Las hojas informativas del primate: los monos capuchinos (*Cebus apella*) Taxonomía, morfología, y ecología. Primate Info Net. http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/spanish/tufted_capuchin (Consultado el 7-X-2015).

Guillera Arroita G, Lahoz Monfort JJ, Elith J, Gordon A, Kujala H, Lentini PE, McCarthy MA, Tingley R & BA Wintle (2015) Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography* 24(3):276-292.

Guyra Paraguay (2003) *Evaluación ecológica rápida del Parque Nacional Río Negro. Guyra Paraguay/Proyecto Paraguay Silvestre PAR98G33*. Secretaría del Ambiente/PNUD/GEF. Informe no publicado. Asunción, Paraguay. 232 pp.

Guyra Paraguay (2015) *Base de datos de vertebrados de Guyra Paraguay - BDGP*. Programa de Conservación de Especies. Asociación Guyra Paraguay. Base de datos informática, no publicada.

Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO & JRG Townshend (2013) High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342:850-853.

Hill K & J Padwe (2000) The sustainibility of Ache hunting in the Mbaracayu reserve, Paraguay. En: Robinson JG & EL Bennett (eds.) *Hunting for Sustainibility in Tropical Forests*. Columbia University Press. New York, USA. Pp. 79-105.

Huang C, Kim S, Songa K, Townshend JRG, Davis P, Altstatt A, Rodas O, Yanosky A, Clay R, Tucker CJ & J Musinsky (2009) Assessment of Paraguay's forest cover change using Landsat observations. *Global and Planetary Change* 67(1):1-12.

Humboldt A de (1812) *Recueil d'observations de zoologie et d'anatomie comparée, faites dans l'ocean Atlantique, dans l'intérieur du nouveau continent et dans la mer du sur pendant les annés 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803*. Paris, France. 368 pp.

Inchausti A & A Schinini (1991) Experimental infection of *Cebus apella* monkeys with *Trypanosoma cruzi*. Preliminary data on parasitemia. *Annual Reports del Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Salud* 1991:112-16.

Jones C & S Anderson (1978) *Callicebus molloch*. *Mammalian species* 112:1-5.

Josse C, Navarro G, Comer P, Evans R, Faber-Langendoen D, Fellows M, Kittel G, Menard S, Pyne M, Reid M, Schulz K, Snow K & J Teague (2003) *Ecological Systems of Latin America and the Caribbean: A Working Classification of Terrestrial Systems*. NatureServe. Arlington, USA. 47 pp.

Lahoz-Monfort JJ, Guillera Arroita G & BA Wintle (2014) Imperfect detection impacts the performance of species distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 23(4):504-515.

Lynch Alfaro JL, de Sousa J, Silva Jr E & AB Rylands (2012a) How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology* 74(4):273-286.

Lynch Alfaro JL, Boubli JP, Olson LE, Di Fiore A, Wilson B, Gutiérrez-Espeleta GA, Chiou KL, Schulte M, Neitzel S, Ross V, Schwochow D, Nguyen MTT, Farias I, Janson CH & ME Alfaro (2012b) Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography* 39(2):272-288.

Macedo AM & JL Cartes (2003) Socioeconomics drivers in the interior Atlantic forest. En: Galindo-Leal C & I de Gusmão Câmara (eds.) *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats and Outlook*. Conservation International. Island Press. Washington, USA. Pp. 310-324.

Mereles F (2005) Una aproximación al conocimiento de las formaciones vegetales del Chaco Boreal, Paraguay. *Rojasiana* 6(2):5-48.

Mereles F, Cartes JL, Clay RP, Cacciali P, Paradeda C, Rodas O & A Yanosky (2013) Análisis cualitativo para la definición de las ecorregiones de la región occidental. *Paraquaria Natural* 1(2):12-20.

Mereles MF, Collado LM, De Egea J & G Céspedes (2015) Aportes al conocimiento de la vegetación del norte del Chaco Boreal, Paraguay. *Paraquaria Natural* 3(1):23-30.

Moreno ES, Spinola R, Hatsumi Tengan C, Araujo Brasil R, Mascheratti Siciliano M, Moraes Coimbra TL, Silveira VR, Rocco IM, Bisordi I, Pereira de Souza R, Petrella S, Pereira LE, Maeda AY, da Silva FG, & A Suzuki (2013) Yellow fever epizootics in non-human primates, São Paulo state, Brazil, 2008-2009. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo* 55(1) http://dx.doi.org/10.1590/S0036-46652013000100008 (Consultado el 15/VIII/2016).

Moreno ES, Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS, Oklander LI, Kowalewski MM, Beldomenico PM, Goenaga S, Martínez M, Lestani E, Desbiez ALJ & P Miller (2015) Yellow fever impact on brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) in Argentina: a metamodelling approach based on population viability analysis and epidemiological dynamics. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 110(7):865-876.

Napier PH (1976) *Catalogue of Primates in the British Museum (Natural History). Part I: Families Callithricidae and Cebidae*. British Musem (Natural History). London, UK. XII + 124 pp.

Neris N, Colman F & H Kato (1999) Densidad poblacional del mono aullador (*Alouatta caraya*) en los departamentos Itapúa y Misiones. En: MAG-EBY-JICA *Proyecto conservación de la vida silvestre en el área de influencia de la represa Yacyreta. Informe final*. La Lechuza. Asunción, Paraguay. Pp. 175-182.

Neris N, Colmán F, Ovelar E, Sukigara N & N Ishii (2002) *Guía de mamíferos medianos y grandes del Paraguay. Distribución, tendencia poblacional y utilización*. SEAM-Agencia de Cooperación Internacional del Japón (JICA). Asunción, Paraguay. 165 pp.

Olson DM, Dinerstein E, Wikramanaya ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'amico JA, Toua II, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P & KR Kassem (2001) Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *BioScience* 51:933-938.

Parera A (2002) *Los mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica*. 1.ra Edición. Editorial El Ateneo. Buenos Aires, Argentina. 454 pp.

Peña-Chocarro M, De Egea J, Vera M, Maturo H & S Knapp (2006) *Guía de árboles y arbustos del Chaco húmedo*. The Natural History Museum - Guyra Paraguay - Fundación Moisés Bertoni - Fundación Hábitat y Desarrollo. Asunción, Paraguay. 291 pp.

Porter L, Chism J, Defler T, Marsh L, Martínez J, Matthews H, McBride W, Tirira D, Velilla M & R Wallace (2013) Pitheciid conservation in Ecuador, Colombia, Peru, Bolivia and Paraguay. En: Veiga L, Barnett AA, Ferrari SF & MA Norconk (2013) *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambrigde University Press. Cambridge, UK. 391 pp.

R Development Core Team (2010) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. https://cran.r-project.org/manuals.html (consultado el 23/XI/2016).

Redford KH & JF Eisenberg (1992) *Mammals of the Neotropics: The Southern Cone*. Vol. II. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 428 pp.

Roig C, Miret J, Rojas A, Guillén Y, Arias L, Mendoza L, Acosta ME, Meza T, Sosa L, Echagüe G, Müller VV, Vera de Bilbao N, Schinini A, Rodas JH & VH Aquino (2009) Estudio de fiebre amarilla en primates en áreas de brote de los departamentos de San Pedro y Central del Paraguay. *Memorias del Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Salud* 7(1):40-45.

Royle JA, Chandler RB, Yackulic C & JD Nichols (2012) Likelihood analysis of species occurrence probability from presence-only data for modelling species distributions. *Methods in Ecology and Evolution* 3(3):545-554.

Ruiz de Montoya A 1639. *Vocabulario y tesoro de la lengua Guaraní, o más bien Tupi. Parte segunda: Tesoro. Guaraní (o Tupi) - Español*. Reedición (1876). Viena - París. 401 pp.

Ruíz Díaz M, Velilla M, Gauto I, McBride W & P Cacciali (2012) Entrelazamiento caudal en *Aotus azarae* (Primates: Cebidae). En: *Libro resúmenes II Congreso Uruguayo de Zoología*. Montevideo, Uruguay. P. 221.

Ruíz García M, Castillo MI, Lichilín-Ortíz N & M Pinedo-Castro (2012) Molecular relationships and classification of sveral tufted capuchin lineages (*Cebus apella*, *Cebus xanthosternos* and *Cebus nigritus*, Cebidae), by means of mitochondrial cytochrome oxidase II gene sequences. *Folia Primatologica* 83:100-125.

Rumiz DI (1990) *Alouatta caraya*: population density and demography in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 21:279-294.

Saito S, Schinini A & O Fuyita (1991) Examination of intestinal parasitosis in *Cebus apella* monkeys by the MGL method.

*Annual Reports del Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Salud* 1991:117-119.

Schinini A, Rosner J & ME Ferreira (1991) Hemoculture in *Cebus apella* monkeys experimentally infected with *Trypanosoma cruzi* and treated with Spirogermanium. *Annual Reports del Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Salud* 1991:85-88.

SEAM (2003) *Estrategia nacional y plan de acción para la conservación de la biodiversidad (ENPAB)*. Informe final del proyecto GEF/UNDP PAR98G32. PNUD - SEAM. Asunción, Paraguay. 124 pp.

SEAM (2006) *Resolución 524/06 Por el cual se aprueba el listado de especies amenazadas de flora y fauna amenazada del Paraguay*. Secretaría del Ambiente. Asunción, Paraguay. 8 pp.

Stallings JR (1985) Distribution and status of primates in Paraguay. *Primate Conservation* 6:51-58.

Stallings JR (1989) Status y conservación de primates en Paraguay. En: Saavedra CJ, Mittermeier RA & IB Santos (eds.) *La primatología en Latinoamérica*. World Wildlife Fund. Washington, USA . Pp: 133-151.

Stallings JR & RA Mittermeier (1982) The black-tailed marmoset (*Callithrix argentata melanura*) recorded from Paraguay. *American Journal of Primatology* 4(2):159-163.

Thompson JJ & C Martínez Martí (2015) Patterns and determinants of jaguar (*Panthera onca*) occurence in habitat corridors at the southwestern extent of the species range. En: Martínez Martí C (ed.) *Cats, Cores and Corridors: A Survey to Assess the Status of Jaguars and their Habitat in the Southernmost Part of their Range*. Panthera. New York, USA. Pp. 26-40.

Varela N (2004) Consideraciones clínicas sobre fiebre amarilla en los primates neotropicales. *Boletín GEAS* 6(4):13-17.

Veiga LM, Wallace RB & M Velilla (2008) *Callicebus pallescens*. The IUCN Red List of Threatened Species. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T41549A10497842.en (Consultado el 17-X-2015).

Wallace RB, Painter RIE & AB Taber (1998) Primate density, habitat preference and population density estimates in Noel Kempff Mercado National Park, Santa Cruz Department, Bolivia. *American Journal of Primatology* 46:197-211.

# Impacto de factores antropogénicos en la abundancia de primates al norte de la Amazonía peruana

Pedro E. Pérez-Peña*[1,2], Pedro Mayor[2,3,4], María S. Riveros[2], Miguel Antúnez[6], Mark Bowler[5], Lourdes Ruck[7], Pablo E. Puertas[4] y Richard E. Bodmer[4,8]

[1]*Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP).*
[2]*Yavarí: Conservación y Uso Sostenible, Perú (YAVACUS).*
[3]*Universidad Autónoma de Barcelona, España (UAB).*
[4]*Fundación Latinoamericana para el Trópico Amazónico, Perú (FUNDAMAZONIA).*
[5]*San Diego Global Zoo, EE. UU.*
[6]*Instituto del Bien Común, Perú (IBC).*
[7]*Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado, Perú (SERNANP)*
[8]*Durrell Institute of Conservation and Ecology, University of Kent, Canterbury, ReinoUnido.*

*pedro.wildlife@gmail.com

**Resumen**

La región de Loreto tiene gran porcentaje de cobertura boscosa pero puede estar siendo desfaunada. De todos los animales, los primates pueden ser los más perjudicados. Con el objetivo de evaluar el impacto de las amenazas sobre la densidad de primates, se crearon 111 transectos desde el 2009 al 2013, recorriendo 8422,4 km en Loreto. Los datos fueron analizados con anchura fija (Burnham *et al.* 1980). Se consideraron como amenazas a la densidad y cercanía de asentamientos humanos, cacería, tala, accesibilidad y nivel de protección, categorizadas de 1 a 5 de acuerdo al nivel de impacto. Se mostró que hubo relación negativa entre la densidad de los primates grandes y medianos con las amenazas totales. Los primates grandes y medianos disminuyen sus densidades en localidades con alto grado de amenaza, de las cuales las más influyentes fueron la cacería, tala selectiva y cercanía de centros poblados. La estructura del bosque amazónico puede sufrir un efecto cascada debido a la ausencia de estos grandes dispersores.

**Abstract**

**Impact of anthropogenic factors on abundance of primates on the Northern Peruvian Amazon**

The Departament of Loreto has a large percentage of forest cover; however, it appears to be mostly defaunated. Of all the animals, primates are likely the most affected. In order to assess the impact of threats on the density of primates, 111 trails were opened and covered from 2009 to 2013, covering 8,422.4 km in Loreto. The collected information was analyzed with a fixed width (Burnham *et al.* 1980). Human settlements, hunting, logging, accessibility, and level of protection were considered threats to the density. These

**Palabras clave** Abundancia, amenazas, primates, Perú.
**Key words** Abundance, Primates, Peru, Threats.

Pérez-Peña PE, Mayor P, Riveros MS, Antúnez M, Bowler M, Ruck L, Puertas PE & RE Bodmer (2018) Impacto de factores antropogénicos en la abundancia de primates al norte de la Amazonía peruana. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 597-609.

factors were categorized from 1 to 5 according to the level of impact. Our results showed that there was negative relationship between the density of the medium and large primates and total threats. Medium and large primates reduced their densities in areas with high degree of threat, of which the most influential were hunting, selective logging, and proximity to human settlements. The structure of the Amazon forest may suffer a cascading effect due to the absence of great seed dispersers like primates.

## INTRODUCCIÓN

La región de Loreto, norte de la Amazonía peruana, tiene una superficie de 37.531.219 ha y se estima una deforestación de 2,38 % de su territorio (OSINFOR 2013), es decir, más del 97 % del territorio está con «vegetación intacta» pero con poblaciones reducidas de animales silvestres, fenómeno conocido como el «síndrome de bosque vacío» (Redford 1992). Esta defaunación se puede observar con mayor claridad en el orden de los primates, que es uno de los grupos más cazados en la región (Moya 2011; Mayor *et al*. 2015), y paralelamente es considerado un indicador fiable de la calidad del ecosistema, como por ejemplo las especies de *Ateles* (Aquino *et al*. 2012).

En la actualidad los ecosistemas amazónicos están siendo amenazados por las poblaciones humanas, debido a su elevado crecimiento demográfico y a las actividades antrópicas de alto impacto, provocando una reducción significativa del área de distribución y acelerando el proceso de extinción de especies grandes (Parks & Harcourt 2001; Harcourt & Parks 2003). La población humana amazónica se moviliza a través de hidrovías y carreteras que son los principales vectores de la deforestación (Dourojeanni 2013) y realiza actividades extractivas con el propósito de tener grandes ganancias económicas, como la tala selectiva, considerada como una de las más productivas, pero que puede estar causando grandes impactos negativos sobre el ecosistema por realizarse de forma precaria, con poca inversión, sin mano de obra especializada, sin planes funcionales de reforestación, y sin tener en cuenta la salud del ecosistema (Putz *et al*. 2000). Estas actividades antrópicas podrían estar ocasionando la disminución de poblaciones de muchas especies (Chapman *et al*. 2000; Fredericksen *et al.* 1999).

La cacería de animales de gran porte se realiza para satisfacer la escasez proteica de las comunidades ribereñas (Aquino *et al*. 2009; Mayor *et al.* 2015) o grandes ciudades, a través del comercio, y los primates forman parte de la carne de monte obtenida a través de la caza de subsistencia o comercial (Bodmer *et al.* 2004; Van Vliet *et al.* 2014). Se estima que mientras en 2007 llegaron a los mercados de Iquitos, la capital de la región Loreto, más de 300 individuos de *Lagothrix lagotricha poeppigii* para ser comercializados como carne de monte (Moya 2011); las comunidades mestizas de la cuenca baja del río Tapiche consumieron más de 350 primates durante un año (Souto *et al*. 2013). Usualmente esta extracción tiene lugar fuera de áreas protegidas en donde no existe una normativa y un control adecuado.

Lo expuesto anteriormente es información contextual que permite comprender cómo el factor antrópico puede acelerar la extirpación de primates en la Amazonía. Estas actividades extractivas están relacionadas principalmente a la densidad humana, la accesibilidad al mercado mediante ríos o carreteras, la accesibilidad al comercio y la débil implementación de las leyes existentes de fauna silvestre (Mittermeier & Richardson 2013).

Por tal motivo este trabajo tiene como objetivo conocer cuáles son los factores antrópicos que afectan a las poblaciones de primates en la Amazonía, y cuáles son las especies de primates que presentan mayor vulnerabilidad. Este estudio pretende relacionar la abundancia de primates con diferentes amenazas de origen antrópico en diferentes localizaciones en el norte de la Amazonía peruana. Esta información será muy importante para mejorar las estrategias de conservación de primates, e identificar las especies de primates que necesitan planes de manejo específicos a fin de evitar su extinción local.

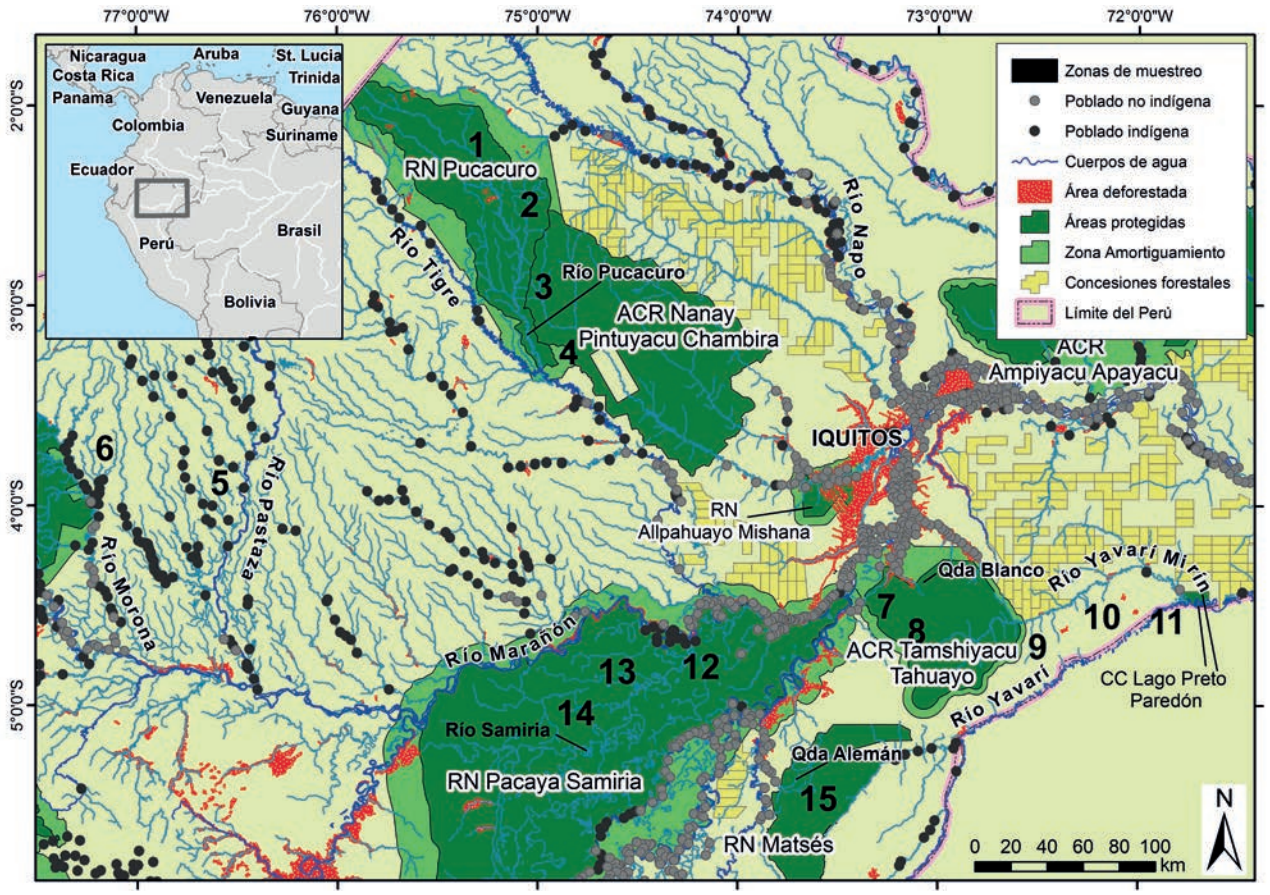


Figura 1. Área de estudio mostrando los 15 lugares de muestreo dentro y fuera de áreas protegidas y sus cercanías a centros poblados, concesiones forestales y áreas deforestadas en la región Loreto, norte de la Amazonía peruana.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio fue realizado en la región de Loreto, norte de la Amazonía peruana. Esta región presenta una gran variedad de hábitats: bosque de terrazas bajas, medias y altas, bosques de colina alta, media y baja, aguajales y bosques montañosos. Loreto tiene varias cuencas hidrográficas principales como la del río Amazonas, Marañón, Ucayali, Napo, Morona, Pastaza, Tigre, Nanay, Putumayo, Huallaga y Yavarí, las cuales son usadas como rutas de transporte. El clima es tropical cálido, húmedo y lluvioso, con una temperatura que oscila entre 25 y 31°C, y precipitaciones anuales mayores a 2000 mm, e incluso superiores a los 5000 mm. La época de vaciante es entre julio y noviembre, y la creciente entre diciembre y junio (Dourojeanni 2013).

Las 15 zonas de muestreo se ubicaron en diferentes localidades (Figura 1): Reserva Nacional Pucacuro (RNP, cuatro zonas de muestreo), cuenca del río Samiria en la Reserva Nacional Pacaya Samiria (RNPS, tres zonas de muestreo), ríos Morona y Pastaza (dos zonas de muestreo), quebrada Blanco afluente del río Tahuayo en la zona de amortiguamiento y al interior del Área de Conservación Regional Tamshiyacu Tahuayo (ACRCTT, dos zonas de muestreo), cuenca media del río Yavarí Mirín (dos zonas de muestreo), Concesión de Conservación Lago Preto Paredón en el río Yavarí (CCLPP, una zona de muestreo), y Reserva Nacional Matsés (RNM, una zona de muestreo).

### Factores antropogénicos

El factor humano considerado en este estudio fue categorizado en función de las siguientes variables: a) distancia mínima a centros poblados (km), calculada mediante ArcGIS 10.0 con la base de datos del IBC

Tabla 1. Valores y categorías de las amenazas, y tipos de hábitats dominantes de las zonas de muestreo en la región Loreto, norte de la Amazonía peruana. Leyenda: DIST CP: Distancia al centro poblado, DEHU: densidad humana, ACCES: accesibilidad, PROT: nivel de protección, TALA SEL: tala selectiva

| Nombre y Código de zona | DIST CP | | DEHU | | CAZA | | ACCES | PROT | TALA SEL | | Valor total | Hábitat dominante |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | km | valor | personas/ km$^2$ | valor | eventos/ mes | valor | valor | valor | años atrás | Valor | | |
| Cuenca alta del río Pucacuro (1) | 36 | 1 | 0,00 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | s/e. | 1 | 6 | Terraza alta y media |
| Cuenca media alta del río Pucacuro (2) | 36 | 1 | 0,00 | 1 | 16 | 3 | 1 | 2 | 6-10 | 3 | 11 | Terraza alta y media |
| Cuenca media baja del río Pucacuro (3) | 15 | 3 | 0,05 | 1 | 16 | 3 | 1 | 2 | 6-10 | 3 | 13 | Terraza alta y Colina baja |
| Cuenca baja del río Pucacuro (4) | 23 | 2 | 1,28 | 3 | 16 | 3 | 2 | 2 | 6-10 | 3 | 15 | Colina baja |
| Cuenca media del río Pastaza (5) | 0 | 5 | 0,64 | 2 | 45 | 5 | 3 | 3 | 6-10 | 4 | 22 | Terraza media |
| Cuenca media del río Morona (6) | 0 | 5 | 0,83 | 2 | 45 | 5 | 4 | 3 | 6-10 | 4 | 23 | Terraza media y baja |
| Cuenca baja de la Qda. Blanco (7) | 0 | 5 | 2,63 | 5 | 45 | 5 | 4 | 3 | 6-10 | 3 | 25 | Terraza alta |
| Cuenca alta de la Qda. Blanco (8) | 18 | 3 | 0,56 | 1 | 18 | 3 | 1 | 2 | 11-15 | 4 | 14 | Colina baja |
| Concesión forestal en Yavarí Mirín (9) | 39 | 1 | 0,00 | 1 | 15 | 3 | 2 | 5 | 0 | 5 | 17 | Colina baja |
| Cuenca media del Yavarí Mirín (10) | 12 | 3 | 0,00 | 1 | 10 | 3 | 2 | 2 | 1-5 | 1 | 12 | Colina baja y terraza baja |
| Concesión de Conservación Lago Preto (11) | 23 | 2 | 0,09 | 2 | 5 | 2 | 4 | 3 | 1-5 | 2 | 15 | Terraza alta |
| Cuenca baja del río Samiria (12) | 1,5 | 5 | 2,37 | 4 | 5 | 2 | 5 | 2 | 11-15 | 2 | 20 | Terraza baja |
| Cuenca media río Samiria (13) | 34 | 3 | 0,34 | 1 | 5 | 2 | 1 | 2 | 11-15 | 3 | 12 | Terraza baja |
| Cuenca alta del río Samiria (14) | 50 | 1 | 0,00 | 1 | 5 | 2 | 1 | 2 | 11-15 | 2 | 9 | Terraza baja |
| Cuenca media de la Qda. Alemán (15) | 4 | 5 | 0,69 | 2 | 10 | 3 | 1 | 3 | 1-5 | 3 | 17 | Terraza baja y alta |

(2013), b) densidad humana (personas/km$^2$ en cuadrantes de 50 x 50 km), calculada mediante información demográfica humana del Sistema de Información de Comunidades Nativas Amazónicas (SICNA) del IBC (2013), y del censo poblacional nacional del INEI (2008), c) presión de caza, analizada con base en los registros de caza o entrevistas a cazadores, d) accesibilidad al comercio, de acuerdo a la presencia de rutas comerciales, e) nivel de protección, estimado mediante entrevistas a funcionarios de áreas protegidas, conservacionistas y comuneros locales, se consideraron normativas formales e informales de las propias comunidades, y f) presión de tala selectiva, evaluada mediante entrevistas u observación directa.

Para cada variable se establecieron rangos de 1 al 5, valorando situaciones de menor a mayor impacto, respectivamente (Tabla 1). En cada categoría se establecieron rangos determinados para los indicadores de

cada variable. Para la distancia a centros poblados los rangos fueron: 30-50, 20-30, 10-20, 5-10 y 0-5 km (puntuación 1-5, respectivamente); para la densidad humana: <0,60, 0,61-1,20, 1,21-1,80, 1,81-2,40 y 2,41-3,00 pers/km$^2$(puntuación 1-5, respectivamente); para presión de caza: 0, 1-5, 6-20, 21-30 y >30 eventos de caza/mes (puntuación 1-5, respectivamente); para la accesibilidad al comercio: acceso estacional en botes pequeños, acceso solo en embarcaciones propias, acceso esporádico de botes comerciales (cada tres meses), acceso frecuente de bote comercial (cada mes), acceso de bote comercial (cada semana) (puntuación 1-5, respectivamente); para el nivel de protección: lugar bien protegido, normas respetadas, normas poco respetadas, sin normas o poco control y sin control (puntuación 1-5, respectivamente); y para la tala selectiva: sin o extracción de corta duración, extracción de hace más de una década, extracción entre 6-10 años, extracción hace 1-5 años y extracción actual (puntuación 1-5, respectivamente).

## Censos por transectos

Entre 2009 y 2013, se abrieron 111 transectos lineales dentro y fuera de áreas protegidas, recorriendo un total de 8400,4 km en una longitud total de transecto de 473 km. Los censos se realizaron utilizando el método *Distance* en transectos lineales (Buckland *et al*. 1993; 2010) y el método de anchura fija o transectos en banda (Burnham *et al*. 1980).

Se registró la distancia perpendicular del primer animal avistado del grupo a la línea del transecto. Los transectos comprendieron entre 3,5 y 5,5 km de longitud y fueron recorridos ida y vuelta entre las 7:00 y 15:30 horas, con una velocidad promedio de 1 km/45 min. Los datos fueron analizados con el software Distance 6.0 (Thomas *et al*. 2009). Todas las especies de primates fueron muestreadas usando los métodos mencionados, no obstante, debido a que muchas localidades no tuvieron suficientes avistamientos en todas las especies, para usar el método *Distance* se uniformizaron los análisis de densidad con el método de ancho fijo.

El método de transectos en banda o ancho fijo asume que todos los individuos pueden ser observados dentro una distancia predeterminada (ancho fijo) desde la línea central con una probabilidad de 100 % (Burnham *et al*. 1980). La fórmula es $D= n/2LW$, donde $D$ es la densidad (ind./km$^2$), $n$ es el número de individuos avistados dentro del ancho efectivo, $L$ es el recorrido total (km) y $w$ es al ancho fijo o efectivo (km). Se calculó la distancia de ancho fijo, distancia máxima a la que se considera que cada especie tiene el 100 % de probabilidad de ser avistado y contado apropiadamente, para cada especie de primate. Este valor se obtuvo del ancho de banda efectiva (ESW) calculada a través del método Distance, para lo cual se usó la información de los censos de los lugares con mayor número de transectos muestreados (>18), recorrido de muestreo (>1170 km) y con diferentes condiciones estacionales (creciente y vaciante); estas zonas fueron La RNP, la cuenca media alta del río Samiria de la RNPS y la cuenca media del río Yavarí Mirín. El ancho de banda efectiva para el grupo de primates varió entre 15 y 25 m: *Cacajao calvus ucayalii* (25 m), *Pithecia monachus* y *Pithecia aequatorialis* (23 m), *Lagothrix lagotricha poeppigii* (20 m), *Alouatta seniculus* (20 m), *Ateles chamek* (20 m), *Sapajus macrocephalus* (20 m), *Cebus unicolor* (20 m),*Saimiri macrodon* (20 m),*Callicebus cupreus* (15 m), *C. discolor* (15 m), *Saguinus mystax* (15 m) y *Leontocebus nigrifrons* (15 m). El ancho fijo considerado para *Ateles belzebuth* y *Saimiri boliviensis* fue el valor obtenido de sus congéneres, mientras que el ancho fijo considerado para *Callimico goeldii* y *Cebuella pygmaea* fue el de *Leontocebus*.

## Análisis de las relaciones entre densidad de poblaciones de primates y amenazas

La relación entre la densidad de primates y las amenazas en cada localización se realizó utilizando la matriz de correlación del Análisis de Componentes Principales (PCA). Previamente las densidades fueron transformadas a proporciones. Cuando el PCA explica >50 % de la variabilidad entre los dos primeros componentes, el modelo explica las relaciones entre muestras en un cuadro bidimensional e identifica las variables que mejor definen la similitud entre muestras (Henderson & Seaby 2008).

La relación entre la densidad poblacional de primates y los grados de amenaza fue determinada mediante el coeficiente de correlación de Spearman (rs), prueba estadística apropiada cuando una de las variables es discreta u ordinal (Dytham 2011). Se utilizó la corrección de Bonferroni para evitar falsos positivos. Todos los análisis estadísticos fueron realizados mediante el Programa Bioestat 5.0 (Ayres *et al*. 2007).

## RESULTADOS

### Amenazas antropogénicas

La Tabla 1 muestra la categorización de las variables de amenaza en los 15 lugares de muestreo. Aunque las categorías de mayor impacto fueron observadas tanto dentro como fuera de áreas protegidas, aquellas ubicadas en el interior de áreas protegidas y la cuenca media del río Yavarí Mirín tuvieron menor grado de amenaza. Las zonas con mayor grado de amenaza fueron la cuenca baja de la Quebrada Blanco (localizada en el área de amortiguamiento del ACRCTT), y la cuenca media de los ríos Morona y Pastaza (muy cercanas a centros poblados).

Entre las reservas nacionales muestreadas, aquellas ubicadas en las desembocaduras y cerca de las áreas de amortiguamiento tuvieron mayor grado de amenaza. En la RNP, el valor más elevado de amenaza fue 3 en las variable demografía, cacería y tala selectiva, y se observó en la áreas desembocadura del río Pucacuro. Esta es un área contigua al territorio indígenas kichwa, tradicionalmente cazadores, y en donde hubo tala selectiva antes de la creación del ANP en 2010. La cuenca alta de esta reserva es una de las zonas con menor grado de amenaza, debido a una alta estacionalidad hidrológica que impide el transporte durante la época de vaciante. Los otros lugares de esta cuenca se encuentran ubicados en áreas de manejo de animales de caza y aunque se prohíbe la caza de primates probablemente ésta es esporádica.

El área de amortiguamiento del ACRCTT tuvo el resultado más alto de amenaza de todas los lugares estudiadas debido a la corta distancia a centros poblados, y elevada densidad humana y presión de caza. Esta zona se ubica dentro de territorios comunales, y aunque tienen normas de manejo propias del ANP hacen cacería diariamente fuera de ésta. No hay embarcaciones comerciales en esta zona, pero hay un elevado flujo de embarcaciones motorizadas propias de los pobladores. La tala fue una actividad muy intensa antes de una década que menguó gracias a acuerdos comunales. Los lugares del interior de esta reserva tienen elevados valores de amenaza debido a tala selectiva y caza, y una normativa de control medianamente respetada.

En la CCLPP, en el límite con Brasil, la mayor amenaza es la cacería a pesar de no tener una elevada densidad humana; sin embargo, hay un débil grado de protección que permite el ingreso de intrusos al área.

En la RNPS las principales amenazas se encuentran cerca de la desembocadura del río debido a la presencia de comunidades humanas que cazan frecuentemente en una zona con alto tráfico de embarcaciones comerciales o turísticas. En el interior de la reserva, la caza es la principal amenaza debido a la presencia de cazadores furtivos provenientes de comunidades de los alrededores. Hay poco tránsito de embarcaciones y un mayor control de guardaparques. A diferencia de otros lugares, esta reserva está dominada por bosques inundables que permiten el ingreso de personas que realizan actividades ilegales durante la temporada de creciente.

La RNM se ubica cerca de comunidades humanas de baja densidad poblacional que hacen uso de los recursos reguladas por normas de manejo. Es poco accesible, especialmente durante la temporada de vaciante.

Entre las zonas fuera de áreas protegidas, las cuencas de los ríos Morona y Pastaza tienen mayor grado de amenaza debido a la cercanía a pueblos que cazan diariamente y han realizado actividades de tala selectiva como un medio de ingreso. La cuenca del Yavarí Mirín presenta valores tan bajos de amenaza como aquellos lugares ubicados en el interior de áreas protegidas. No obstante, en esta área hay carencia de normas de protección y una elevada tala selectiva debido a la presencia de concesiones forestales.

### Densidad de poblaciones de primates

El esfuerzo censal diurno de 8422,4 km en 15 lugares diferentes de la Amazonía norte de Perú dio como resultados el registro de 22 especies y 3,825 grupos de primates. Las especies más frecuentemente observadas fueron *Leontocebus (L. nigrifrons, L. illigeri, L. lagonotus)*, *Sapajus macrocephalus*, *Lagothrix lagotricha poeppigii* y *Alouatta seniculus,* que conformaron el 55,7 % del total de primates avistados. Las especies con menor número de avistamientos y que conformaron menos del 5 % del total de avistamientos fueron *Ateles chamek*, *Pithecia aequatorialis, Cacajao calvus ucayalii, Callicebus discolor, Cebuella pygmaea, Ateles belzebuth y Callimico goeldii*. No todas las especies estaban distribuidas en todas las zonas de muestreo, como *A. belzebuth,C. discolor, P. aequatorialis,C. calvus ucayalii y C. goeldii*.

Tabla 2. Densidad poblacional (ind./km$^2$) de las especies de primates en las zonas al norte de la Amazonía peruana, Las líneas indican que no es el lugar de distribución.

| Especies | RNP | | | | Pastaza | Morona | ACRCTT | | YavaríMirín | | CCLPP | RNPS | | | RNM |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
| *Alouatta seniculus* | 1,07 | 1,40 | 0,52 | 0,00 | 0,48 | 0,14 | 0,26 | 0,39 | 3,00 | 1,35 | 0,32 | 11,68 | 8,75 | 20,55 | 0,00 |
| *Ateles chamek* | — | — | — | — | — | — | 0,00 | 0,22 | 0,00 | 2,97 | 0,11 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| *Ateles belzebuth* | 6,04 | 0,15 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Lagothrix lagotricha poeppigii* | 55,39 | 26,16 | 19,08 | 18,92 | 0,00 | 0,00 | 0,67 | 3,70 | 16,92 | 28,77 | 18,62 | 2,20 | 2,65 | 10,57 | 3,47 |
| *Cacajao calvus* | — | — | — | — | — | — | 0,00 | 7,78 | 0,00 | 2,92 | 26,36 | — | — | — | — |
| *Cebus yuracus* | 5,10 | 4,07 | 0,52 | 1,46 | 2,25 | 0,54 | — | — | — | — | — | 3,59 | 2,11 | 2,00 | — |
| *Cebus unicolor* | — | — | — | — | — | — | 0,80 | 4,35 | 4,37 | 2,38 | 1,02 | — | — | — | 0,26 |
| *Sapajus macrocephalus* | 17,70 | 9,01 | 9,54 | 0,87 | 6,17 | 1,62 | 1,11 | 6,41 | 1,91 | 7,52 | 3,86 | 11,48 | 12,85 | 19,56 | 1,80 |
| *Pithecia aequatorialis* | 2,28 | 2,95 | 3,07 | 2,91 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Pithecia monachus* | — | — | — | — | 1,34 | 0,76 | 3,90 | 8,85 | 0,87 | 5,93 | 2,58 | — | — | — | 3,39 |
| *Pithecia isabela* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 3,43 | 2,15 | 2,93 | — |
| *Saimiri boliviensis peruviensis* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 57,18 | 50,08 | 54,47 | |
| *Saimiri macrodon* | 15,56 | 15,31 | 14,05 | 2,91 | 16,73 | 16,07 | 7,95 | 14,12 | 26,75 | 15,55 | 6,71 | — | — | — | 5,26 |
| *Callicebus cupreus* | — | — | — | — | — | — | 6,46 | 11,88 | 2,55 | 4,18 | 1,50 | — | — | — | 1,71 |
| *Callicebus discolor* | 2,86 | 2,26 | 1,57 | 0,78 | 0,57 | 0,19 | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Callimico goeldii* | 0,00 | 0,00 | 0,70 | 0,00 | — | — | — | — | — | — | — | 0,00 | — | — | — |
| *Cebuella pygmaea pygmaea* | 0,00 | 0,26 | 0,17 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | — | — | — | — | — | — | — | — | 0,00 |
| *Cebuella pygmaea niveiventris* | — | — | — | — | — | — | 0,65 | 0,06 | 0,00 | 0,19 | 0,50 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| *Leontocebus lagonotus* | 8,76 | 13,89 | 10,37 | 1,55 | 0,89 | 2,31 | — | — | — | — | — | | | | |
| *Leontocebus nigrifrons* | — | — | — | — | — | — | 9,07 | 30,07 | 10,55 | 11,66 | 14,10 | — | — | — | 8,21 |
| *Leontocebus illigeri* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 15,30 | 14,34 | 18,33 | — |
| *Saguinus mystax* | — | — | — | — | — | — | 20,44 | 17,10 | 3,28 | 10,76 | 21,83 | — | — | — | 11,81 |

En la Tabla 2 se observan las densidades de todas las especies de primates para cada zona de muestreo. *Lagothrix lagotricha poeppigii* fue la especie con mayor densidad en la RNP y la cuenca media del Yavarí, *Saimiri macrodon* en la cuenca media del Morona y Pastaza, y en la concesión forestal del Yavarí Mirín, *Saimiri boliviensis peruviensis* fue en la RNPS, *Saimiri mystax* en la RNM y fuera del ACRCTT, *Cacajao calvus* y *Saimiri mystax* en la CCLPP, *Leontocebus nigrofrons* fue dentro del ACRCTT (Tabla 2).

De acuerdo al Análisis de Componentes Principales, diferentes especies definieron espacialmente la similitud entre las zonas de muestreo, presentando un 55 % de variabilidad entre los dos primeros componentes principales. La densidad de primates grandes, como *Ateles* y *Lagothrix,* definió espacialmente la RNP y la cuenca media del Yavarí Mirín. *Cacajao calvus* definió la CCLPP. *Alouatta seniculus* y *Saimiri boliviensis peruviensis* definieron espacialmente la RNPS. *Leontocebus nigrifrons* definió la zona fuera del ACRCTT.

## Densidad poblacional *vs*. amenazas

Las amenazas estudiadas no afectaron homogéneamente a todas las especies, y se observaron diferencias en función del tamaño de la especie. La relación de la densidad de los primates grandes y medianos con las amenazas totales mostró una correlación negativa altamente significativa; no obstante, esta relación fue mayor y más significativa en el caso de primates grandes. La densidad poblacional de los primates pequeños no mostró correlación con las amenazas totales categorizadas en este estudio (Tabla 3). A nivel de especies grandes, sólo *Lagothrix* estuvo negativamente relacionado con todas las amenazas (rs=-0,767; P=0,0008) y en las especies medianas, solo *Sapajus macrocephalus* (rs=-7305, P=0,002). También se observó una correlación negativa en *Ateles* sp. (rs= -0,6224, P=0,0098) pero no fue significativa con la corrección de Bonferroni (P=0,0071).

Tabla 3. Relación entre densidad poblacional de primates en función del tamaño y las amenazas estudiadas. rs= coeficiente de correlación de Spearman. Corrección de Bonferroni = 0,0071

| | Grandes > 4 kg | | Medianos >1,5- 4 | | Pequeños <1,5 kg | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Amenazas | rs | P | rs | P | rs | P |
| Poblados | -0,8180 | 0,0002 | -0,4120 | 0,1270 | -0,1610 | 0,5660 |
| Densidad humana | -0,6190 | 0,0140 | -0,4540 | 0,0890 | -0,2230 | 0,4240 |
| Cacería | -0,6190 | 0,0140 | -0,6950 | 0,0040 | -0,4890 | 0,0640 |
| Accesibilidad | -0,4060 | 0,1330 | -0,2200 | 0,4310 | -0,0650 | 0,8190 |
| Protección | -0,5520 | 0,0330 | -0,4850 | 0,0670 | -0,1580 | 0,5730 |
| Tala selectiva | -0,6180 | 0,0140 | -0,5490 | 0,0050 | -0,2250 | 0,4200 |
| Total | -0,8100 | 0,0002 | -0,7000 | 0,0030 | -0,2300 | 0,4188 |

Corrección de Bonferroni = 0,0071

En el análisis de cada amenaza se observó que la accesibilidad no supone directamente una amenaza para las poblaciones de primates, ya que no presenta una correlación significativa con ninguno de los grupos. La cercanía a centros poblados puede influir en la población de primates grandes (rs=-0818; p=0,0002), mientras que la tala selectiva y la cacería son amenazas para las poblaciones de primates medianos (rs= -0,549, P=0,005 y rs=-0,619, P=0,004). La alta densidad humana (rs=-619, P=0,014), cacería (rs=-619, P=0, 014) y nivel de protección (rs=-0,552, P=0,033) parecieron influir en la densidad poblacional de primates grandes pero no fueron significativas con la corrección de Bonferroni (P=0,0071). Ninguna de las amenazas estudiadas se correlacionó significativamente con las poblaciones de primates pequeños (Tabla 3).Los primates grandes como el choro *L. l. poeppigii*, *Ateles* sp. y *C. calvus* son más frecuentes en lugares con un bajo grado de amenaza (resultado de amenazas totales de 6-13). Aunque *A. seniculus* es abundante en lugares con ligera amenaza, puede estar presente donde haya elevado grado de amenazas (resultado de amenazas totales de 9-22). Las demás especies de primates pueden ser muy representativas en lugares con moderado y alto grado de amenazas (resultado de amenazas totales de 9-22).

## DISCUSIÓN

La vulnerabilidad de los primates no humanos a la extinción local depende de la influencia del tipo de amenaza y la biología de la especie (Isaac & Cowlishaw 2004). En el norte de la Amazonía peruana las densidades poblacionales de primates de tamaño grande y mediano están relacionadas con el grado total de amenazas de los lugares de muestreo. Las amenazas que impactan más negativamente a estas poblaciones son la distancia al centro poblado más próximo, la cacería y la tala selectiva. Resultados similares fueron reportados por Freese *et al*. (1982) en el río Ampiyacu, Alto Nanay, Orosa, Itaya, Nina Rumi en la misma área biogeográfica. En la región de Loreto, con un valor aproximado del 97 % de cobertura vegetal (OSINFOR 2013), *L. l. poeppigii* es la especie de primate de tamaño grande más abundante y se observó en casi todas las zonas de estudio. No obstante, esta especie estaba ausente en la cuenca media del Morona y Pastaza, donde no existe normativa de protección y se practican actividades madereras y de caza intensa.

Las localidades donde aunque se practique la cacería tienen áreas extensas de no caza, presentan una alta probabilidad de recuperación, como la cuenca media del río Yavarí Mirín. Esta zona extensa y levemente impactada juega un rol importante para la recupera-

ción de las poblaciones de mamíferos en áreas aledañas donde existe una mayor presión de caza (Mayor *et al*. 2015). *A. belzebuth* estuvo ausente en el 60 % de las zonas muestreadas; este hecho parece estar muy relacionado con las amenazas estudiadas. Aquino *et al*. (2012) y Kolowski & Alonso (2012) afirmaron que la caza y la perturbación son factores negativos para esta especie ya que conllevan un estrés crónico que perjudica la supervivencia de la especie (Rimbach *et al*. 2013). Algunas ausencias al parecer no son debido a actividades antrópicas sino a causas naturales. El caso de la ausencia de *A. belzebuth* en dos zonas de la RNP (3 y 4) puede deberse a la presencia de bosques de suelos pobres en nutrientes localizados en la formación geológica Nauta, mientras que aquellos ubicados más al norte de la misma RNP (zona 1 y 2), donde sí existe la presencia de *A. belzebuth*, hay bosques con suelos muy ricos, de formación geológica Pebas (Higgins *et al*. 2011). Posiblemente este factor biogeográfico también está condicionando la presencia o ausencia de esta especie en el estudio. Palacios y Peres (2005), evaluaron poblaciones de primates al sudeste de la Amazonía colombiana, y sus resultados consideraron que el bosque de tierra firme, pobre en nutrientes y sin actividad de caza, tuvo baja densidad de primates como *Saimiri sciureus*, *Cacajao melanocephalus, Cebus albifrons, Alouata seniculus* y *Lagothrix lagotricha*. No es extraño notar que la fertilidad de los suelos, quizá influenciada por las formaciones geológicas, afecta la composición de vertebrados. Arbelaez *et al*. (2008) mencionaron que la formación Pebas tiene más riqueza y biomasa de peces que la formación Terciario Superior Amazónico, debido a una mayor concentración de Mg, Na, y oxígeno disuelto. Wallace (2008) analizó diferentes factores que pueden afectar el uso de hábitat y patrones de desplazamiento de *Ateles*, pero desconoció la influencia de las formaciones geológicas. Por tal razón, los estudios poblacionales por tipos de bosques y formaciones geológicas en la Amazonía son importantes para definir el área de distribución de algunas especies de primates.

Desde 2004, la tala selectiva en la Amazonía peruana ha aumentado considerablemente. Al norte de la Amazonía peruana se extrajo durante 2010 un total de 637.557 $m^3$ de madera rolliza y 107.957 $m^3$ de madera aserrada, y estas cifras continúan incrementando (Dourojeanni 2013). La tala selectiva es difícilmente observable mediante teledetección, de tal forma que áreas con fuerte extracción maderera pueden ser definidas como áreas con vegetación intacta después de analizar imágenes satelitales (Asner *et al*. 2005), con el impacto que podría suponer para las poblaciones de primates y otras especies silvestres. Adicionalmente, las actividades de tala selectiva conllevan el aumento de la cacería. En la cuenca media del Yavarí-Mirín, 15 campamentos madereros en una temporada extrajeron 227 individuos de primates, de estos, l10 individuos fueron de *L. l. poeppigii* y 83 de *Ateles chamek* (Mayor *et al*. 2015). Es decir, las actividades madereras impactan a las poblaciones de primates, a través de la modificación del hábitat y de la tasa de extracción debido a la caza. La extracción maderera y la caza en conjunto parecen estar generando impactos negativos, y sus efectos son más acusados si ambas amenazas ocurren simultáneamente (Michalski & Peres 2005). La extracción de árboles maderables se ha observado dentro y fuera de las concesiones forestales y está asociada a un sistema de habilitación de los pobladores locales y a actividades de caza que podrían conllevar sobrecaza, provocando la disminución de las poblaciones silvestres (Chapman *et al*. 2000), e impacto grave del ecosistema y de la cosmovisión socio-cultural local (Mayor & Bodmer 2009).

Los cazadores amazónicos prefieren cazar primates grandes, y *L. l. poeppigii* es una de las especies más consumidas por comunidades amazónicas (Bodmer 1994; Peres 2000; Gavin 2007; Chacón 2012; Mayor *et al*. 2015). En el Parque Nacional del Manu se observa una elevada extracción de *Ateles chamek* y *Lagothrix lagotricha* (Da Silva *et al*. 2005). En la RNPS, los primates más cazados fueron *A. seniculus*, *Sapajus macrocephalus, C. yuracus* y *L. l. poeppigii* (Aquino *et al*. 2001).

Nuestro análisis no evidenció alguna amenaza que afecta a los primates pequeños, aunque De la Torre *et al*. (2000) mostraron que una intensa actividad turística afecta el comportamiento social de *Cebuella pygmaea,* condicionando al uso de estratos más altos para evitar la presencia humana. De la Torre *et al*. (2009), determinaron que las principales amenazas para el leoncito *C. pygmaea* fueron la alteración de hábitat, tráfico humano, turismo y captura de ejemplares vivos. En un análisis regional, creen que el 75-85 % de los bosques que habita esta especie en el nororiente ecuatoriano están afectados por la tala y la agricultura. Nuestras densidades de esta especie en los diferentes lugares fueron bien bajas, quizá porque los transectos fueron perpendi-

culares a los ríos, por lo tanto abarcaron hábitats inundables y no inundables, y es muy conocido que *C. pygmaea* parece tener altas densidades solo a lo largo de la orillas de ríos (Soini 1982). En este mismo sentido, *Callimico goeldii* fue también una de las especies con densidades sin relación a alguna amenaza. La compilación de estudios en todo Perú, halló que *C. goeldii* es encontrado en tan solo un 10,9 % de los sitios estudiados (Watsa *et al*. 2012), es decir es muy raro. Se cree que tiene alta densidad en hábitats con gran densidad de bambú (Porter 2006), se desconocen los motivos de sus ausencias en la Amazonía peruana.

Las otras especies de primates pequeños como los *Leontocebus*, *Samiri* y *Callicebus* son muy abundantes porque no están restringidas a bordes de cuerpos de agua o a hábitats con bambús. Aquino *et al*. (2014) estudiaron primates en la zona de influencia de la carretera Iquitos - Nauta, y determinaron que los primates pequeños como *Saimiri macrodon* y *Leontocebus lagonotus* tuvieron mayor densidad en bosques residuales asociados con bosque secundario. Heymann & Buchanan-Smith (2000), al estudiar grupos mixtos de primates pequeños, sugirieron que *Leontocebus fuscicollis* (antes *Saguinus fuscicollis*) aumentó su densidad poblacional en sitios donde forma grupos mixtos con otro pichico, en especial con *Saguinus mystax* y *Saguinus labiatus*. Las densidades de *Leontocebus fuscicollis* estuvieron entre 24,5 y 24 ind/km$^2$ cuando estaban asociados y tuvieron alrededor de 12,6 ind/km$^2$ cuando no estaban. Asumen que las asociaciones beneficiaron a *L. fuscicollis* y que esta especie se perjudicó cuando la densidad de algunos de sus congéneres declinó, como de *S. mistax*. Estas razones hicieron que las amenazas planteadas en el estudio no estuvieran relacionados con la abundancia de los primates pequeños solo con los primates grandes y medianos.

Dos de las amenazas, la densidad humana y cercanía a los poblados suponen peligro para las poblaciones de primates. No obstante, estos factores humanos impactan a las poblaciones de primates cuando las comunidades existentes carecen de líderes y normativas que regulen el manejo de sus recursos, no existe un alto nivel de cooperación entre ellas, y tienen debilidad para identificar necesidades comunes y propias soluciones a sus problemas comunitarios (Vollan & Ostrom 2010). Estas comunidades tienden a esperar que las soluciones o decisiones vengan externamente (Ostrom 2009) de instituciones o agencias ambientales o del gobierno, pero en algunas ocasiones las políticas gubernamentales pueden acelerar la destrucción de ecosistemas particulares, como el caso de monocultivos de palma aceitera (Dammert 2013) o concesiones forestales irresponsablemente ejecutadas (Dourojeanni 2013).

La cacería parece ser finalmente la amenaza principal de primates grandes y medianos, dentro o fuera de áreas protegidas y puede ser auto-regulada o manejada por los mismos pobladores locales (SERNANP 2014, Pérez-Peña *et al*. 2016), pero este manejo debe enfatizar la limitación de cazar especies vulnerables como primates y el tapir *Tapirus terrestris* (Bodmer *et al*. 1997). También se puede ayudar a mitigar la sobrecaza y conservar el ecosistema en general, implementando otras estrategias como los programas de manejo pesquero, teniendo siempre en consideración a los expertos locales y sus propias soluciones (Castello *et al*. 2011) y a la crianza en cautiverio de animales silvestres como el sajino *Pecari tajacu* (Mayor *et al*. 2007; Nogueira & Nogueira-Filho 2011). No obstante, estas estrategias requieren de planificación, recursos humanos y económicos del gobierno local y nacional o de agencias ambientales, así como apoyo político para crear normas o leyes mejor adaptadas al contexto socio-cultural de la región y que estimulen el uso sostenible de los recursos naturales. La información de este estudio es fundamental para identificar y orientar esfuerzos hacia la principal amenaza y así disminuir el impacto del factor humano sobre las poblaciones de primates y evitar el consecuente efecto cascada en los ecosistemas amazónicos.

## CONCLUSIONES

Los primates grandes son los más afectados por las amenazas, aunque también los de tamaño medio. Los pequeños no están siendo impactados. Al final, la principal amenaza es la caza, solo que indirectamente está condicionada por la tala selectiva, la cercanía a comunidades y quizá por la densidad humana y el nivel de protección. Todos estos factores están condicionando la mayor o menor presión de caza.

Estos resultados muestran que la región Loreto, con baja tasa de deforestación pero con altos niveles de

cacería y tala selectiva, puede perder dentro de poco a sus primates más grandes, seguidos por los medianos, lo cual nos puede indicar que las próximas generaciones humanas quizá no conozcan a estos primates en su estado silvestre. Agravando más el escenario, el bosque sufriría un efecto cascada debido a la ausencia de estos grandes dispersores de semillas que mantienen la estructura del bosque (Swamy *et al.* 2013).

Futuras investigaciones deben de orientarse a definir la distribución de las especies de primates, evaluar otras amenazas antrópicas como la captura ilegal de animales vivos, y también evaluar factores naturales que influencian en la abundancia de primates.

## AGRADECIMIENTOS

El trabajo fue posible gracias al financiamiento de SERNANP, YAVACUS, WCS-Perú, FUNDAMAZONIA, ECCODASA, San Diego Global Zoo y la Universidad Autónoma de Barcelona. Nuestros más sinceros agradecimiento a todos los pobladores locales que ayudaron a realizar los censos, a los pobladores Yaguas de la comunidad de Nueva Esperanza en el Yavarí Mirín, a los amigos Cocamas Cocamillas de San Martín de Tipishca y Bolívar en la RNPS, a los expertos de San Pedro y Diamante del área de amortiguamiento del ACRCTT, a los Wampis de Caballito y Shapras de Puerto Pijuayal en el río Morona, a los Kandozis de Kuranda y Pijuayal en el río Pastaza. Un enorme reconocimiento a los Guardaparques de la Reserva Nacional Pucacuro y Matsés. Un agradecimiento final a los cazadores Kichwas del río Tigre y Shapras del Morona, nuestra motivación e inspiración, quienes nos enseñaron muchos secretos del bosque y compartieron sus preocupaciones de subsistencia en este mundo.

## BIBLIOGRAFÍA

Aquino R, Bodmer RE & G Gil (2001) *Mamíferos de la cuenca del río Samiria: ecología poblacional y sustentabilidad de la caza*. Junglevagt for Amazonas, AIF-WWF/DK - WCS. Lima, Perú.116 pp.

Aquino R, Terrones W, Navarro R, Terrones C & F Cornejo (2009) Caza y estado de conservación de primates en la cuenca del río Itaya, Loreto, Perú. *Revista Peruana de Biología* 15(2):33-39.

Aquino R, Cornejo F, Pezo E & EW Heymann (2012)Distribution and abundance of white-fronted spider monkeys, *Ateles belzebuth* (Atelidae), and threats to their survival in Peruvian Amazonia. *Folia Primatologica* 84:1-10.

Aquino R, Charpentier E & G García (2014) Diversidad y abundancia de primates en hábitats delárea de influencia de la carretera Iquitos–Nauta, Amazonía Peruana. *Ciencia amazónica* 4:3-12.

Arbeláez F, Duivenvoorden JF & JA Maldonado-Ocampo (2008). Geological differentiation explains diversity and composition of fish communities in upland streams in the southern Amazon of Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 24(05): 505-515.

Asner GP, Knapp D, Broadbent EN, Oliveira PJC, Keller M&JN Silva (2005) Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310:480-482.

Ayres M, Ayres MJr, Lima-Ayres D & A Dos Santos (2007) *Bioestat. Aplicacoes estatisticas nas áreas das ciencias biomedicas*. Brasil. 364 pp.

Bodmer RE, Pezo Lozano E & T Fang (2004) Economic Analysis of Wildlife Usein the Peruvian Amazon. En: K Silvius, RE Bodmer& JMV Fragoso (eds.) *People in Nature. Wildlife conservation in South and Central America*. Columbia University Press. New York, EE. UU. Pp. 191-207.

Bodmer RE, Eisenberg JF & K Redford (1997) Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology* 11(2):460-466.

Bodmer R (1994) Managing wildlife with local communities: The case of the Reserva Comunal Tamshiyacu-Tahuayo. En: Western D, Wright M & S Strum (eds.) *Natural Connections: Perspectives on Community Based Management*. Island Press, Washington, D.C., EE. UU. Pp. 113-134.

Buckland ST, Anderson D, Burnham K & J Laake (1993) *Distance Sampling: Estimating the Abundance of Biological Populations*. Chapman & Hall, London, UK. 440 pp.

Buckland ST, Plumptre AJ, Thomas L & EA Rexstad (2010) Design and Analysis of line Transect surveys for primates. *International Journal of Primatology* 31:833-847.

Burnham K, Anderson D& J Laake (1980) Estimation of Density from Line Transect Sampling of Biological Populations. *Wildlife Monographs* 72:3-202.

Castello L, Viana JP&M Pinedo-Vásquez (2011) Participatory Conservation and Local Knowledge in the Amazon Várzea: The Pirarucu Management Scheme in Mamirauá M. En: Pinedo-Vásquez M, Ruffino ML, Padoch C & ES Brondizio (eds.) *The Amazon Várzea: The Decade Past and the Decade Ahead*. Springer. New York, EE. UU. Pp. 261-275.

Chacón RJ (2012) Conservation or Resource Maximization? Analyzing Subsistence Hunting Among the Achuar (Shiwiar) of Ecuador. En: Chacón RJ & RG Mendoza (eds). *The Ethics of Anthropology and Amerindian Research: Reporting on Environmental Degradation and Warfare*. Springer. New York, EE. UU. Pp. 311-360.

Chapman CA, Balcomb SR, Gillespe TR, Skorupa JP & T Struhsaker (2000) Long-term effects of logging on African Primate communities: a 28-year comparison from Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology* 14(1):207-217.

Da Silva MNF, Shepard Jr G & DW Yu (2005) Conservation Implications of Primate hunting Practices Among the Matsigenka of Manu National Park. *Neotropical Primates* 13(2):31-36.

De la Torre S, Yépez P & CT Snowdon (2009) Conservation Status of Pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*) in Ecuador. En: Ford S, Porter L & L Davis (eds.) *The Smallest Anthropoids*. Springer. New York, EE. UU. Pp. 451-464.

De la Torre S, Snowdon CT & M Bejarano (2000) Effects of human activities on wild pygmy marmosets in Ecuadorian Amazonia. *Biological Conservation* 94(2):153-163.

Dammert JL (2013) Expansión de palma aceitera en la Amazonía: en las puertas del escándalo. *La Revista Agraria* 153:4-5.

Dourojeanni M (2013) *Loreto Sostenible al 2021*. Derecho, Ambiente y Recursos Naturales. Lima, Perú. 354 pp.

Dytham C (2011) *Choosing and using Statistics. A biologist´s guide*. 3ed. Wiley-Blackwell. UK. 298 pp.

Fredericksen NJ, Fredericksen TS, Flores B & D Rumiz (1999) Uso de claros de corta de diferente tamaño, por la fauna silvestre en un bosque seco tropical. BOLFOR, USAID/Bolivia, Conservation International, Wildlife Conservation Society. *Reporte no publicado*.

Freese CH, Heltne PG, Castro N & G Whitesides (1982) Patterns and determinants of monkeys densities in Peru and Bolivia, with notes on distribution. *International Journal of Pirmatology* 3(1):53-90.

Gavin MC (2007) Foraging in the fallows: Hunting patterns across a successional continuum in the Peruvian Amazon. *Biological Conservation* 134:64-72.

Harcourt AH & SA Parks (2003) Threatened primates experience high human densities: adding an index of threat to the IUCN Red List criteria. *Biological Conservation* 109:137-149

Henderson P & RM Seaby (2008) *A practical handbook for multivariate methods*. Pisces Conservation. UK. 224 pp.

Heymann EW & HM BUCHANAN-SMITH (2000) The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. *Biological Reviews* 75(2): 169-190.

IBC (2013) Sistema de Información sobre Comunidades Nativas de la Amazonía peruana. http://www.ibcperu.org. (Consultado el 15/XII/2013)

INEI (2008) II Censo de Comunidades Indígenas de la Amazonía Peruana 2007. Dirección Nacional de Estadísticas Regionales y Locales. Lima, Perú. 688 pp.

Isaac NJB & G Cowlishaw (2004) How species respond to multiple extinction threats. *Proceedings of the Royal Society B* 271:1135-1141.

Kolowski JM & A Alonso (2012) Primate abundance in an unhunted region of the northern Peruvian Amazon and the influence of seismic oil exploration. *International Journal of Primatology* 33:958-971.

Mayor P & R Bodmer (2009) *Pueblos indígenas de la Amazonía peruana*. Editorial CETA. Iquitos, Perú. 339 pp.

Mayor P, Santos D & M López-Béjar (2007) *Sostenibilidad en la Amazonía y Cría de Animales Silvestres*. Editorial CETA. Iquitos, Perú. 262 pp.

Mayor P, Pérez-Peña P, Bowler M, Puertas PE, Kirkland M & RE Bodmer (2015) Effects of selective logging on large mammal populations in a remote indigenous territory in the northern Peruvian Amazon. *Ecology and Society*. 20(4):36.

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

Mittermeier R & M Richardson (2013) Primates Populations, Conservation of. *Encyclopedia of Biodiversity* 6:250-260.

Moya KE (2011)*Monitoreo de la comercialización de carne de monte en los mercados de Iquitos y estrategias para su conservación*. Tesis para título de Biólogo. Universidad Nacional de la Amazonia Peruana. Iquitos, Perú. 73 pp.

Nogueira SSC & SLG Nogueira-Filho (2011) Wildlife farming: an alternative to unsustainable hunting and deforestation in Neotropical forests? *Biodiversity Conservation* 20:1385-1397.

OSINFOR (2013) *Evaluación de áreas deforestadas y humedales en los departamentos de Loreto, Ucayali y Madre de Dios al año 2011*. Solvima Graf. Lima, Perú. 118 pp.

Ostrom E (2009) A general framework for analyzing sustainability of social-ecological systems. *Science 325*:419-422.

Parks SA & AH Harcourt (2001) Reserve size, local human density, and mammalian extinctions in U.S. Protected areas. *Conservation Biology* 16(3):800-808.

Peres C (2000) Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian Forest. *Conservation Biology* 14(1):240-253.

Pérez-Peña PE, Gonzales-Tanchiva C & M Trigoso (2016) Evaluación del plan de manejo de animales de caza en la Reserva Nacional Pucacuro. *Folia Amazónica* 25(1):1-16

Porter LM (2006) Distribution and density of *Callimico goeldii* in the department of Pando, Bolivia. *American Journal of Primatology* 68(3): 235-243.

Putz F, Dykstra DP & R Heinrich (2000) Why poor logging practices persist in the tropics. *Conservation Biology* 14(4):951-956.

Redford K (1992) The empty forest. *BioScience* 42(6):412-422.

Rimbach, R, Link A, Heistermann M, Gómez-Pozada C, Galvis N & E Heymann (2013) Effects of logging, hunting, and forest fragment size on physiological stress levels of two sympatric Ateline primates in Colombia. *Conservation Physiology* 1:1-11

SERNANP (2014) *Plan de manejo de animales de caza en la Reserva Nacional Pucacuro. Realizado por cazadores kichwas de la comunidad 28 de julio, Alfonso Ugarte y Asociación de Cazadores de Intuto*. Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado. Lima. 38 pp.

Soini P (1982) Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, Cebuella pygmaea. *Folia Primatologica* 39(1-2): 1-21.

Souto T, Nuñez C, Linares-Palomino R, Deichman JL & A Alonso (2013) Uso de Recursos Naturales en la cuenca baja del río Tapiche. En: Linares-Palomino R, Deichman JL & A Alonso (eds.) *Biodiversidad y uso de recursos naturales en la cuenca baja del río Tapiche*. Documento Técnico N° 31. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Pp. 78- 114.

Swamy V, Terborgh JW, Alvarez Loayza P, Cornejo-Valverde F, Latorre Farfán JP, Vela Apaza CI, & JJ Chillihuani Coronado (2013) El impacto de desfaunación sobre la regeneración del bosque en la cuenca del río Madre de Dios: resultados preliminares de un estudio de largo plazo. En: Groenendijk J, Tovar A & W Wust (eds). Reporte Manu 2013: Pasión por la Investigación en la Amazonía Peruana. San Diego Zoo Global Perú y SERNANP. Pp. 138-153

Thomas L, Laake JL, Rexstad E, Strindberg S, Marques FFC, Buckland ST, Borchers DL, Anderson DR, Burnham KP, Burt ML, Hedley SL, Pollard JH, Bishop JRB & TA Marques (2009) *Distance 6.0. Release «2»*. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK.

Van Vliet N, Quiceno-Mesa MP, Cruz-Antia D, Neves de Aquino LJ, Moreno J & R Nasi (2014) The uncovered volumes of bush meat commercialized in the Amazonian trifrontier between Colombia, Peru & Brazil. *Ethnobiology and Conservation* 3:1-11

Vollan B & E Ostrom (2010) Cooperation and the commons. *Science* 330:923-924.

Wallace RB (2008) Factors influencing spider monkey habitat use and ranging patterns. En: Cambpell CJ (ed.) *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. Cambridge University Press. New York, USA. Pp. 138-154.

Watsa M, Erkenswick GA, Rehg JA & RL Pitman (2012) Distribution and new sightings of Goeldi's Monkey (*Callimico goeldii*) in amazonian Perú. *International Journal of Primatology* 33(6): 1477-1502.

# Ecología alimenticia y dispersión de semillas de *Lagothrix lagothricha tschudii* en el Parque Nacional Yanachaga Chemillén, Perú

Vanessa Luna-Celino*[1,2] y Pablo R. Stevenson[3]

[1]*Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica, Cusco, Perú.*

[2]*Jardín Botánico de Missouri, Oxapampa, Perú.*

[3]*Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia.*

*vlunacelino@gmail.com

**Resumen**

Los monos choro, chorongos o churucos corresponden a una especie altamente frugívora que ingiere las semillas de la mayoría de especies de frutos que consume. Estudios previos realizados con las subespecies que habitan en Colombia, han sugerido un papel importante de estos monos como dispersores de semillas, pero hasta esta investigación no se había abordado su rol en otros lugares de su distribución. Durante 236 horas se realizaron seguimientos a un grupo de monos en el Parque Nacional Yanachaga Chemillén, para evaluar patrón de comportamiento, dieta y uso de hábitat. Además, se recolectaron 204 muestras fecales para la evaluación del rango del tamaño de las semillas dispersadas, la distancia de dispersión y el tiempo de retención en tracto digestivo. Se reafirma la importancia de los monos del género *Lagothrix* como dispersores de semillas, por alejarlas de sus parentales y por la cantidad y diversidad de especies de semillas de amplio rango de tamaño que diseminan. Esta investigación muestra un patrón consistente de eficiente dispersión de semillas por monos *Lagothrix*. Discutimos algunas variaciones en la sombra de semillas que estarían relacionadas al tamaño del grupo, productividad de los bosques y uso de hábitat.

**Abstract**

**Feeding ecology and seed dispersal by *Lagothrix lagothricha tschudii* at Yanachaga Chemillen National Park, Peru.**

Woolly monkeys are highly frugivorous primates that ingest seeds of most fruit species they consume. Previous studies in Colombia have shown that they play relevant roles as seed dispersers; however, this is the first quantitative study assessing their seed dispersal role in a different country. We tracked a group of woolly monkeys at Yanachaga Chemillen National Park during 236 hours, and we gathered data on activity pattern, diet and habitat use. In addition, 204 depositions were collected to determine seed size range, dispersal distance, and gut retention time. Our results supported the effective role of *Lagothrix* monkeys as seed dispersers, because they take away the seeds from their parental plant, ingest and disperse a large amount of seeds belonging to a high diversity of plant species (including a wide range of seed sizes). This research shows a consistent pattern of efficient seed dispersal in woolly monkeys. We discuss some seed shadow's variations in relation to group size, forest productivity and habitat use.

**Palabras clave**
Frugivoría, mono choro, reserva de biosfera, sombra de semillas

**Key words**
Biosphere reserve, frugivory, seed shadow, woolly monkeys

Luna-Celino V & P Stevenson (2018) Ecología alimenticia y dispersión de semillas de *Lagothrix lagothricha tschudii* en el Parque Nacional Yanachaga Chemillén, Perú. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2*. Tomo II Costa Rica-Venezuela. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 611-623.

## INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas consiste en el traslado de los individuos desde su lugar de origen hasta otros lugares, de tal forma que aumente la posibilidad de llegar a sitios aptos para el establecimiento y así contribuir al éxito reproductivo, que en el caso de las plantas depende casi exclusivamente de la diseminación de semillas (Howe & Estabrook 1977; Howe & Smallwood 1982; Willson & Traveset 2000). En los bosques tropicales, en promedio, el 70-75 % de las plantas produce frutos que atraen a los vertebrados frugívoros –aves, murciélagos, primates u otros– que dispersan sus semillas (Howe & Estrabrook 1977; Correa *et al*. 2015). Los primates, en particular, poseen características que los hacen únicos como dispersores de semillas como, por ejemplo, tener la capacidad de manipular los frutos con destreza y poseer una especial inteligencia espacial para ubicar los parches de alimentación (Janson 1983, 1998). En especial, los monos atélidos, los primates neotropicales de gran tamaño, pueden consumir frutos de una gama amplia de especies vegetales (Andresen 1999; Stevenson 2000; Andresen 2002; Link & Di Fiore 2006), incluso aquellas que contienen semillas grandes que otros pocos vertebrados frugívoros pueden dispersar (Julliot 1996; Chapman & Russo 2007; Lobova *et al*. 2009).

En monos atélidos, la dispersión eficiente de semillas ha sido documentada para varias especies y todas coinciden en que la calidad de la misma incluye el alejamiento substancial de las semillas desde la planta parental (alrededor de 150 a 450 m) y las semillas que pasan por el tracto digestivo quedan en su mayoría aptas para germinar (Estrada & Coates-Estrada 1984; Julliot 1996; Stevenson 2000; Dew 2001; Russo 2003a; Link & Di Fiore 2006). Por otro lado, estos primates dispersan las semillas de casi todas las especies de frutos que consumen y en general son muchas las diseminadas por estos primates (Chapman 1989; Stevenson 2007). Por esta razón se enfatiza que tanto en términos de calidad y cantidad de semillas, son eficientes dispersores (Schupp 1993; Schupp *et al*. 2010).

Con respecto a la ecología alimenticia de los monos del género *Lagothrix*, se tiene información proveniente de estudios realizados en varios sitios a lo largo de su distribución espacial (Colombia: Stevenson *et al*. 1994; Defler & Defler 1996; Ecuador: Di Fiore 2004; Perú: Soini 1995a,b; y Brasil: Peres 1994, 1996), mientras que sobre su rol como dispersor de semillas se tienen referencias más limitadas de trabajos realizados solo en Colombia (Yumoto *et al*. 1999; Stevenson 2000; González & Stevenson 2014; Ramírez *et al*. 2014). De tal forma que es importante realizar estudios que aporten información para entender el rol en la dispersión de semillas por parte de estos atélidos en otros lugares de su distribución, dada las diferencias en productividad y diversidad de los bosques, así como posibles diferencias comportamentales entre las poblaciones de monos *Lagothrix*.

Este estudio tiene como objetivo describir la frugivoría, el uso de hábitat y la dispersión de semillas de un grupo de siete individuos de *Lagothrix lagothricha* en el Parque Nacional Yanachaga Chemillén (PNYCh). Además, profundiza en describir el patrón de dispersión de semillas en términos del tamaño de las semillas diseminadas, las distancias de dispersión y tiempo de retención en tracto digestivo; al igual que en la variación estacional de estos parámetros.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Esta investigación se realizó en la Pampa Pescado (Lat. S 10°35'-10°10'; Long. O 75°10'-75°45'), situada a 5 km de la Estación Biológica Paujil, en el extremo oriental del PNYCh, departamento de Pasco, Perú (Figura 1). El área de estudio comprende una extensión de 300 ha situadas entre los 400 a 600 m s. n. m., con una topografía predominantemente ondulada. Según el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge, el área de estudio se encuentra en el bosque húmedo tropical (bh–T) con temperaturas medias anuales entre 23 ºC a 25 ºC y precipitaciones anuales un tanto superiores a los 3000 mm (datos de la estación meteorológica más cercana para la misma zona de vida en Puerto Bermúdez). Existe una variación marcada en la precipitación mensual que distingue dos estaciones: la seca, desde mayo a octubre, y la lluviosa, desde noviembre a abril.

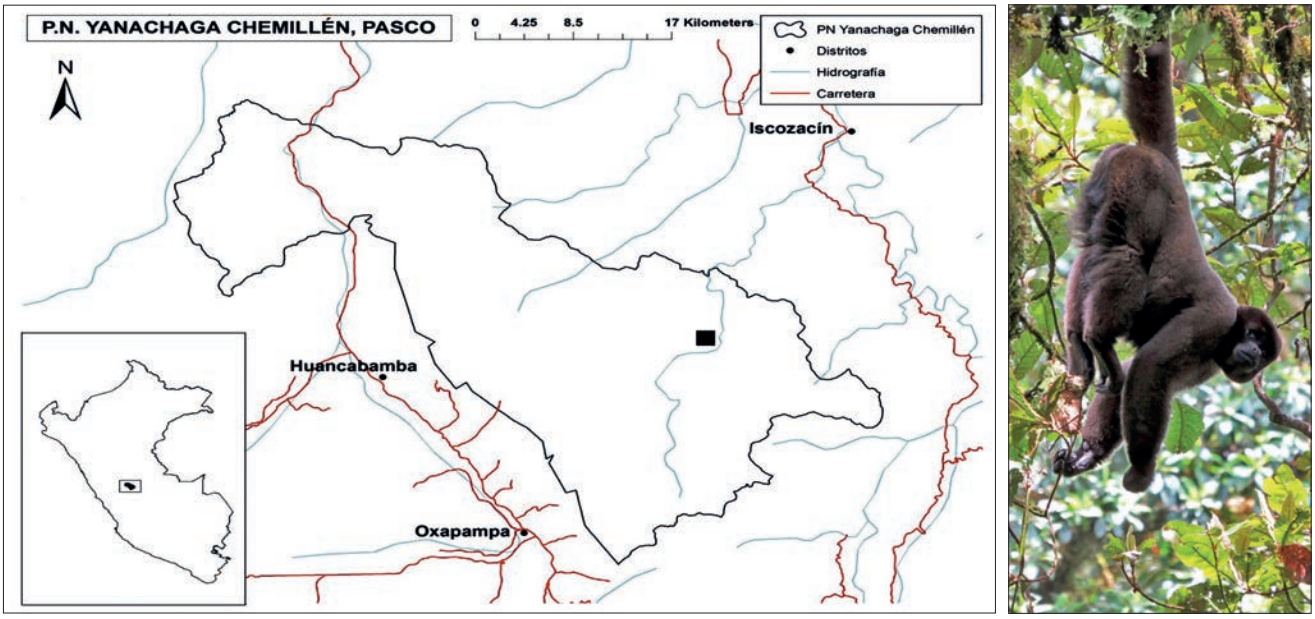


Figura 1. Área de Estudio: Parque Nacional Yanachaga Chemillén. Mono choro gris *Lagothrix lagothricha tschudii.*

Esta división será tomada en cuenta en adelante para las comparaciones estacionales.

Se identificaron, con la ayuda del botánico Rodolfo Vásquez, director del Jardín Botánico de Missouri (JBM, sede Perú), cuatro tipos de bosque dentro del área domiciliaria del grupo de monos: a) bosque secundario, producto de la agricultura de roce y quema, que se dio en parte de lo que ahora es el sitio de estudio a finales de los años sesenta (Inrena 2005); b) bosque primario, con árboles de 20-30 m de alto y dosel continuo con árboles emergentes de hasta 40 m; c) bosque de galería, según Malleux (1982), localizado en colinas y terrazas con fuerte erosión y cercanas a quebradas grandes, dando como resultado un dosel discontinuo y numerosos árboles caídos; y d) claros de bosque, zonas donde el efecto de los vientos ha sido bastante fuerte como para dejar áreas de dosel abierto de más de 0,1 ha.

En el área, la comunidad de primates está conformada por tres especies: *Lagothrix lagothricha, Leontocebus leucogenys* y *Cebus albifrons*, donde la primera conforma el grueso de la biomasa, por su tamaño y abundancia (observación personal).

## Protocolo de campo

Se realizaron observaciones de dieta y movimientos diarios en un grupo habituado de siete individuos: tres machos adultos, dos hembras adultas, una hembra juvenil y una cría. Entre 40 a 60 horas de observación mensual se hicieron a lo largo de nueve meses, desde abril a noviembre de 2012. Por efecto de las fuertes lluvias entre los meses de diciembre a febrero, este periodo no pudo ser adecuadamente muestreado y no se incluyen análisis para estos meses. Las observaciones estuvieron distribuidas en diferentes horas del día, desde las 7:00 hasta las 17:00 horas. En general, los individuos fueron fácilmente reconocidos entre sí por el sexo, tamaño, color de pelaje, entre otros.

## Frugivoría

Se utilizó una combinación del método focal de evaluación de comportamiento con registros instantáneos cada 10 minutos (Altmann 1974), lo cual ha sido previamente utilizado en estudios con primates del género *Lagothrix* (Stevenson *et al.* 1994). El individuo focal cada día se determinó por el primer individuo visto, aunque se buscaba tener un esfuerzo equitativo entre diferentes tipos de individuo (hembra adulta, macho adulto, hembra con cría, juvenil). En total se completaron 1414 registros de actividad durante toda la evaluación, a lo largo de 236 horas de observación. Se categorizaron las diferentes actividades de comportamiento (alimentación, reposo, movimiento e interacciones sociales) y, cuando se alimentaron, también se registraron los ítems consumidos (frutos, hojas, presas animales y

flores). Cuando el individuo estuvo comiendo frutos se registró la hora, especie, hábito de crecimiento de la planta y coordenadas geográficas. Se realizaron recolectas botánicas de los ítems consumidos, los cuales fueron identificados con ayuda del herbario OXA del JBM y del botánico Rodolfo Vásquez. Con respecto al consumo, en un parche de alimentación se midieron el tiempo de ronda de alimentación (TRA) y el número de individuos por registro de consumo (IRC), basados en la definición de Di Fiore (2004) y que se utilizaron en este trabajo con algunas modificaciones. El TRA fue el número de registros de consumo consecutivos multiplicados por 10 (intervalo entre registros). El TRA fue hallado para cada especie de fruto consumido, a partir de 196 rondas de alimentación. Vale mencionar que este valor sobrestima el tiempo real de la visita a un parche de alimentación, pues en el transcurso de los 10 minutos que forman el intervalo entre registros los monos pudieron dejar de consumir del parche e incluso consumir de otro. Sin embargo, es la forma más directa y fácil de registrar el TRA, dado que no se cuantificó el momento exacto de la entrada al lugar de alimentación, ni el de salida. El número de IRC equivale a la cantidad de individuos, incluyendo al individuo focal, que se alimentaron simultáneamente de un parche de alimentación en particular. Se determinó el IRC promedio para cada ítem alimenticio y para cada especie de fruto consumido, a partir de 321 registros de consumo.

Se determinó la frecuencia de consumo de cada especie, género y familia de fruto consumido (número de eventos de consumo de esa especie, género o familia sobre el total de especies, géneros o familias, respectivamente), así como del hábito (árbol, epífita, hemiepífita, liana o palma) de cada especie. Los porcentajes totales se obtuvieron a partir del promedio de los porcentajes mensuales.

## Preferencia de hábitat

Cada 30 minutos se registró la posición (con GPS) y el tipo de bosque en el que se encontraba el grupo, lo que totalizó 510 registros. Los datos fueron obtenidos a partir del individuo focal; sin embargo, debido al alto grado de cohesión entre individuos (observación personal), pueden ser considerados para todo el grupo. Para el análisis de la disponibilidad de hábitat (DH) se aplicó la metodología usada por Pozo & Youlatos (2005) a un bosque de tierra firme de 300 ha –que incluye el área domiciliaria del grupo–, donde se recorrieron 3 transectos paralelos de 1 kilómetro, cada uno separados 500 m entre sí. Dentro de dichos recorridos, se tomaron datos cada 10 m del tipo de bosque (detalles en área de estudio), para totalizar 279 puntos que indican la disponibilidad de hábitat. A partir del tipo de bosque usado (uso de hábitat) por los monos y la DH, se realizó el análisis de la preferencia mensual y total de los diferentes tipos de bosque disponibles usando el índice de preferencia (IP = uso de hábitat/ disponibilidad de hábitat).

## Dispersión de semillas

En lo posible, todas las deposiciones de los individuos focales, de cualquier sexo o clase de edad, que cayeron al suelo fueron recogidas. Una muestra fecal estuvo constituida por una o varias deposiciones ocurridas dentro de tres minutos. Se recolectó la mayor cantidad de muestras en la medida de lo posible. La hora de cada deposición fue registrada. Cada muestra fecal fue lavada de manera independiente y las semillas retenidas en un tamiz de 0,5 mm, para luego ser secadas y guardadas en sobres para su posterior identificación (Stevenson 2000). Además, se obtuvo el largo promedio de la semilla de cada especie. Un total de 204 muestras fecales fueron recolectadas, 114 corresponden a la estación lluviosa y 90 a la seca. El tamaño de semilla promedio de cada deposición se obtuvo a partir de la media del largo de las semillas de cada especie encontrada. Estos datos se analizaron de manera independiente para cada estación (lluviosa *vs.* seca).

Para determinar la distancia de dispersión de semillas (DD) y los tiempos de retención de semillas (TR), los monos focales se siguieron, cuidadosamente, el mayor tiempo posible para registrar información, desde la ingesta de los frutos hasta la deposición de las semillas. Las semillas defecadas de un individuo parental (el parche de alimentación) se usaron como marcadores para estimar la distancia de dispersión. Para obtener la validez del dato, fue necesario seguir cuidadosamente al mismo animal por un prolongado periodo de tiempo (un par de días consecutivos) y seguir una serie de consideraciones (Stevenson 2000; Link & Di Fiore 2006): 1) La observación del individuo focal fue continua en toda la muestra focal, es decir, todas sus rondas de alimentación se registraron. 2) El individuo focal consumió de un parche de una especie en particular solo una vez durante la muestra focal o antes de que las semillas fuesen de-

fecadas. 3) Las semillas de esa especie fueron defecadas por primera vez en esa muestra focal cinco o más horas después del inicio de las observaciones. Dadas estas restricciones se evita la posibilidad de asignar erróneamente la localización de una planta parental. Fue posible calcular DD y TR en solo 34 casos.

## RESULTADOS

### Frugivoría

La alimentación fue la actividad realizada con mayor frecuencia (43 % de los registros), seguido de reposo (34 %), movimiento (21 %) e interacciones sociales (1 %). El 83 % de la dieta del grupo consistió en frutos, un 14 % de hojas y solo un 2 % de flores, no hubo registro de consumo de presas animales. En junio el consumo de frutos fue menor (54 %) en comparación con el resto de meses evaluados.

Se consumieron a lo largo de todo el periodo de evaluación, por lo menos 104 especies de frutos, de las cuales 34 especies se registraron únicamente a partir de la evaluación de las muestras fecales (es decir, especies de frutos no vistos de ser consumidos). De las restantes, 70 especies se registraron en los muestreos de comportamiento y se usaron en los análisis de caracterización de la frugivoría (Tabla 1).

Solamente tres de esas especies se consumieron en la forma de frutos inmaduros, probablemente por sus semi-

Tabla 1.Lista de especies de plantas consumidas (frutos) y dispersadas por *Lagothrix lagothricha tschudii* en el Parque Nacional Yanachaga Chemillén, Perú.

| Familia | Especie | Hábito | Tipo registro | Parte consumida | N° sem. por fruto | Consumo del fruto | | Dispersión de semillas | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | (%) frec. Consumo | Estado Ítem | N° de sem. dispers. | % m. fecales | largo (mm) | ancho (mm) | Tratam. semilla |
| Acanthaceae | *Mendocia* sp. | L | MF | ? | 1 | | FM | 3 | 0,5 % | 16 | 8 | Dispersión |
| Anacardiaceae | *Tapirira retusa* | A | OD | mesocarpo | 1 | 0,4 % | FM | 42 | 7,8 % | 15 | 12 | Dispersión |
| Annonaceae | *Guatteria* sp. | ? | MF | ? | 1 | 0,0 % | FM | 5 | 2,0 % | 13,5 | 6,5 | Dispersión |
| Apocynaceae | *Couma macrocarpa* | A | OD | mesocarpo | ≈ 10 | 1,8 % | FM | 6 | 2,9 % | 13,5 | 8 | Dispersión |
| | *Lacmellea arborescens* | A | OD | mesocarpo | 1 a 2 | 0,4 % | FM | 6 | 2,5 % | 7,5 | 6 | Dispersión |
| Araceae | *Philodrendon* sp. | E | OD | fruto entero | 4 | 0,7 % | FM | 25 | 0,5 % | 3 | 1,5 | Dispersión |
| Araliaceae | *Schefflera neoheterophylla* | H | OD | fruto entero | 5 | 2,5 % | FM | 63 | 6,4 % | 3 | 1,5 | Dispersión |
| Arecaceae | *Iriartea deltoidea* | P | OD | fruto entero | 1 | 0,7 % | FM | - | - | - | - | Escupida |
| | *Oenocarpus bataua* | P | ODO | fruto entero | 1 | - | FM | - | - | - | - | No visto |
| Boraginaceae | *Cordia ucayaliensis* | A | OD | mesocarpo | 1 | 0,4 % | FM | 12 | 2,5 % | 10,5 | 6,5 | Dispersión |
| Burseraceae | *Protium crassipetalum* | A | OD | mesocarpo | 1 | 0,4 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| Celastraceae | *Celastraceae* sp. | L | OD | mesocarpo | ≈ 10 | 1,8 % | FM | 19 | 2,9 % | 17 | 11,5 | Dispersión |
| Chrysobalanaceae | *Couepiaobo vata* | A | OD | mesocarpo | 1 | 0,4 % | FM | 2 | 1,0 % | 24 | 14 | Dispersión |
| | *Hirtella* sp. | A | MF | ? | 1 | | FM | 2 | 0,5 % | 17 | 7,5 | Dispersión |
| Clusiaceae | *Symphonia* sp. | ? | MF | arilo | ? | | FM | 1 | 0,5 % | 16 | 12 | Dispersión |
| Combretaceae | *Buchenavia grandis* | A | ODO | mesocarpo | 1 | - | FM | 4 | 0,5 % | 21 | 12,5 | Dispersión |
| Cucurbitaceae | *Cayaponia* sp. | A | OD | mesocarpo | 2 | 0,4 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| Cyclanthaceae | *Asplundia* sp. | E | OD | mesocarpo | muchas | 0,4 % | FM | 25 | 0,5 % | 1,5 | 0,7 | Dispersión |
| Elaeocarpaceae | *Sloanea* sp. | A | ODO | mesocarpo | 1 | - | FM | - | - | - | - | No visto |
| Ericaceae | *Satyria panurensis* | E | OD | fruto entero | muchas | 2,2 % | FM | 275 | 5,4 % | 1 | 0,7 | Dispersión |
| Euphorbiaceae | *Glycydendron amazonicum* | A | ODO | fruto entero | 1 | - | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Hevea guianensis* | A | OD | sem. verdes | 3 a 6 | 0,4 % | FV | - | - | - | - | Depredación |

Tabla 1. (Continuación).

| Familia | Especie | Hábito | Tipo registro | Parte consumida | N° sem. por fruto | Consumo del fruto | | Dispersión de semillas | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | (%) frec. Consumo | Estado Ítem | N° de sem. dispers. | % m. fecales | largo (mm) | ancho (mm) | Tratam. semilla |
| Fabaceae | *Enterolobium schomburgkii* | A | OD | Mesocarpo | 7 a 8 | 15,8 % | FM | 200 | 19,6 % | 8 | 4,5 | Dispersión |
| | *Hymenaea oblongifolia* | A | MF | ? | ? | | FM | 13 | 1,5 % | 19,5 | 14 | Dispersión |
| | *Inga alba* | A | OD | mesocarpo | ≈ 10 | 3,6 % | FM | 5 | 2,5 % | 12 | 6,5 | Dispersión |
| | *Inga capitata* | A | OD | mesocarpo | ≈ 10 | 0,7 % | FM | 4 | 1,5 % | 15 | 7,5 | Dispersión |
| | *Inga leiocalycina* | A | OD | mesocarpo | ≈ 10 | 1,1 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Inga oerstediana* | A | OD | mesocarpo | ≈ 10 | 0,4 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Inga thibaudiana* | A | OD | mesocarpo | ≈ 10 | 0,4 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Macrolobium gracile* | A | OD | sem. verdes | 1 a 2 | 0,4 % | FV | - | - | - | - | No visto |
| | *Parkia* sp. | A | MF | mesocarpo | ? | | FM | 4 | 1,0 % | 18 | 9,5 | Dispersión |
| Juglandaceae | *Juglans* sp. | T | MF | ? | ? | | FM | 8 | 1,0 % | 10 | 10 | Dispersión |
| Lauraceae | *Endlicheria ruforamula* | A | OD | sem. verdes | 1 | 1,1 % | FV | - | - | 11 | 11 | Depredación |
| | *Ocotea* sp. | | MF | fruto entero | 1 a 2 | | FM | 2 | 0,5 % | 9,5 | 9,5 | Dispersión |
| | *Rhodostemon odaphnekunthiana* | A | OD | fruto entero | 1 | 0,7 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| Lecythidaceae | *Eschweilera laevicarpa* | A | OD | mesocarpo | 1 | 0,7 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| Linaceae | *Roucheria columbiana* | A | OD | mesocarpo | 1 | 2,9 % | FM | 144 | 13,2 % | 10,5 | 6,5 | Dispersión |
| Loganiaceae | *Strychnos darienensis* | L | OD | mesocarpo | 1 a 3 | 2,2 % | FM | 2 | 1,0 % | 15 | 10 | Dispersión |
| | *Strychnos panurensis* | L | OD | mesocarpo | 1 | 1,4 % | FM | 53 | 6,4 % | 15 | 10 | Dispersión |
| | *Strychnos peckii* | L | OD | mesocarpo | ≈ 10 | 0,4 % | FM | 208 | 26,5 % | 20 | 15,5 | Dispersión |
| | *Strychnos poeppigii* | L | OD | mesocarpo | ≈ 10 | 2,5 % | FM | 3 | 1,0 % | 20 | 18 | Dispersión |
| | *Strychnos rondeletioides* | L | OD | mesocarpo | 1 a 3 | 0,7 % | FM | 31 | 4,9 % | 14,5 | 12 | Dispersión |
| Malpighiaceae | *Byrsonima arthropoda* | A | ODO | mesocarpo | 1 | - | FM | 227 | 8,3 % | 5 | 6 | Dispersión |
| | *Byrsonima poeppigiana* | A | MF | mesocarpo | 1 | | FM | 13 | 1,5 % | 8 | 8 | Dispersión |
| Melastomataceae | *Miconia* sp. | ? | MF | fruto entero | muchas | | FM | 375 | 7,4 % | 1 | 0,9 | Dispersión |
| | *Mouriri myrtifolia* | A | OD | fruto entero | 1 | 2,2 % | FM | 1 | 0,5 % | 11 | 8 | Dispersión |
| Menispermaceae | *Telitoxicum minutiflorum* | A | OD | mesocarpo | 1 | 1,1 % | FM | 30 | 7,4 % | 20,5 | 12,5 | Dispersión |
| | *Telitoxicum* sp. | A | OD | mesocarpo | 1 | 0,4 % | FM | | | | | Dispersión |
| | *Batocarpus orinocensis* | A | OD | fruto entero | ≈ 20 | 1,4 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Brosimum lactescens* | A | OD | fruto entero | 1 a 3 | 0,4 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Brosimum parinarioides* | A | ODO | fruto entero | 1 a 2 | | FM | - | - | - | - | No visto |
| Moraceae | *Ficus americana* subsp. 1 | H | OD | fruto entero | muchas | 6,1 % | FM | 800 a 1000 | 5,4 % | 1,2 | 1,1 | Dispersión |
| | *Ficus americana* subsp. 2 | H | OD | fruto entero | muchas | 0,4 % | FM | | | 0,9 | 0,7 | Dispersión |
| | *Ficus crocata* | H | OD | fruto entero | muchas | 0,4 % | FM | | 20,6 % | 1,2 | 1,1 | Dispersión |
| | *Ficus krukovii* | H | OD | fruto entero | muchas | 4,0 % | FM | | 6,0 % | 1,1 | 0,9 | Dispersión |
| | *Ficus* sp. | ? | MF | fruto entero | muchas | 0,0 % | FM | | | 2,5 | 1,5 | Dispersión |
| | *Naucleopsis krukovii* | A | ODO | mesocarpo | No visto | - | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Perebea angustifolia* | A | OD | mesocarpo | 3 | 0,4 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| Myristicaceae | *Iryanthera juruensis* | A | OD | arilo | 1 | 1,4 % | FM | 2 | 1,0 % | 31 | 22,5 | Dispersión |
| | *Osteophloeum platyspermum* | A | OD | arilo | 1 | 1,8 % | FM | 110 | 21,6 % | 23,5 | 15 | Dispersión |
| | *Virola duckei* | A | OD | arilo | 1 | 0,7 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Virola pavonis* | A | OD | arilo | 1 | 2,5 % | FM | 25 | 6,4 % | 25 | 14 | Dispersión |
| | *Virola sebifera* | A | ODO | arilo | 1 | - | FM | 15 | 3,4 % | 12,5 | 9,5 | Dispersión |

Tabla 1. (Continuación).

| Familia | Especie | Hábito | Tipo registro | Parte consumida | N° sem. por fruto | Consumo del fruto | | Dispersión de semillas | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | (%) frec. Consumo | Estado Ítem | N° de sem. dispers. | % m. fecales | largo (mm) | ancho (mm) | Tratam. semilla |
| | *Guapira* sp. | L | OD | fruto entero | 1 | 0,7 % | FM | 34 | 2,5 % | 9 | 4,5 | Dispersión |
| Nyctaginaceae | *Neea ovalifolia* | A | OD | fruto entero | 1 | 1,4 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Neea spruceana* | A | OD | fruto entero | 1 | 1,4 % | FM | 30 | 3,4 % | 8 | 6 | Dispersión |
| Olacaceae | *Minquartia guianensis* | A | OD | mesocarpo | 1 | 0,4 % | FM | 1 | 0,5 % | 20 | 13 | Dispersión |
| Polygonaceae | *Coccoloba mollis* | ? | MF | ? | 1 | | FM | 4 | 1,0 % | 11 | 8,5 | Dispersión |
| Primulaceae | *Myrsine* sp. | ? | MF | ? | ? | | FM | 1 | 0,5 % | 1,2 | 1,1 | Dispersión |
| Sapindaceae | *Allophylus punctatus* | A | OD | fruto entero | 1 | 1,8 % | FM | 62 | 4,4 % | 8 | 6,5 | Dispersión |
| | *Paullinia pachycarpa* | L | OD | arilo | 1 | 0,4 % | FM | 3 | 1,5 % | 12 | 10 | Dispersión |
| Sapotaceae | *Micropholis venulosa* | A | OD | mesocarpo | 1 | 0,4 % | FM | 11 | 1,5 % | 16,5 | 11,5 | Dispersión |
| | *Pouteria macrophylla* | A | OD | mesocarpo | 1 | 2,9 % | FM | 1 | 0,5 % | 22 | 14 | Dispersión |
| | *Pouteria oblanceolata* | A | ODO | mesocarpo | 1 a 2 | - | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Pradosia cochlearia* | A | OD | mesocarpo | muchas | 0,4 % | FM | 1 | 0,5 % | 21,5 | 11,5 | Dispersión |
| | *Sapotaceae* sp. | A | OD | mesocarpo | 1 | 0,4 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| | *Sapotaceae* sp. | A | MF | mesocarpo | ? | | FM | 2 | 1,0 % | 27 | 18 | Dispersión |
| | *Sapotaceae* sp. 1 | A | MF | mesocarpo | ? | | FM | 1 | 0,5 % | 45 | 18,5 | Dispersión |
| | *Sapotaceae* sp. 2 | A | MF | mesocarpo | ? | | FM | 3 | 1,0 % | 31 | 15 | Dispersión |
| Urticaceae | *Cecropia distachya* | A | OD | fruto entero | muchas | 0,4 % | FM | 1215 | 19,1 % | 4,5 | 2 | Dispersión |
| | *Cecropia sciadophylla* | A | OD | fruto entero | muchas | 9,7 % | FM | 5650 | 42,6 % | 3 | 1,3 | Dispersión |
| | *Pourouma bicolor* | A | OD | mesocarpo | 1 | 6,5 % | FM | 44 | 5,4 % | 15 | 12 | Dispersión |
| | *Pourouma* sp. | A | OD | mesocarpo | 1 | 0,7 % | FM | - | - | - | - | No visto |
| Verbenaceae | *Aegiphilas mithii* | L | OD | mesocarpo | 3 | 0,7 % | FM | 3 | 1,5 % | 11 | 6 | Dispersión |
| Violaceae | *Leonia glycycarpa* | A | OD | mesocarpo | ≈ 10 | 0,4 % | FM | 9 | 1,0 % | 17 | 9 | Dispersión |
| Vitaceae | *Cissus colombiensis* | L | OD | fruto entero | 1 | 1,1 % | FM | 1 | 0,5 % | 5 | 4 | Dispersión |
| sp. 1 | | | MF | | | 100 % | FM | 12 | 0,5 % | | | Dispersión |
| sp. 2 | | | MF | | | | FM | 26 | 1,0 % | 4 | 3 | Dispersión |
| sp. 3 | | | MF | | | | FM | 3 | 0,0 % | 8 | 8 | Dispersión |
| sp. 4 | | | MF | | | | FM | 1 | 1,5 % | 15 | 9 | Dispersión |
| sp. 5 | | | MF | | | | FM | 20 | 0,5 % | 5 | 4 | Dispersión |
| sp. 6 | | | MF | | | | FM | 1 | 1,5 % | 9 | 9 | Dispersión |
| sp. 7 | | | MF | | | | FM | 1 | 0,5 % | 1,2 | 1,2 | Dispersión |
| sp. 8 | | | MF | | | | FM | 30 | 3,9 % | 2,9 | 2,5 | Dispersión |
| sp. 9 | | | MF | | | | FM | 3 | 1,5 % | 17 | 10 | Dispersión |
| sp. 10 | | | MF | | | | FM | 4 | 1,0 % | 15 | 11 | Dispersión |
| sp. 11 | | | MF | | | | FM | 26 | 1,0 % | 2,8 | 1,7 | Dispersión |
| sp. 12 | | | MF | | | | FM | 1 | 1,0 % | 28 | 15 | Dispersión |
| sp. 13 | | | MF | | | | FM | 10 | 0,5 % | 2,5 | 1,8 | Dispersión |
| sp. 14 | | | MF | | | | FM | 4 | 0,5 % | 2,3 | 1,9 | Dispersión |
| sp. 15 | | | MF | | | | FM | 28 | 2,0 % | 3 | 2,5 | Dispersión |
| sp. 16 | | | MF | | | | FM | 1 | 6,4 % | 11 | 6 | Dispersión |
| sp. 17 | | | MF | | | | FM | 2 | 0,5 % | 9 | 9 | Dispersión |

Hábito: A=árbol, L=liana, E=epífito, H=hemiepífito. Tipo de registro: OD=observación directa, ODO=observación directa oportunista, MF=muestra fecal. Estado ítem: FM=fruto maduro, FV=fruto verde.

llas verdes: *Endlicheria ruforamula*, consumido en la estación seca; y *Hevea guianensis* y *Macrolobium gracile*, en inicios de la estación lluviosa. Ellas constituyeron el 1,2 % de la dieta total. Rara vez las semillas se escupieron, y se observó la depredación de semillas de solamente 5 especies. La parte principalmente consumida de los frutos maduros fue el mesocarpo (39 especies), seguido por el fruto entero (21 especies) o solo el arilo (6 especies). *Enterolobium schomburgkii* (Fabaceae) se consumió con mayor frecuencia (15,4 % de la dieta), seguido de *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae) con 10,8 %, *Ficus americana* (Moraceae) con 6,0 %, *Pourouma bicolor* con 4,2 % y *Ficus krukovii* con 4,1 %. Solo las primeras 10 especies suman el 56 % de la dieta en frutos. Por otro lado, el 65,6 % de las especies de frutos consumidos son árboles, el 19,7 % son lianas, 8,2 % son hemiepífitas, mientras que las epífitas y las palmas están representadas por un 4,9 % y 1,6 %, respectivamente.

El número promedio de individuos por registro de consumo (IRC) de todos los ítems fue 2,24 (1 a 7, n=321); mientras que el IRC de frutos fue 2,33 (1 a 7, n=278), de hojas 1,38 (1 a 3, n=39) y de flores 2,75 (2 a 3, n=4). El 46 % de los registros de consumo en frutos tuvo a un solo individuo alimentándose (el focal), frente al 72 % para el consumo de hojas. Existe una variación estacional del IRC, más notoria en frutos que en hojas, siendo mayor en los meses más secos (2,4 *vs.* 1,9 en frutos y 1,5 *vs.* 1,3 en hojas) (t=2,67; p=0,02; gl=3 para frutos). El IRC promedio de las especies es de 1 a 5. Tanto *Enterolobium schomburgkii* como *Ficus americana* y *Ficus krukovii* son especies que se caracterizaron no solamente por estar dentro de las 5 especies más consumidas por sus frutos, sino también por poseer los mayores valores de IRC promedio. En contraste se encuentran aquellas especies consumidas con alta frecuencia y con un IRC bajo, por ejemplo *Cecropia sciadophylla* (IRC=1,5); *Inga alba* (IRC=1,6); *Pourouma bicolor* (IRC=1,9) y *Roucheria columbiana* (IRC=1,3). Los individuos de estas especies se caracterizan por tener una copa pequeña o poco frondosa, y su consumo se dio en la forma de individuos comiendo independientemente de varios árboles cercanos de la misma especie.

## Uso de hábitat

En el área de estudio existe la predominancia del bosque primario (72 %) sobre el bosque de galería (16 %), el bosque secundario (6 %) y los claros de bosque (6 %).

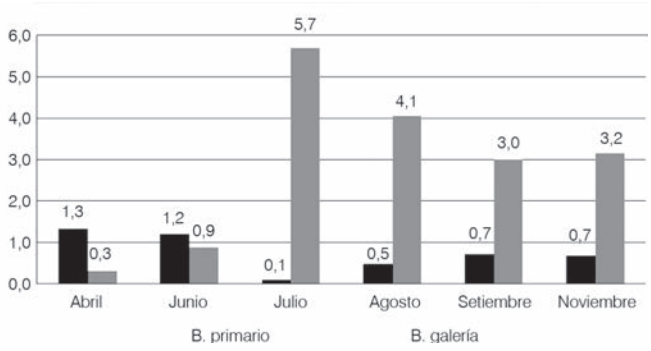


Figura 2. Índice de preferencia de los principales tipos de bosque usados por individuos de un grupo de *Lagothrix lagothricha* durante el periodo de estudio en el Parque Nacional Yanachaga Chemillén, Perú.

En promedio de todo el periodo de evaluación, los IP del bosque primario y del bosque de galeria se acercó a la unidad (1,2 y 1,1), mientras que el IP del bosque secundario siempre fue bajo (menor de 0,1) y los claros de bosque nunca los utilizaron. Por otro lado, se encontró que los IP mensuales del bosque de galería y del bosque primario variaron inversamente; es decir, que mientras terminaba la temporada lluviosa, y avanzaba la seca, hubo un aumento en el uso del bosque de galería, para luego disminuir hacia inicios de la siguiente temporada lluviosa (Figura 2).

## Dispersión de semillas

En las 204 muestras fecales recogidas fueron halladas las semillas intactas de 86 especies vegetales. Cada muestra fecal tuvo un promedio de 3,2 especies (rango=1 a 9), no existiendo diferencias significativas entre la temporada seca (media=3,08, DE=1,33, n=90) y la lluviosa (media=3,33, DE=1,68, n=114) (t=1,18, p=0,24, gl=202). *Cecropia sciadoplylla* fue la especie encontrada en el 42,1 % del total de deposiciones, seguida por dos especies de *Strychnos* de semillas similares (26,5 %) y *Osteophloeum platyspermum* (21,6 %). La primera resultó representativa de estación seca y las dos últimas de la lluviosa.

El tamaño (largo) de las semillas dispersadas varió de 0,9 mm de *Ficus* sp. (Moraceae) a 45 mm de *Pouteria* sp. (Sapotaceae), siendo esta la más grande dispersada intacta por algún mono atélido [39 mm en Link & Di Fiore (2006); 27 mm en Stevenson (2000); 40 mm en Julliot (1996)]; además de una semilla de *Tontalea* sp. de 35 a 40 mm en Ramírez (*et al.* 2014). Las semillas dise-

minadas en la temporada lluviosa fueron más grandes que en la temporada seca (media lluviosa-seca: 12,65 mm *vs.* 6,12 mm; t=10,83; P<0.05; gl=192).

Fueron 34 los casos en los que se pudo medir la distancia de dispersión (media=297 m, rango=51-857, DE=170) y el tiempo de retención (media=12,1 h, rango=3,4-23,3, DE=9,1 h) de las semillas dispersadas. No existe correlación entre el tiempo de retención y la distancia de dispersión (r=0,12), posiblemente porque el movimiento de los monos no fue necesariamente lineal. Tampoco hay correlación entre ambos parámetros y el tamaño de la semilla (DD: r=-0,06; TR: r=-0,14).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El patrón de actividad registrado es similar al de los grupos de *Lagothrix* evaluados en otras investigaciones, con más del 60 % de su actividad diaria moviéndose o buscando alimento, lo que muestra la necesidad de estos monos de visitar muchos parches de alimentación por día para solventar los requerimientos nutricionales de todos los miembros del grupo (Stevenson *et al.* 1994). Para el grupo que evaluamos, el 83 % de la dieta se basa en frutos, lo que resulta mayor que el promedio encontrado en muchos otros estudios de dieta de monos *Lagothrix* (Peres 1994; Stevenson *et al.* 1994; Soini 1995a,b; Defler & Defler 1996; Di Fiore 2004; González *et al.* 2016). Este alto consumo de frutos disminuye hacia la estación seca, para dar paso a un mayor consumo de otros ítems vegetales, como respuesta a la menor disponibilidad de frutos en estos meses (Di Fiore 2004; Stevenson 2006). De hecho, en comparación con los frutos, la disponibilidad de las hojas nuevas (que es la forma en la que son principalmente consumidas) es menos variable tanto temporal como espacialmente, mientras que las flores están más disponibles durante la estación seca (Peres 1994). Lo que es consistente con el registro de un menor IRC de las hojas, en comparación al de frutos, que permite a los individuos alimentarse de las hojas sin la necesidad de estar tan cohesionados (Peres 1996; Stevenson *et al*. 1998).

Los monos evaluados en PNYCh demuestran ser generalistas por la cantidad de especies que consumen. Tomando en cuenta que no fue posible evaluar adecuadamente la estación lluviosa, la cantidad de especies de frutos que consumen podría ser mucho mayor (y de la misma forma el porcentaje de importancia de los frutos en la dieta) y ser aún más comparable con otros estudios: Peres (1994) encontró 225 especies de frutos, hojas y flores consumidos en 594 horas de observación, en 11 meses de evaluación. Mientras Di Fiore (2004) registró 208 especies de frutos consumidos por 2 grupos de monos en 621 horas de observación en 15 meses. De forma similar, Defler & Defler (1996) encontraron 183 especies de frutos consumidos en 720 horas de observación en dos años, mientras que Stevenson (2002) encontró un poco menos de 200 especies de frutos en 3,5 años de observaciones. González *et al.* (2016) resalta que, con un adecuado esfuerzo de muestreo, la cantidad de especies ingerida por los monos *Lagothrix* puede representar la diversidad de árboles de cada sito de estudio. La mayoría de los frutos consumidos registrados en la presente investigación presentan características que en la bibliografía se muestran como preferidas por los monos: drupas y bayas de tamaño mediano con pulpa jugosa y pericarpo suave o grueso y de colores fuertes (amarillo, naranja, rojo) (Peres 1994; Julliot 1996).

Los géneros *Ficus* y *Cecropia* también resultan importantes para la frugivoría de monos *Lagothrix* en otros estudios (Stevenson *et al*. 1994; Soini 1995b; Di Fiore 2004), pero no para Peres (1994). De hecho, la perturbación humana y natural de los bosques influye positivamente sobre la abundancia de *Ficus* y *Cecropia,* quizás haciéndolas más importantes en la dieta (Terborgh 1986; Gentry & Emmons 1987; Peres 1994). Además, el área que nosotros evaluamos muestra el impacto estacional de los vientos, lo que conforma el bosque de galería usado con frecuencia en la estación seca por el grupo. Tanto los frutos de *Cecropia* como los de *Ficus* contienen nutrientes digeribles, alrededor del 5 % de su peso, como carbohidratos simples, algunos lípidos y proteínas, por lo que deben ser consumidos en grandes cantidades (Wendeln *et al.* 2000; Lobova *et al.* 2003).

En este estudio, el número promedio de IRC de los frutos (2,33) es bastante similar al 2,66 hallado por Di Fiore (2004), quien evaluó 2 grupos focales de 23 y 25 individuos cada uno. Y es menor al 3,48 («feeding party size») obtenido por Peres (1996), que siguió un grupo de 39-41 individuos. La cercanía entre estos valores mostraría que existe una «capacidad de carga» en el número de individuos consumiendo juntos de un mismo parche

(en promedio entre 2 a 4 individuos), que a su vez podría estar dependiendo fuertemente del tamaño del grupo. Se sabe que el tamaño de la copa puede llegar a explicar alrededor de un 30 % del valor de IRC (Symington 1988; Peres 1994; Stevenson *et al.* 1998). De manera similar a esta investigación, Peres (1996) y Di Fiore (2004) encontraron en las especies del género *Ficus* los mayores valores de IRC promedio. De hecho, *Ficus* es considerado un género que contiene especies clave para la ecología del bosque tropical, pues fructifican en parte en los meses de menor disponibilidad de frutos en el bosque (Terborgh 1986; Wallace *et al*. 2000; Guariguata & Kattan 2002); y esto hace que sus frutos sean consumidos por un gran número de vertebrados (Tello 2003). Por otro lado, en este estudio la variación estacional del valor de IRC difiere del patrón encontrado por Peres (1996), que registró menores valores de IRC hacia la estación seca, cuando el consumo de hojas se hizo especialmente importante en la dieta (hasta 33 %). En nuestro estudio el IRC de frutos es mayor en la temporada seca debido al consumo de especies del género *Ficus*, exclusivo en esta época del año, cuyo consumo suele agregar a los individuos.

La estación seca coincide con un mayor uso del bosque de galería y del bosque secundario que contienen individuos de *Cecropia sciadophylla, Ficus americana, Ficus krukovii* e *Inga alba* en mayor abundancia, las que juntas conformaron el 49 % y 71 % de la dieta en frutos para los meses de julio y agosto, respectivamente. Las especies de *Ficus* se caracterizan por su rápido crecimiento, heliotrofía, crecimiento en ambientes degradados y fenología asincrónica (Guariguata & Kattan 2002). Sin embargo, se muestra en general un comportamiento evasivo de los monos hacia el bosque secundario, probablemente por la ausencia de una adecuada cobertura arbórea que permita el fácil desplazamiento (Emmons & Gentry 1983) y para evitar el ataque de los depredadores (Di Fiore 2002). Dicho comportamiento fue reportado por Peres (1996) y Stevenson (2006), donde los monos choro también rechazaban los bosques secundarios, sobre todo los más jóvenes.

Para Peres (1996) y Stevenson (2006) el uso de territorio en la estación seca fue bastante variable, lo que se cumplió en los monos del PNYCh solo en el mes de junio, a inicios de la estación seca, cuando el consumo de hojas nuevas fue mayor (33 % frente al 12 % del total). En este mes el uso del área domiciliaria fue de 121 ha, mientras que para el resto de la estación seca el área domiciliaria fue menos extensa y el recorrido diario del grupo fue más predecible, debido a que las plantas que les proveyeron de frutos estaban agregadas dentro del bosque de galería (Luna 2013).

Este uso diferenciado entre los tipos de bosque se refleja en la diferencia del tamaño de las semillas dispersadas entre la estación lluviosa y seca, como también encontraron Culot *et al.* (2010) para un grupo mixto de pichicos (*Saguinus*) en el norte de Perú. Las especies típicas de bosque primario suelen producir semillas de tamaño mediano a grande, mientras que las especies pioneras que cubren la mayor parte de los bosques secundarios producen semillas pequeñas (Foster & Janson 1985).

En julio y agosto (el pico de la estación seca), los monos usaron el bosque de galería y el bosque primario en simultáneo y en días consecutivos, lo cual representó un movimiento de semillas interesante: semillas de especies propias de bosque primario hacia el de galería y el secundario. Lo último ha sido atribuido a vertebrados frugívoros de pequeño a mediano tamaño, que suelen cruzar o utilizar tanto ambientes primarios como degradados, como los murciélagos (Lovoba *et al*. 2010), aves frugívoras y primates pequeños (Culot *et al.* 2010). En contraste, los monos del género *Lagothrix* y *Ateles*, suelen estar asociados al uso de bosques primarios, dada la vulnerabilidad que presentan ante la pérdida y fragmentación de hábitat y a la cacería (Defler 1989; Peres & Dolman 2000; Aquino *et al.* 2007). Sin embargo, nuestros resultados sugieren que en un parque nacional como el Yanachaga Chemillén, los monos *Lagothrix* pueden contribuir enormemente al proceso de regeneración natural de los bosques, sobre todo cuando se trata de la única especie de atélido existente en la zona evaluada.

En 3 muestras fecales se hallaron semillas de 45 mm, 31 mm y 27 mm de largo pertenecientes a morfoespecies de la familia Sapotaceae, lo que sugiere nuevamente que las semillas grandes o embebidas en frutos con pericarpos gruesos y duros de abrir, como las que caracterizan a muchos de los frutos de la familia mencionada, estarían siendo dispersadas exclusivamente por muy pocas especies de frugívoros, como los monos *Lagothrix* (Eaglen 1984; Defler 1989; Julliot 1996). Ocurriría lo mismo con semillas de algunas especies de la familia Loganiaceae, que en este estudio estuvieron representadas por semillas entre 15 a 20 mm de longitud, y provinieron de frutos con un pericarpo durísimo.

Los seguimientos al grupo se realizaron desde las 7:00 horas (en promedio), lo que podría estar generando

Tabla 2: Comparación con diversos estudios en dispersión de semillas por atélidos

| Especies de atélidos | # muest. fecales | # espec. plantas | # especies por deposición | largo semilla (mm) | Tiempo retención (horas) | Distancia dispersion (metros) | DD moda (metros) | DD rango (metros) | Referencia |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Alouatta palliata* | | | | | 20,4 | 260 | - | 10-811 | Estrada & Coates-Estrada (1984) |
| *Alouatta seniculus* | 250 | 86 | 2,9/100 g | 4 | 20,6 | 225 (129) | - | 0-550 | Julliot (1996) |
| *Ateles paniscus* | | | | | 5,3 | 151 (241) | - | 11-1119 | Russo (2003)a |
| *Ateles belzebuth* | | | | | - | 245 | - | 50-500 | Dew (2001) |
| *Lagothrix lagothricha* | 753 | 112 | 2,68 | <1 a 27 | 6,8 | 355 (213) | 300-400 | 0-989 | Stevenson (2000) |
| *Lagothrix lagothricha* | | | | | 6,8 | 245 | - | 50-500 | Dew (2001) |
| *Lagothrix lagothricha* | 204 | 86 | 3,2 | <1 a 45 | 12,5 | 297 (170) | 200-300 | 51-857 | Este estudio |
| *Lagothrix lagothricha* | 99 | >118 | | | | 577 (361) | | | González & Stevenson (2014) |
| *Ateles belzebuth* | 916 | 133 | 1.9 | <1 a 39 | 4,5 | 443 | 200-300 | 0-1281 | Link & Di Fiore (2006) |

una subestimación en los registros de dispersión, pues se sabe que las defecaciones en la mañana se realizan en buena proporción en los sitios de dormir (Stevenson 2000; Dew 2001; Russo 2003a,b; Russo & Augspurger 2004). También es posible que el dato de TR promedio podría estar siendo sobrestimado, en vista de que las semillas ingeridas por la tarde eran registradas –de ser defecadas– al día siguiente y no durante la noche o temprano en la mañana en su sitio de dormir, de allí que el TR promedio obtenido aquí fue de 12,1 horas (Tabla 2). Por otro lado, la distancia de dispersión (DD) es relativamente menor a la encontrada por Stevenson (2000); sin embargo, se encuentra entre el promedio para monos atélidos, entre 200 a 500 m (Estrada & Coates-Estrada 1984; Julliot 1996; Stevenson 2000; Dew 2001; Russo 2003a; Link & Di Fiore 2006). Ello es importante, pues a mayores distancias a las cuales es dispersada una semilla se promueve la colonización de nuevos hábitats (Chapman & Russo 2007). Además, a mayores distancias, disminuyen los factores de mortalidad de las semillas, como competencia, depredación y los patógenos (Janzen 1970).

El presente estudio pone en evidencia el grado de plasticidad en el uso de hábitats de los monos *Lagothrix*, muy probablemente como respuesta a una potencial variación espacio-temporal en la disponibilidad de recursos. Se evidencia también como el diferente uso de su hábitat influye en ciertas características de su rol como dispersor de semillas, siendo este un aporte sobre la ecología de *Lagothrix lagothricha*, en su distribución dentro del piedemonte andino amazónico, desde un enfoque novedoso de investigación.

## AGRADECIMIENTOS

Este proyecto de investigación fue posible gracias al financiamiento de la Fundación Liz Claiborne-Fundación Art Ortenberg, por medio de una beca del JBM, sede Perú. A Rodolfo Vásquez y Rocío Rojas del JBM, por asesorar y brindar todo el apoyo posible para la realización del trabajo en campo y gabinete. A Vider Crispín, Eduardo Cruz, Royer Zehnder y Andrés Bautista por su asistencia en campo, así como a Erika Fernández, Thania Carhuaricra, Isabel Villalba, Luis Valenzuela, Károl Durand, Luis Alberto Torres y Carlos Mogollón por su apoyo logístico y en la identificación de especies botánicas.

## BIBLIOGRAFÍA

Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior* 49:227-267.

Andresen E (1999) Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica* 31(1):145-158.

Andresen E (2002) Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 34(2):261-272.

Aquino R, Terrones C, Navarro R & W Terrones (2007) Evaluación del impacto de la caza en mamíferos de la cuenca del Río Alto Itaya, Amazonía Peruana. *Revista Peruana de Biología* 14(2):181-186.

Chapman CA (1989) Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21:148-154.

Chapman CA & SE Russo (2007) Primate seed dispersal: linking behavioral with forest community structure. En: Bearder S, Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC & Panger M (eds.) *Primates in perspective.* Oxford University Press. Oxford, UK. Pp. 510-525.

Correa DF, Álvarez E & PR Stevenson (2015) Plant dispersal systems in Neotropical forests: availability of dispersal agents or availability of resources for constructing zoochorous fruits? *Global Ecology and Biogeography* 24(2):203-214.

Culot L, Lazo FJ, Huynen MC, Poncin P & EW Heymann (2010) Seasonal variation in seed dispersal by tamarins alters seed rain in a secondary rain forest. *International Journal of Primatology* 31(4):553-569.

Defler TR (1989) Recorrido y uso del espacio en un grupo de *Lagothrix lagothricha* (Primates: Cebidae) mono lanudo churuco en la Amazonía Colombiana. *Trianea* 3:183-205.

Defler TR & SB Defler (1996) Diet of a froup of *Lagothrix lagothricha lagothricha* in Southeastern Colombia. *International Journal of Primatology* 17:161-190.

Dew JL (2001) *Synecology and seed dispersal in woolly monkeys (Lagothrix lagotricha poeppigii) and spider monkeys (Ateles belzebuth belzebuth) in Parque Nacional Yasuni, Ecuador.* Ph.D. dissertation. University of California, Davis, EE. UU.

Di Fiore A (2002) Predator sensitive foraging in ateline primates. En: Miller LE (ed.) *Eat or Be Eaten: Predator Sensitive Foraging among Primates*. Cambridge University Press. Cambridge, Oxford. Uk. Pp. 242-267.

Di Fiore A (2004) Diet and feeding ecology of woolly monkeys in a western Amazonian rain forest. *International Journal of Primatology* 24:767-801.

Eaglen R (1984) Incisor size and diet revisited: The view from a Platyrrhine perspective. *American Journal of Physical Anthropology* 65:263-275.

Emmons LH & AH Gentry (1983) Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. *American Naturalist* 12(4):513-524.

Estrada A & R Coates-Estrada (1984) Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6:77-91.

Foster S & CH Janson (1985) The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66(3):773-780.

Gentry AH & LE Emmons (1987) Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of Neotropical forests. *Biotropica* 19(3):216-227.

González M & PR Stevenson (2014) Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Caparu Biological Station (Colombia): Quantitative description and qualitative analysis. En: Defler T & PR Stevenson (eds.) *The Woolly Monkey: Behavior, Ecology, Systematics, and Captive Research*. Springer. New York, EE. U.U. Pp.147-165.

González M, Clavijo L, Betancur J & PR Stevenson (2016) Fruits eaten by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at local and regional scales. *Primates* 57(2): 241-251.

Guariguata MR & GH Kattan (2002) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. 1.ª ed. Cartago. Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica. 691 pp.

Howe H & G Estrabrook (1977) On Intraespecific Competition for avian dispersers in tropical trees. *The American Naturalist* 111(981):817-831.

Howe HF & J Smallwood (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.

Instituto Nacional de Recursos Naturales - INRENA (2005) Plan Maestro del Parque Nacional Yanachaga Chemillén 2005-2009. INRENA. Lima, Perú. 223 pp.

Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104(940):501-528.

Janson CH (1983) Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219(4581):187-189.

Janson CH (1998) Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour* 55(5):1229-1243.

Julliot C (1996) Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology* 17:239-258.

Link A & A Di Fiore (2006) Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rainforest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22(3):235-246.

Lobova TA, Geiselman C & SA Mori (2009) *Seed Dispersal by Bats in the Neotropics.* The New York Botanical Garden Press. Bronx, New York, EE. UU. 471 pp.

Lobova TA, Mori SA, Blanchard F, Peckham H & P Charles-Dominique (2003) *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany* 90(3):388-403.

Luna DV (2013) Variación Mensual del uso del Territorio por el Mono Choro *Lagothrix cana* en el Parque Nacional Yanachaga Chemillen, Peru. *Neotropical Primates* 20(1):44-48.

Malleux J (1982) *Inventarios forestales en bosques tropicales*. Universidad Nacional Agraria La Molina. Lima, Perú. 414 pp.

Peres C (1994) Diet and feeding ecology of gray woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha cana*) in Central Amazonia: Comparisons with other atelines. *International Journal of Primatology* 15(3):333-372.

Peres C (1996) Use of space, spatial group structure, and foraging group size of gray woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha cana*) at Urucu, Brazil. En: Norconk M, Rosenberger AL & Garber P (eds.) *Adaptive Radiations of Neotropical Primates.* Plenum Press. New York, EE. UU. Pp. 467-488.

Peres C & P Dolman (2000) Density compensation in Neotropical primate communities: Evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity. *Oecologia* 122(2):175-189.

Pozo WE & D Youlatos (2005) Una metodología rápida y económica: el análisis de la estructura de hábitat en estudios primatológicos. *Boletín Técnico 5, Serie Zoológica* 1:7-17.

Ramírez MA, Galvis NF, Vargas S, Leon JJ, Cifuentes E & PR Stevenson (2014) Seed dispersal by woolly monkeys in Cueva de Los Guacharos National Park (Colombia): an Amazonian primate dispersing mountain plants. En: Krzton A, Gursky S & NB Grow (eds.) *High Altitude Primates. Springer Developments in Primatology*. New York, EE. UU. Pp.103-114.

Russo SE (2003a) *Linking spatial patterns of seed dispersal and plant recruitment in a neotropical tree, Virola calophylla (Myristicaceae)*. Ph.D. Thesis. University of Illinois. Urbana, Illinois, EE. UU.

Russo SE (2003b) Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): implications for selection. *Oecologia* 136(1):80-87.

Russo SE & CK Augspurger (2004) Aggregated seed dispersal by spider monkey limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7(11):1058-1067.

Schupp EW (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. En: Fleming TH & A Estrada (eds.) *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects.* Springer. Netherlands. Pp.15-29.

Schupp EW, Jordano P & JM Gómez (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188(2):333-353.

Soini P (1995a) Informe preliminar de la ecología y dinámica poblacional del 'choro' *Lagothrix lagotricha* (Primates). En: Soini N, Tovar A & U Valdez (eds.) *Reporte Pacaya-Samiria: Investigaciones en la Estación Biológica Cahuana 1979-1994*. Fundación Peruana para la Conservación de la Naturaleza and Centro de Datos para la Conservación, Universidad Nacional Agraria La Molina. Lima, Perú. Pp. 227-234.

Soini P (1995b) La Dieta del Mono Choro (*Lagothrix lagotricha*). En: Soini N, Tovar A & U Valdez (eds.) *Reporte Pacaya-Samiria: Investigaciones en la Estación Biológica Cahuana 1979-1994*. Fundación Peruana para la Conservación de la Naturaleza and Centro de Datos para la Conservación, Universidad Nacional Agraria La Molina. Lima, Perú. Pp. 251-266.

Stevenson PR (2000) Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia: dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *American Journal of Primatology* 50(4):275-289.

Stevenson PR (2002) *Frugivory and seed dispersal by woolly monkeys at Tinigua National Park, Colombia*. Ph.D dissertation. State University of New York at Stony Brook. New York, EE. UU. 411 pp.

Stevenson PR (2006) Activity and ranging patterns of Colombian woolly monkeys in north-western Amazonia. *Primates* 47:239-247.

Stevenson PR (2007) Estimates of the number of seeds dispersed by a population of primates in a lowland forest in western Amazonia. En: Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ, & DA Westcott (eds.) *Seed dispersal: Theory and its Application in a Changing World*. CAB International. Wallingford, UK. Pp. 340-362.

Stevenson PR, Quiñones MJ & JA Ahumada (1994) Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. *American Journal of Primatology* 32(2):123-140.

Stevenson PR, Quiñones MJ, & JA Ahumada (1998) Effects of fruit patch availability on feeding subgroup size and spacing patterns in four primate species at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology* 19(2):313-324.

Symington M (1988) Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). *Behaviour* 105:117-134.

Tello J (2003) Frugivores at a fruiting *Ficus* in South-eastern Perú. *Journal of Tropical Ecology* 19:717-721.

Terborgh J (1986) Community aspects of frugivory in tropical forest. En: Estrada A & T Fleming (eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W Junk Publishers. Dorcrecht. Pp. 371-372.

Wallace R, Painter L, Rumiz D & J Herrera (2000) La estacionalidad y el manejo de vida silvestre en los bosques de producción del oriente de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología* 8:65-81.

Wendeln MC, Runkle JR & EK Kalko (2000) Nutritional values of fourteen fig species and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica* 32(3): 489-501.

Willson M & A Traveset (2000) The ecology of seed dispersal. En: Fenner M (ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2.nd.ed. CAB International. Wallingford, UK. Pp. 85-110.

Yumoto T, Kimura K & A Nishimura (1999) Estimation of the retention times and distances of seed dispersed by two monkey species, *Alouatta seniculus* and *Lagothrix lagotricha*, in a Colombian forest. *Ecological Research* 14(2):179-191.

# Importancia del monitoreo postliberación de monos araña (*Ateles chamek*) reintroducidos en el sureste de la Amazonia peruana

Raúl Bello*[1,2], Fernando Rosemberg[2,3], Stuart Timson[3,4] y Wendy Escate[2]

[1]*ONG Kawsay Center, Puerto Maldonado, Perú.*

[2]*Centro de Rescate Taricaya, Puerto Maldonado, Perú.*

[3]*Reserva Ecológica Taricaya, Puerto Maldonado, Perú.*

[4]*Projects Abroad, Londres, Inglaterra.*

*perbello25@gmail.com

**Resumen**

El monitoreo postliberación es una etapa importante en los programas de reintroducción, puede influir en la supervivencia de los animales liberados y en el éxito mismo de los programas. Se analiza el tipo de monitoreo postliberación de cuatro grupos reintroducidos de *Ateles chamek*, su influencia sobre el éxito de la reintroducción con base en el número de individuos establecidos e información obtenida. Se usaron dos criterios para determinar la condición de monitoreo: el equipo humano-material y el tiempo-metodología usado. El primer grupo se liberó en una condición inadecuada de monitoreo, el segundo en una condición aceptable y los dos últimos en una condición adecuada. Con la combinación de la experiencia de campo, el uso de equipos como telemetría y una metodología estándar se mejoró en la localización y seguimiento de los animales, así como en la cantidad y calidad de información obtenida; además, permitió realizar intervenciones o recapturas cuando eran necesario, aumentado la probabilidad de sobrevivencia de cada individuo o del grupo liberado.

**Abstract**

**The importance of post-release monitoring for reintroduced spider monkeys (*Ateles chamek*) in the South East of the Peruvian Amazon**

Monitoring of reintroduced animals after release is an important stage in any reintroduction program. It can influence the survival chances of released animals and can be used to measure the success of the reintroduction program. We analyze the improvements in post-release monitoring techniques used in the reintroduction of four groups of spider monkeys (*Ateles chamek*), the influence on the success of the reintroduction based on the number of individuals established and data obtained, using two criteria: human-material/equipment and duration of monitoring-methodology used. Our results show that the first group was released under unacceptable conditions for monitoring, the second under acceptable ones and the final

**Palabras clave** Condición de monitoreo, sobrevivencia, recaptura, telemetría

**Key words** Monitoring conditions, survival, recapture, telemetry

Bello R, Rosemberg F, Timson S & W Escate (2018) Importancia del monitoreo postliberación de monos araña (*Ateles chamek*) reintroducidos en el sureste de la Amazonia peruana. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 625-639.

groups under good monitoring conditions. Combining experience in the field, use of telemetry equipment and a standardized methodology post-release monitoring improved in finding and following animals, as well as in quality and quantity of data gathered. Furthermore, our monitoring enabled us to intervene and recapture animals when necessary, increasing the survival chances of individuals and groups.

## INTRODUCCIÓN

En el pasado, muchos proyectos de translocación o desplazamiento de primates (repoblamiento y reintroducción) fueron desarrollados principalmente por motivos éticos, mas no por su valor de conservación (Cowlishaw & Dunbar 2000), por ejemplo, entre otros motivos, algunos proyectos de translocación eran la solución para evitar la eutanasia de animales confiscados, pero muchos de estos esfuerzos fueron pobremente planificados, mal organizados y poco documentados (Konstant & Mittermeier 1982; Wilson & Standley Price 1994).

La UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) considera la reintroducción como una herramienta útil para el restablecimiento de una población en un área que fue parte de su distribución histórica (UICN 1987, 1998; IUCN/SSC 2013). Esta debe ser considerada solo en casos donde los animales son de alto valor de conservación o cuando la liberación es parte de un programa de manejo (UICN 2002). El monitoreo postliberación es un componente esencial en la reintroducción de primates (IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group 2002), pero muchas de estas prácticas en primates no han realizado un seguimiento adecuado (Bennett 1992; Cheyne 2009). Los métodos de monitoreo en los programas de reintroducción han sido inconsistentes, observándose que un alto porcentaje de individuos liberados mueren o se desconocen los resultados de estos programas (Cayford & Percival 1992).

El éxito de translocaciones se define como el establecimiento de una población que llega a ser autosostenible (Griffiths *et al*. 1989; Wolf *et al*. 1996; Wolf *et al*. 1998). Fischer & Lindenmayer (2000) mediante una revisión bibliográfica, reportaron que el éxito de las reintroducciones no había cambiado. Además, las experiencias con resultados positivos publicadas en la literatura probablemente exageran la realidad, haciendo más difícil las recomendaciones para hacer mejoras (Mathwes *et al*. 2005). Ejemplos de un buen manejo y apropiado monitoreo postliberación han sido reportados para gorilas (*Gorilla gorilla gorilla*) con un 98 % de sobrevivientes (King *et al*. 2011) y para el mono león dorado (*Leontopithecus rosalia*) cuyo éxito está atribuido a su monitoreo postliberación (Beck 2012), siendo el programa de rehabilitación y reintroducción más documentado y exitoso en Latinoamérica.

En el año 2009, se empezó a planificar un programa de reintroducción con el mono araña negro (*Ateles chamek*), debido a su extinción local hacia el margen derecho del río Bajo Madre de Dios y por estar considerado extinto en algunas zonas de la Reserva Nacional Tambopata (INRENA 2003a). El «Programa de rehabilitación y reintroducción del mono araña (*Ateles chamek*) en el sureste de la Amazonia peruana» fue aprobado y reconocido oficialmente en el año 2012 (Bello *et al*. 2012a), pero desde el 2010 hasta el 2014 se han liberado cuatro grupos de monos araña, cada uno de ellos con diferentes resultados de éxito, demostrando que la respuesta de cada grupo e individuo al proceso de adaptación es diferente. Dicha respuesta estaría determinada por la forma cómo el animal arriba al cautiverio y cómo pasa su proceso de rehabilitación (Bello, en preparación).

Independientemente de la respuesta individual o grupal de los monos al proceso, se han identificado factores humanos relacionados al monitoreo postliberación que podrían influir en el resultado del programa de reintroducción, por ende, se analiza imparcialmente las condiciones de monitoreo luego de la liberación de los grupos, su influencia e importancia sobre el éxito de la reintroducción con base en el número de individuos establecidos e información obtenida. Esperamos que estas experiencias sirvan de referencia para ser tomadas en cuenta por programas similares, que se encuentran en proceso de implementación o que se vienen desarrollando en Latinoamérica.

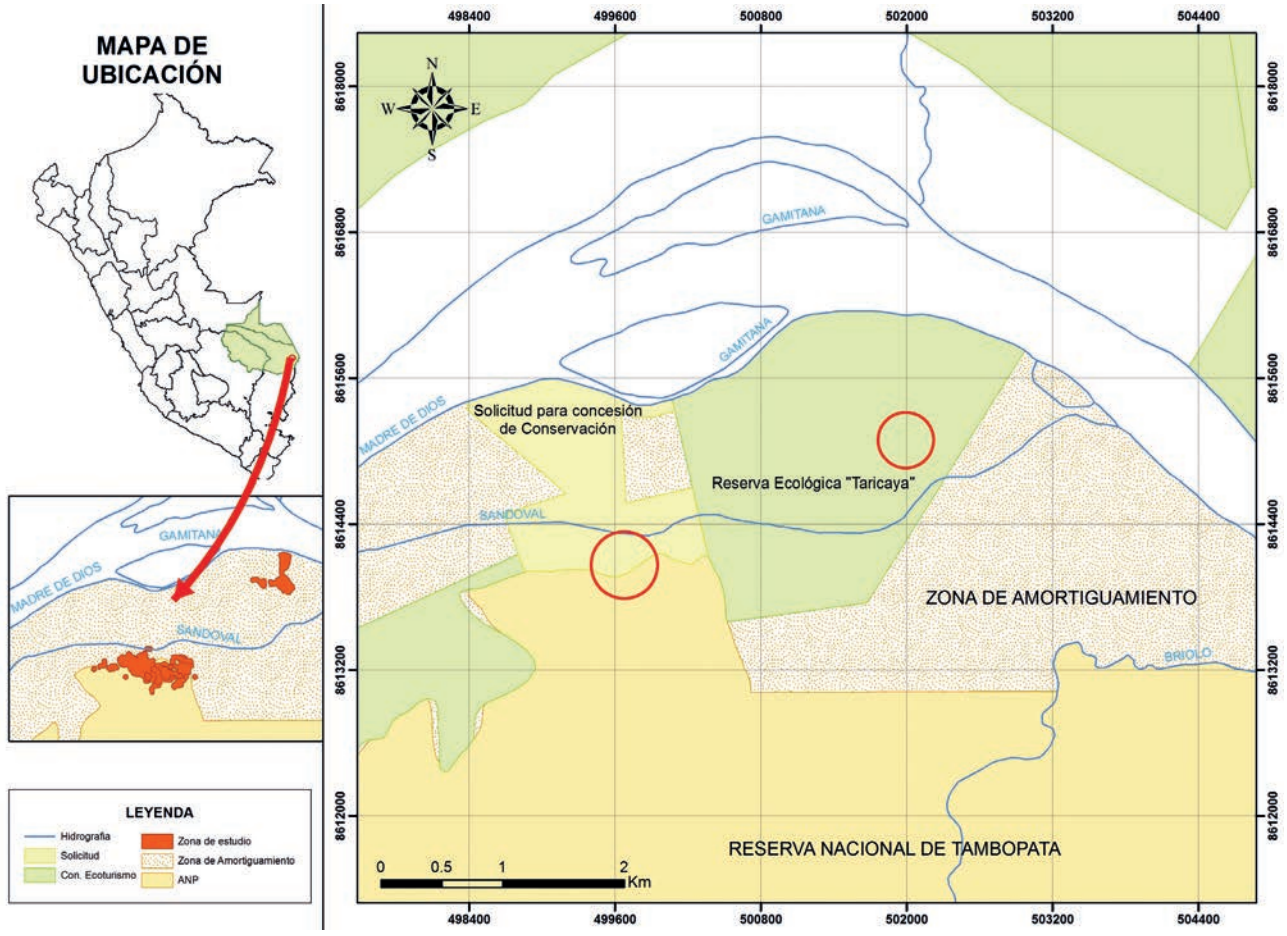


Figura 1. Ubicación del área de estudio.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de reintroducción

El espacio es parte de la distribución histórica natural de la especie y se encuentra ubicado geográficamente al margen derecho del río Madre de Dios (sector Gamitana), distrito y provincia de Tambopata (Lat. S 12º 32' 11,92"; Long. O 69º 00' 14,81"). Es un área compartida entre la Reserva Nacional Tambopata (RNT), solicitada para concesión con fines de conservación con 200 ha, y la Reserva Ecológica Taricaya (RET), solicitada para concesión con fines de ecoturismo con 476 ha. Ambas concesiones forman parte de la zona de amortiguamiento de la Reserva Nacional Tambopata (Figura 1).

La zona de vida corresponde a un bosque húmedo subtropical (Bh-S) en el sistema de Holdridge, con un rango de elevación ubicado entre los 150 y 250 m s. n. m. en selva baja. El bosque característico del área es un bosque aluvial inundable (BAi), que se desarrolla sobre terrenos planos o depresionados, localizados en áreas adyacentes al curso de ríos y quebradas con deficiencias de drenaje (INRENA 2003b).

El departamento presenta dos épocas marcadas por la frecuencia y la cantidad de precipitación: una seca de abril a octubre y una de lluvias de noviembre a marzo. La precipitación histórica anual promedio es de 2387 mm, la humedad relativa promedio anual es 83 % y la temperatura promedio anual es de 26,5 °C, según el Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI 2015).

### Grupo de estudio

Todos los monos araña reintroducidos proceden de Puerto Maldonado y fueron rehabilitados por el Centro de Rescate Taricaya, que cuenta con autorización para el manejo de animales silvestres según Resolución Administrati-

Tabla 1. Individuos liberados y situación actual.

| N° Grupo | Nombre | Sexo | Ingreso | | | Liberación | | | | Observaciones y ocurrencias | Situación actual |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Fecha | Edad | Peso (kg) | Fecha | Edad | Peso (kg) | T | | |
| 1 | Wollie | ♂ | Set-2009 | A | | Nov-2010 | A | 8.5 | No | Recaptura Jul-2012 por reportes de ataques | Preparación |
| | Dixon | ♂ | Set-2009 | A | | Nov-2010 | A | 8 | No | Se perdió rastro luego de la segunda semana | Desconocido |
| | Atila | ♀ | Set-2009 | A | | Nov-2010 | A | 7.5 | No | Se perdió rastro luego de la segunda semana | Desconocido |
| | Wolfie | ♀ | Set-2009 | J | | Nov-2010 | J | 5 | No | Se perdió rastro luego de la segunda semana | Desconocido |
| | Maqui* | ♀ | Jun-2009 | I | 1.15 | Nov- 2011 | J | 4.8 | No | Recaptura Set-2014 por separarse del grupo, liberada con el 4.to grupo en Oct-2014. | ---------- |
| 2 | Sambo | ♂ | Jul-2009 | I | 1.9 | Nov-2011 | J | 6 | No | Padre de Wawa | En libertad |
| | Abie | ♀ | Set-2009 | J | 2.7 | Nov-2011 | J | 6.5 | No | Madre de Wawa | En libertad |
| | Wawa | ♀ | | Nacida en vida libre Oct-2013 | En libertad | | | | | | |
| | Balou | ♂ | Oct-2009 | I | 1.7 | Nov-2011 | J | 4.8 | No | Deceso Dic-2011 por ataque águila harpía | Deceso |
| | Chamek | ♂ | Oct-2010 | J | 4.5 | Nov-2011 | Sa | 6.5 | No | Padre de Perú, deceso Feb-2014 por cacería | Deceso |
| | River | ♀ | Mar-2011 | A | 6.8 | Nov-2011 | A | 7.8 | No | Madre de Perú | En libertad |
| | Perú | ♂ | | Nacido en vida libre Jun-2013 | En libertad | | | | | | |
| 3 | Nicol | ♀ | Nov-2009 | I | 0.9 | May-2013 | Sa | 5.65 | Si | Recaptura Jul-2013 por rotura de húmero | Preparación |
| | Otto | ♂ | Oct-2010 | I | 2.25 | May-2013 | Sa | 7.95 | Si | Deceso Ago-2013 por ataque de águila harpía | Deceso |
| | Nizza | ♀ | Oct-2010 | I | 2.05 | May-2013 | Sa | 6.55 | Si | Deceso Ago-2013 por ataque de águila harpía | Deceso |
| | Simón | ♂ | Mar-2011 | A | 5.08 | May-2013 | A | 5.46 | Si | Recaptura Jul-2013, deceso Ago-2013 por enfermedad | Deceso |
| | Lucha* | ♀ | Set-2012 | A | 7.7 | May-2013 | A | 7.85 | Si | Recaptura Ago-2013 por ser la remanente del grupo | ---------- |

va N° 888-2008-INRENA-ATFFS-TAMBOPATA-MANU. Los monos liberados forman parte del «Programa de rehabilitación y reintroducción del mono araña (Ateles chamek) en el sureste de la Amazonia peruana», que cuenta con autorización por parte de la Dirección Regional Forestal y de Fauna Silvestre del Gobierno Regional de Madre de Dios, según Resolución Administrativa Nº 197-2012-GOREMAD-GGR-PRMRFFS-ATFFS-TAM-MANU. Este programa contiene protocolos a seguir para las etapas de rehabilitación, sociabilización, prelibración y monitoreo postliberación. Las liberaciones se hicieron en presencia de las autoridades correspondientes, además de contar con los permisos respectivos de investigación.

El primer grupo, de 4 individuos, fue dejado en libertad en noviembre de 2010; el segundo grupo, de 6 individuos, en noviembre de 2011; el tercer grupo, de 5 individuos, en mayo de 2013 y el cuarto grupo, de 8 individuos (6 nuevos y 2 recapturados), en octubre de 2014. La edad de los individuos, composición del grupo y más detalles se pueden observar en la Tabla 1.

## Toma y análisis de datos

Se consideraron dos criterios para evaluar el monitoreo postliberación de cada grupo: equipo humano-material y tiempo-metodología usados.

Tabla 1. (Continuación).

| N° Grupo | Nombre | Sexo | Ingreso | | | Liberación | | | | Observaciones y ocurrencias | Situación actual |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Fecha | Edad | Peso (kg) | Fecha | Edad | Peso (kg) | T | | |
| 4 | China | ♀ | Dic-2011 | I | 1.45 | Oct-2014 | J | 6.5 | Si | Recaptura Dic-2014 por absceso en la rodilla tras caída de árbol, liberada en Abr-2015. | En libertad |
| | Shushu | ♀ | May-2012 | I | 1.05 | Oct-2014 | J | 5.4 | Si | Recaptura Dic-2014 por rotura de dedo del pie con exposición de hueso, liberada en Abr-2015. Jul-2015 fisura de fémur, tratada en campo. | En libertad |
| | Chola | ♀ | Jun-2012 | I | 1.1 | Oct-2014 | J | 5.9 | Si | Recaptura Oct-2014 por aislarse del grupo, luego de ataque de águila harpía, liberada en Nov-2014. | Desconocido |
| | Maya | ♀ | Set-2012 | J | 2.6 | Oct-2014 | Sa | 6.3 | Si | Se juntó con el 2.do grupo | En libertad |
| | Lyla | ♀ | Ago-2013 | Sa | 5 | Oct-2014 | A | 6.8 | Si | Recaptura Nov-2014 por miasis infectada y liberada luego de 3 semanas | En libertad |
| | Lucha | ♀ | Set-2012 | A | 7.7 | Oct-2014 | A | 7.8 | Si | Se incorpora al grupo en Ago-2013. Madre de Gaia | En libertad |
| | Gaia | ♀ | | Nacida en vida libre May-2015. Posibles padres Martin o Sambo | En libertad | | | | | | |
| | Martin | ♂ | Jul-2014 | A | 7.7 | Oct-2014 | A | 8 | Si | Recaptura Oct-2014 por aislarse del grupo luego de ataque de águila harpía | Preparación |
| | Maqui | ♀ | Jun-2009 | I | 1.15 | Oct-2014 | A | 7.3 | Si | Se incorporó al grupo un mes antes de la liberación, recapturada Oct-2014 por separarse del grupo luego de evento de ataque de harpía. | Preparación |

(*) Individuos recapturados y liberados con otro grupo; T: telemetría; A: adulto, Sa: Subadulto, J: Juvenil, I: infante (Van Roosmalen & Klein 1988).

El primer criterio se clasifica como: no preparado, parcialmente preparado o preparado. El cual es determinado según la evaluación combinada del equipo humano y los materiales usados durante el seguimiento. Se considera los materiales como: básico, cuando solo se cuenta con campamento base; medio, cuando se cuenta con campamento base y GPS; completo, cuando se cuenta con campamento base, GPS y equipo de telemetría VHF. Para el equipo humano, la condición «A» es cuando se cuenta con un profesional de campo y voluntarios rotativos sin experiencia de campo, y la condición «B» cuando se cuenta con profesionales de campo, asistentes y voluntarios rotativos sin experiencia de campo.

El segundo criterio se clasifica como: malo, regular o bueno. El cual es determinado por la evaluación combinada del tiempo y la metodología utilizada. Se considera si el tiempo de seguimiento fue menor a 1 mes, de 1 a 3 meses o mayor a los 3 meses, y si se usó o no una metodología definida previamente.

Luego, teniendo en cuenta los criterios anteriores, mediante una matriz se identifican las diferentes condiciones encontradas (inadecuada, aceptable o adecuada) y a partir de esto se analiza el éxito del grupo, la importancia e influencia del monitoreo en términos de número de individuos establecidos y calidad de información obtenida.

## RESULTADOS

Se describe el contexto de la liberación, cómo se realizó el seguimiento para los diferentes grupos de acuerdo con cada criterio y se presentan los resultados del monitoreo.

**Grupo 1**: constituido por 4 individuos liberados en noviembre de 2010, en época de lluvia, cuando hay más disponibilidad de frutos en el bosque. El grupo pasó 1 mes en el ambiente de preliberación y se suministró alimento en comederos aéreos.

Criterio 1: equipo humano conformado por 1 biólogo con experiencia de campo y 2 voluntarios rotativos sin experiencia de campo; campamento base para descanso y materiales de cocina.

Criterio 2: seguimiento de 2 semanas, 2 días por semana y 3 horas de observación por día; sin metodología definida previamente, solo se realizaron conteos de individuos.

Resultado 1: luego de 2 semanas, se perdió el grupo y se desconoció el paradero de los individuos. No se obtuvo ninguna información importante.

**Grupo 2**: constituido por 6 individuos liberados en noviembre de 2011, en época de lluvia, cuando hay más disponibilidad de frutos en el bosque. El grupo pasó 1 semana en el ambiente de preliberación y no se ofreció alimento luego que fueron dejados en libertad.

Criterio 1: equipo humano conformado por 1 biólogo con experiencia de campo, 1 asistente con experiencia de campo y 2 voluntarios rotativos sin experiencia de campo; campamento base con materiales de cocina, escritorio, binoculares y GPS.

Criterio 2: los 3 primeros meses de seguimiento, 3 días por semana, con algunas pernoctadas, de 3 a 6 horas de observación por día, se realizaban llamados vocalizando el nombre «*chamek*» para ubicar al grupo; con una metodología definida previamente, se registraron datos grupales del patrón de actividad, dieta y uso de hábitat. Los 4 meses posteriores, se realizaron solo conteos semanales, pues los encuentros eran cada vez más difíciles debido a que los monos dejaron de responder al llamado.

Resultado 2: luego de 1 mes, se pierdió un individuo por ataque de águila harpía. Después de 3 meses, se consideró al grupo logrado o establecido. A los 7 meses, se dejó de seguir al grupo porque ya no se les encontró. Se obtuvo buena cantidad de información sobre su comportamiento y se elaboró un reporte técnico de investigación científica.

**Grupo 3**: constituido por 5 individuos liberados a finales de mayo de 2013, a inicios de la época seca, cuando hay baja disponibilidad de alimento natural. Se usó ambiente de preliberación por 1 semana, pero al evidenciar la presencia de águila harpía cerca del ambiente se recapturó a todo el grupo y fue puesto en libertad a 2 km del sitio anterior. Se suministró alimento diario en comederos aéreos por un periodo de 2 meses, al nivel del sotobosque durante el primer mes y a nivel del dosel en el segundo mes. Luego de este periodo, se recapturó al grupo y fue soltado nuevamente a 600 m del sitio de liberación anterior y sin suministro de comida. Al estar los individuos condicionados a la comida, se les hizo descender al suelo, donde fueron inmovilizados físicamente usando mallas de contención.

Criterio 1: equipo humano conformado por 2 biólogos con experiencia de campo y 3 voluntarios entrenados pero sin previa experiencia de campo; campamento base con materiales de cocina, escritorio, binoculares, GPS y equipo completo de telemetría VHF (collares con transmisores, antena y receptor Telenax™).

Criterio 2: seguimiento de 3 meses , 4 días por semana, de 6 a 8 horas de observación por día con pernoctadas, se utilizó la telemetría para todos los individuos del grupo; con una metodología definida, se registraron datos grupales e individuales sobre patrón de actividad, dieta y uso de hábitat.

Resultado 3: luego de 7 semanas, se recapturó a un individuo por no seguir al grupo (posteriormente murió en cautiverio). Después de 8 semana, se recapturó a otro individuo por rotura de húmero. A inicios del tercer mes, se reportaron 2 decesos por ataque de águila harpía. Finalmente, a las 12 semanas, se recapturó al último individuo por encontrarse sin grupo. Ningún individuo quedó en libertad. Se obtuvieron buenos resultados sobre el comportamiento y se elaboró un informe técnico de investigación científica.

**Grupo 4**: constituido por 8 individuos liberados en octubre de 2014, a inicios de la época de lluvia, cuando hay más disponibilidad de frutos en el bosque. No se usó ambiente de preliberación ni se suministró alimento en comederos aéreos. El sitio donde fueron soltados se encuentra a 1 km del área de liberación común.

Criterio 1: equipo humano conformado por 1 biólogo con experiencia de campo, 3 asistentes de campo entrenados (1 veterinario y 2 biólogos) y 2 voluntarios rotativos sin experiencia de campo; campamento base mejor acondicionado con materiales de cocina, escritorio, primeros auxilios, binoculares, dos GPS y un equipo completo de telemetría VHF (collares con transmisores, antena y receptor Telenax™).

Criterio 2: los 3 primeros meses de seguimiento, 5 días por semana, 6 horas promedio de observación por día y con pernoctadas, se utilizó la telemetría con todos los individuos; con una metodología definida, se registraron datos grupales e individuales sobre patrón de actividad, dieta y uso de hábitat. Desde el cuarto mes hasta la actualidad, solo se realizan conteos y visitas semanales, con o sin pernoctadas, para observar el estado de los animales.

Resultado 4: se recapturaró a 5 individuos por motivo de caídas, heridas y separación del grupo; 3 de 5 individuos recapturados fueron soltados posterior a su recuperación. En mayo de 2015, se reportó el nacimiento de una cría hembra (el tercero del programa que ocurre en vida libre). Un informe técnico de investigación científica se encuentra en preparación.

Tabla 2. Condición de monitoreo

| Criterio 1 | | | Criterio 2 | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Materiales | Equipo humano | | Tiempo | Metodología | |
| | A | B | | No definida | Definida |
| Básico | No preparado | No preparado | < 1 mes | Malo | Regular |
| Medio | No preparado | Medio preparado | 1-3 meses | Malo | Bueno |
| Completo | Medio preparado | Preparado | >3 meses | Regular | Bueno |

| Condiciones de monitoreo | | | |
|---|---|---|---|
| Tiempo - Metodología | Equipo humano - Material | | |
| | No preparado | Medio preparado | Preparado |
| Malo | Inadecuado | Inadecuado | Inadecuado |
| Regular | Inadecuado | Aceptable | Aceptable |
| Bueno | Inadecuado | Aceptable | Adecuado |

## Condición de monitoreo

Mediante el uso de la matriz, se determinaron 5 tipos de condición inadecuada, 3 de aceptable y 1 de adecuado. Se observó que el monitoreo con el primer grupo se desarrolló en una condición inadecuada (c), el segundo grupo en una condición aceptable (c), el tercer y cuarto grupo en una condición adecuada (a) (Tabla 2).

### Condición inadecuada:

a. Equipo humano-material preparado y tiempo-metodología malo.
b. Equipo humano-material parcialmente preparado y tiempo-metodología malo.
c. Equipo humano-material no preparado y tiempo-metodología malo.
d. Equipo humano-material no preparado y tiempo-metodología regular.
e. Equipo humano-material no preparado y tiempo-metodología bueno.

### Condición aceptable:

a. Equipo humano-material preparado y tiempo-metodología regular.
b. Equipo humano-material parcialmente preparado y tiempo-metodología regular.
c. Equipo humano-material parcialmente preparado y tiempo-metodología bueno.

### Condición adecuada:

a. Equipo humano-material preparado y tiempo-metodología bueno.

## Intervenciones

Durante todo este periodo se realizaron 10 intervenciones: 4 fueron por condiciones de salud, de las cuales 2 ocurrieron por presentar fracturas (Nicol y Shushu), 1 por infección cutánea a raíz de una miasis (Lila) y 1 por absceso a nivel de la rodilla que

Figura 2. Mono araña hembra reintroducido.

afectaba el desplazamiento (China); 3 recapturas debido a que los individuos no respondieron bien al proceso de liberación (Simón, Martín y Chola); 2 ocurrieron porque los individuos se separaron del grupo (Wollie y Maqui); 1 (Lucha) por ser el remanente de su grupo (Tabla 1).

De las 10 recapturas se volvieron a soltar 6 individuos, después de recuperarse o reincorporarse a un nuevo grupo. Estas recapturas fueron realizadas usando en primer lugar la persuasión, ofreciendo comida para luego inmovilizarlos físicamente, utilizando una malla de contención; solo en una oportunidad se usó la inmovilización química.

## Situación de monos liberados

Del total de individuos liberados, por primera vez, se desconoce la situación del 19 % (4 individuos) y se conoce la situación actual del 81 % (17 individuos ), de este último grupo el 29 % (5 individuos) fue reportado como deceso (3 por ataque de águila harpía, 1 por cacería y 1 muerto en cautiverio postrecaptura), el 24 % (4 individuos) fue recapturado y aún se encuentran en preparación para una nueva oportunidad y el 47 % (8 individuos) se encuentra en libertad y reproduciéndose (3 del segundo grupo y 5 del cuarto grupo). Se han reportado 3 nacimientos en libertad, 2 de ellos en el año 2013, del segundo grupo, y 1 en el año 2015, del cuarto grupo; encontrándose en libertad un total de 11 individuos establecidos (Figura 2).

## Información obtenida

Solamente con el primer grupo no se tiene ningún tipo de documento o reporte relevante sobre los individuos; con el segundo se obtuvieron datos grupales sobre patrón de actividad, dieta y uso de hábitat; con el tercer y cuarto se obtuvieron datos grupales e individuales de patrón de actividad, dieta y uso de hábitat. Existen reportes técnicos, presentaciones en simposios y congresos sobre los resultados tanto del monitoreo como del programa de reintroducción

en general (Bello *et al.* 2012b, 2012c, 2013, 2014). Además, se encuentra en preparación una tesis de postgrado sobre el comportamiento de monos araña reintroducidos.

Aparte de los datos recolectados con la metodología definida para el seguimiento, también se registraron eventos como: encuentros entre grupos liberados (segundo con el tercero en agosto de 2013 y segundo con el cuarto en octubre de 2014), reportes de nacimientos, decesos, caídas, heridas, fracturas, comportamiento antipredatorio frente a águila harpía y comportamiento social.

## DISCUSIÓN

En términos de grupos establecidos, se puede decir que el segundo y cuarto grupo fueron exitosos para el objetivo del programa de reintroducción, que es restablecer una población autosostenible en un área que fue parte de su distribución histórica. En términos de monitoreo postliberación, de acuerdo con los criterios de este estudio, el primer grupo se liberó en una condición inadecuada y se considerada como no exitoso. El segundo, que se desarrolló en una condición aceptable, es considerado como exitoso, al igual que el cuarto que también tuvo una condición adecuada de monitoreo. Sobre el tercer grupo, a pesar de que ningún individuo se estableció por las recapturas y muertes, es considerado como exitoso, pero solo en términos de monitoreo postliberación, pues se obtuvieron datos importantes sobre el comportamiento grupal e individual, se elaboraron informes técnicos de investigación y se conoce la situación final de cada individuo.

Según Trayford & Farmer (2012), luego de analizar 70 programas de reintroducción de primates alrededor del mundo, los principales problemas para el monitoreo postliberación fueron la falta de capacidad humana y financiera, la localización, el seguimiento y la identificación individual de primates. Monitorizar a los grupos fue una actividad difícil. Debido a la falta de experiencia y de equipo necesario no se pudo realizar un seguimiento adecuado al primero, con lo cual se perdió valiosa información. Con el segundo, a pesar de estar mejor preparados y motivados, la localización de los monos liberados continuó siendo una tarea difícil, si no hubiera sido porque ellos respondían al llamado tipo grito *chamek* o porque nos encontraban luego de realizar los llamados, posiblemente no se hubieran podido encontrar. A pesar de esto, el grupo fue seguido por siete meses, realizando conteos y tomando datos importantes sobre su comportamiento (patrón de actividad, dieta y uso de hábitat); hubo días que tomó muchas horas de búsqueda y recorrido, sin saber que probablemente habían estado descansando sobre un árbol cercano y tan solo no respondían, siendo este uno de los motivos por los que se detuvo el seguimiento, además que comenzaron a desplazarse hacia áreas inaccesibles e inundables.

Farmer *et al*. (2010) mencionan que el uso de la telemetría puede aumentar la tasa de sobrevivencia de los animales liberados y que podría incluso incrementar el éxito de los programas de reintroducción (Trayfor & Farmer 2012). Para este estudio, el uso de telemetría desde el tercer grupo ayudó significativamente al seguimiento, mejorando el tiempo de localización y, por ende, la observación de los animales para la toma de datos tanto individual como grupal. De 13 individuos liberados con radio collar, se conoce la situación actual de casi todos ellos, a excepción de uno (Chola) que se perdió. Además, permitió encontrar las carcasas de los individuos que fueron atacados por águila harpía, ubicar a los que se separaron del grupo y aquellos que no lo seguían. En esta experiencia también se observó que el uso de la telemetría aumentó eficientemente el área e intensidad de búsqueda, que fue de 0,5 – 0,8 km desde el punto inicial de referencia anterior, en comparación con métodos tradicionales de localización (Fedigan *et al.* 1988) o cuando hay individuos que son difíciles de ubicar y fáciles de perder (Strier & Mendes 2009).

El equipo humano involucrado en el monitoreo influyó directamente en la cantidad y calidad de toma de datos. Con el primer grupo, la falta de presencia continua en campo para seguir a los monos influyó negativamente en el resultado final, perdiendo a los animales. Para el segundo, a pesar de realizar un seguimiento de siete meses, la falta de personal para mantener una presencia continua afectó los datos recolectados, debido a que solo se contaba con una persona experimentada para esta actividad y al no tener personal de recambio, se perdía información en los

días de descanso o bajaba la calidad en la toma de datos. A partir del tercer grupo, se mejoró lo descrito anteriormente y se comenzó a involucrar más profesionales con experiencia de campo, aumentando la cantidad de datos recolectados y la calidad de los mismos, teniendo incluso oportunidad de recolectar información individual, que permitió observar cómo los monos han respondido al proceso, de manera que ayudó a decidir cuándo estos ya podían ser considerados como logrados, al comenzar a mostrar un comportamiento similar a sus conespecíficos de vida libre, en términos de patrón de actividad, dieta y uso de hábitat (Bello *et al*. 2012c, 2013, 2014). Mención especial se hace a los voluntarios que colaboraron de manera rotativa en el monitoreo, cuya función principalmente era de acompañamiento y observación. Solo en algunos casos los voluntarios fueron entrenados, ayudando positivamente en la recolección de datos.

De 70 programas de reintroducción analizados por Trayford & Farmer (2012) el 77 % realizaba observaciones luego de la liberación y el tiempo varió de 2 semanas a 1 año aproximadamente; de este total, el 18 % realizó un seguimiento entre 1 - 3 meses, el 14 % entre 6 - 12 meses, el 4 % por más de 12 meses, el 64 % no especificaron el tiempo. Según el programa de reintroducción de *A. chamek*, el monitoreo postliberación debería realizarse de manera intensiva durante los 3 primeros meses, y sin limitarse solo a observar la presencia o condición de los animales, sino también a tomar datos de manera metódica sobre el patrón de actividad, dieta y uso de hábitat (Bello *et al*. 2012a).

Los resultados muestran que el monitoreo varió en cada liberación. El primer grupo fue seguido solo por 2 semanas hasta que se perdió, el segundo por 7 meses hasta que fue difícil de encontrarlos, el tercero por 3 meses porque no quedó ningún individuo en libertad y el cuarto por 18 meses (hasta el momento). Estas diferencias se debieron principalmente a las condiciones en que fueron monitoreados cada uno de ellos. Luego de 3 meses de seguimiento, se realizan solo conteos semanales para observar la condición de los animales, por dos motivos; primero, porque es difícil mantener el mismo esfuerzo de manera constante y segundo, porque se disminuyó la presencia humana para incentivar la independencia de los monos; motivos similares a los reportados por Trayford & Farmer (2012), quienes mencionan que muchos programas disminuyen el tiempo o frecuencia de monitoreo por la falta de recursos humanos y financieros o por la necesidad de incrementar la independencia de los primates.

El proyecto de reintroducción de *Ateles geoffroyi* en la península de Nicoya reportó 10 recapturas de 21 monos que fueron soltados, las recapturas se presentaron en 5 hembras por alejamientos del sitio de liberación hacia centros poblados y en 5 machos por comportamiento agresivo. De las hembras recapturadas, 4 se separaron posterior a los 15 meses, solo 1 se separó luego de 8 días (Guillen *et al.* 2006). Para el presente estudio, se tuvo que realizar 10 recapturas de 21 monos, 1 hembra (Maqui) que se separó luego de más de 2 años de encontrarse con su grupo, este comportamiento probablemente se debe a que las hembras suelen dejar su propio entorno para encontrar otro (Chapman *et al.* 1989; Van Roosmalen & Klein 1988); 1 macho (Wallie), que después de casi 2 años de encontrarse en libertad fue recapturado por reportarse ataques del mono hacia los visitantes de un lugar turístico, esto motivado en parte por los guías quienes se acercaban al área donde se había establecido Wallie para llamarlo y ofrecerle comida, creando una situación de riesgo por este mal manejo y criterio de usar al mono como atractivo. La mayoría de las recapturas fueron motivadas por temas de salud y estos animales fueron soltados posterior a su recuperación o se encuentran en preparación para próximas liberaciones. Otras recapturas se dieron porque los individuos no respondieron bien al proceso de adaptación.

La comunidad de monos que se encuentra en libertad pertenece al segundo y cuarto grupo, tienen entre 2 y 5 años establecidos en el área, se encontraron en total 8 individuos adultos (1 macho y 7 hembras) y 6 nacidos en vida libre. Esta población podría tener un crecimiento similar a la de *Ateles geoffroyi* reintroducida en la isla Barro Colorado en Panamá (Bello *et al.* 2013), que con un grupo inicial de 1 macho y 4 hembras, creció hasta 28 individuos en un periodo de 44 años (1960-2003), lo que ocurrió al asegurar la protección del hábitat y ofrecer suministro alimenticio durante las primeras etapas (Milton & Hopkins 2005).

Mediante el *software* SCILAB, se construyó un modelo para el programa de reintroducción con el fin de observar el crecimiento de la la comunidad de primates liberada y la dinámica frente a eventos de caza, enfermedades y periodos de frío extremo para la zona

(friajes). Al considerar que la cautividad podría influir en la reproducción, en el modelo se usó una tasa de natalidad de 0,08 y una función de reintroducción que iba a disminuir con el tiempo y ser cero cuando la población alcanzara 30 individuos. El modelo predijo que si el grupo crece en los próximos años y mantiene un número alto de integrantes, sería capaz de resistir y recuperarse de eventos desfavorables, pero podría extinguirse si no se continuaba con las reintroducciones hasta contar con un número adecuado de monos que puedan mantenerse por sí solos (Bello *et al.* 2013).

Las diferentes experiencias de monitoreo se debieron principalmente al grado de preparación al momento que ocurrieron las liberaciones. Cuando se liberó al primer grupo, se tuvo buenas intenciones, pero no se contó con la experiencia y preparación necesarias. Un punto de quiebre que ayudó a mejorar en todo sentido, fue que el programa de reintroducción se encontrara en proceso de aprobación, momento en el cual se hicieron ajustes, luego de la primera experiencia fallida, cambiando basicamente la etapa postliberación y definiendo una adecuada metodología para el seguimiento y la toma de datos. En febrero de 2012, después de pasar todos los requisitos solicitados por el Estado peruano, finalmente se logró la aprobación y reconocimiento legal del programa. Actualmente es el único programa de reintroducción de primates en Perú reconocido legalmente. Otro motivo que contribuyó a mejorar fue el hecho de que el área seleccionada se encuentra dentro de la Reserva Nacional Tambopata, lo que obligó a pedir permiso de investigación para ingresar y reportar anualmente los resultados del monitoreo, esto fue un incentivo para trabajar de manera técnica y así poder continuar las investigaciones.

Otros aspectos a considerar que pueden influenciar o afectar son el periodo cuando se realizan las liberaciones y el nexo que se crea con el área de liberación para evitar alejamientos o perdida de individuos. Solamente el tercer grupo fue soltado durante la temporada seca y de baja disponibilidad de alimento, por eso se decidió apoyarlos con comida por un largo tiempo, hasta observar que mejoraban en la búsqueda y encuentro de alimento. Es recomendable, entonces, solo realizar liberaciones en épocas cuando hay alta disponibilidad de alimento en bosque. El nexo común para todos los grupos fue la presencia humana, la baja frecuencia de esta para realizar el seguimiento con el primero hizo que este se alejara y perdiera. El no suministro de comida suplementaria y la disminución de presencia de los investigadores luego del tercer mes de seguimiento para el segundo y cuarto hizo que los animales aumentaran su área de acción.

Estudios revelan que la presencia prolongada de personas luego de la liberación podría aumentar las relaciones positivas con humanos y evitar un alejamiento de las personas (Trayford & Farmer 2012); según nuestras experiencias, consideramos que los primeros días y semanas son las más importantes, pues durante estas pueden ocurrir muchos eventos desfavorables. Las recapturas se realizaron más en este periodo, es por ello que la presencia humana es continua en este lapso, para poder actuar o intervenir en caso de que sea necesario y así aumentar la probabilidad de éxito de sobreviviencia para cada individuo. Además, conforme pasa el tiempo, los animales comienzan a mostrar menos interés hacia los evaluadores, a usar mejor el bosque y a demostrar un comportamiento similar a los de vida libre (Bello *et al.* 2012c, 2013, 2014). Es necesario recordar que estos son animales que pasan por un proceso largo de rehabilitación, en en cual se invierte tiempo, dinero y mucho esfuerzo, entonces asegurar su bienestar es y seguirá siendo prioridad y se intervendrá cada vez que sea necesario para asegurar al final una población autosostenible.

## CONCLUSIONES

El proceso de rehabilitación fue igual para todos los grupos, el tipo de liberación fue planificado de acuerdo a las características de cada uno y el monitoreo postliberación fue de menos a más. Los criterios seleccionados determinaron la condición de monitoreo, siendo inadecuada para el primer grupo, aceptable para el segundo y adecuada para el tercer y cuarto. Nuestros resultados demuestran que el equipo humano-material y el tiempo-metodología usada para el seguimiento influyeron directamente en el resultado y éxito de los grupos, en términos de número de individuos establecidos y calidad de información obtenida.

Las condiciones de monitoreo determinadas en este estudio pueden ayudar a mejorar el diseño del seguimiento y a la toma de decisiones de programas de liberación que se vienen implementando en Latinoamérica, ya que permiten identificar las posibles situaciones en las que se desarrollará el monitoreo y los resultados que se podrían obtener.

El uso de una metodología adecuada, de equipos como la telemetría y personal idóneo para el trabajo de campo permitió aumentar el éxito, facilitó la localización de los monos para observar la condición de cada uno de ellos y recolectar información relevante sobre su comportamiento y adaptación al medio.

El monitoreo postliberación no previene las muertes o pérdidas, pero permite saber que pasó con los animales liberados, tener información completa de cada uno de ellos, justificar y saber explicar el motivo del éxito o fracaso individual o grupal, no solo en número de sobrevivientes en libertad sino también con datos individuales sobre su comportamiento. Además, en el caso de este estudio, fue importante porque permitió realizar recapturas de aquellos que no estuvieron preparados, para darles una segunda oportunidad con otro grupo en un futuro; y cuando fue necesario permitió realizar intervenciones *in situ*, aumentando el éxito de supervivencia.

El monitoreo puede estar bien planificado y preparado, pero hay eventos que pueden ocurrir que hacen que el grupo no logre ser exitoso, como lo acontecido en la tercera experiencia de reintroducción. La respuesta individual al proceso de liberación, los accidentes y la pérdida de integrantes por ataque de águila harpía fue determinante para considerarlo como no exitoso.

Las primeras semanas son los más importantes para animales que provienen del cautiverio y que han pasado por un proceso de rehabilitación, el seguimiento debe ser continuo para actuar ante cualquier eventualidad. De acuerdo a nuestras observaciones, tres meses es el tiempo mínimo para obtener datos sobre cómo estos se establecen en el área según el patrón de actividad, dieta y uso de hábitat. Si la capacidad humana y financiera lo permite, es recomendable seguir con un monitoreo sistemático y a largo plazo, pero en caso que no se pueda mantener constante, es importante continuar como mínimo con una condición aceptable de seguimiento que permita observar la condición de los individuos, tomar datos de su comportamiento y reportar cualquier otro evento (nacimientos, decesos, etc).

Finalmente, como línea de investigación futura, a corto plazo se plantea realizar estudios sobre la ecología de los monos que ya se encuentran establecidos y obtener datos actuales sobre su ámbito de hogar, comportamiento, interacciones sociales, variaciones estacionales de dieta, etc. A mediano plazo, analizar la influencia de los monos araña reintroducidos en la recuperación y regeneración natural del bosque. A largo plazo, restablecer poblaciones en otras zonas donde la especie se encuentre extinta, con el objetivo de crear algún tipo de conexión (corredor) entre grupos reintroducidos y poblaciones de vida libre.

## AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Rescate Taricaya, la Reserva Ecológica Taricaya, Projects Abroad, la Reserva Nacional Tambopata, la Dirección Regional Forestal y Fauna Silvestre de Madre de Dios. Especialmente a: Carmen Capuñay, María Belén Aguirre, Roxana Cachique, Ernesto Fernández, Rachel Kilby, Richard Munday, Dennys Gongora, Anouk Voisin, Anthony Denice, Paulin Toulemonde, Margaux Kosmala, Annaik Van Gerven, Alicie Giuchi y a todos los que nos apoyaron en algún momento durante el monitoreo postliberación.

## BIBLIOGRAFÍA

Beck BB (2012) Training and the Development of Survival - Critical Behaviors in Captive-Born Golden Lion Tamarins. PSGB (Primate Society of Great Britain) Spring Meeting 2012. *Primate Eye* 107: 7.

Bello R (en preparación) *Comportamiento de monos arañas (Ateles chamek) reintroducidos en el sureste de la amazonia peruana*. Tesis de postgrado. Universidad Nacional Agraria la Molina. Lima, Perú.

Bello R, Timson S, Rosemberg F, Aguirre M & W Escate (2012a). *Programa de Rehabilitación y Reintroducción del mono araña, Ateles chamek (Humboldt, 1812), en el sureste de la Amazonia Peruana*. Gobierno Regional de Madre de Dios, Resolución Administrativa Nº 197-2012-GORE-MAD-GGR-PRMRFFS-ATFFS-TAM-MANU. Febrero 2012.

Bello R, Timson S, Rosemberg F & M Aguirre (2012b) Importancia del primer programa de reintroducción de monos arañas *Ateles chamek* (Humboldt, 1812) en Madre de Dios. En: *Memoria del I Congreso Regional de Investigación y Monitoreo Biológico en Áreas Naturales Protegidas y Corredores de Conservación*. Madre de Dios, Perú. Pp. 27

Bello R, Escate W, Timson S, Aguirre M, Rosemberg F & D Gongora (2012c) Preliminary results of the reintroduction of a group of spider monkeys *Ateles chamek*, in the southeast of the peruvian amazon. En: *Abstracts of XXIV International Primatology Society Congress*. Cancún, México.

Bello R, Timson S, Rosemberg F, Voisin A & W Escate (2013) Resultados y proyecciones sobre el programa de reintroducción de monos arañas *Ateles chamek* (Humboldt, 1812) en el

sureste de la amazonia peruana. En: *Libro de resúmenes II Simposio de Primatología en el Perú*. Iquitos, Perú. Pp. 26

Bello R, Escate W, Capuñay C, Timson S, Rosemberg F, Munday R & R Kilby (2014) Comportamiento de un grupo de monos arañas *Ateles chamek* reintroducidos en el sureste de la amazonia peruana y monitoreados mediante radio telemetría. En: *Libro de resúmenes IV Simposio Investigación y Monitoreo Biológico en Áreas Naturales Protegidas y Corredores de Conservación en la Región*. Madre de Dios, Perú. Pp. 19

Bennett J (1992) A glut of gibbons in Sarawak – Is rehabilitation the answer? *Oryx*, 26(03):157-164.

Cayford J & S Percival (1992) Born captive, die free. *New Scientist* 133(1807):29.

Chapman C, Fedigan M, Fedigan L & L Chapman (1989) Post-weaning resource competition and sex ratios in spider monkeys. *OIKOS* 54:315-319,

Cheyne SM (2009) Challenges and opportunities of primate rehabilitation gibbons as a case study. *Endangered Species Research* 9(2):159-165.

Cowlishaw G & R Dunbar (2000) *Primate Conservation Biology*. The University of Chicago Press. London, UK. Pp. 365-379.

Farmer KH, Honig N, Goossens B & Jamart A (2010) Habitat Ecologique et Liberté des Primates: Re-introduction of Central Chimpanzees to the Conkouati-Douli National Park, Republic of Congo. En: Soorae PS (ed.) Global re-introduction perspectives: 2010 - additional case- studies from around the globe. IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group. Abu Dhabi, UAE. Pp. 231-237.

Fedigan LM, Fedigan L, Chapman C & KE Glander (1988). Spider monkey home ranges: A comparison of radio telemetry and direct observation. *American Journal of Primatology* 16(1):19-29.

Fischer J & DB Lindenmayer (2000) An assessment of the published results of animal relocations. *Biological Conservation* 96(1):1-11.

Griffiths B, Scott J, Carpenter JW & C Reed (1989) Translocation as a species conservation tool: Status and strategy. *Science* 245:477-480.

Guillen F, Varela I, Janik D & M List (2006). Informe técnico: Resultados preliminares del proyecto de reintroducción del mono araña (*Ateles geoffroyi*) en la reserva biológica privada bosque escondido, península de Nicoya. Informe Técnico - Fundación Restauración de la Naturaleza. Península de Nicoya, Costa Rica. 40 pp.

INRENA (Instituto Nacional de Recursos Naturales) (2003a) *Plan Maestro de la Reserva Nacional Tambopata*. INRENA. Lima, Perú. 214 pp.

INRENA (Instituto Nacional de Recursos Naturales) (2003b) *Mapificación y evaluación forestal del bosque de producción permanente del departamento de Madre de Dios*. INRENA. Lima, Perú. 70 pp.

IUCN/SSC (2013) *Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations*. Version 1.0. IUCN Species Survival Commission. Gland, Switzerland. viiii + 57 pp.

IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group (2002) Guidelines for Nonhuman Primate Re-introductions. Special Primate Issue. *Re-introduction NEWS* 21(6):29-57.

King T, Chamberlan C & A Courage (2011) Assessing initial re-introduction success in long-lived primates by quantifying survival, reproduction, and dispersal parameters: Western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in Congo and Gabon. *International Journal of Primatology* 33(1):134-149.

Konstant WR & RA Mittermeier (1982) Introduction, reintroduction and translocation of neotropical primates: past experiences and future possibilities. *International Zoo Yearbook* 22:69-77.

Mathews F, Orros M, Mclaren G, Gelling M & R Foster (2005) Keeping fit on the ark: Assessing the suitability of captive-bred animals for release. *Biological Conservation* 121(4):569-577.

Milton K & M Hopkins (2005) Growth of a Reintroduced Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*) Population on Barro Colorado Island, Panama. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM & L Luccke (eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. Springer. New York, USA. Pp 417-435.

SENAMHI (2015) Datos históricos. http://www.senamhi.gob.pe/main_mapa.php?t=dHi (Consultado el 20-VIII-2015).

Strier KB & SL Mendes (2009) Long-term field studies of South American primates. En: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW & KB Strier (eds.) *South American primates: Developments in primatology: Progress and prospects III*. Springer. Chicago, USA. Pp. 139-155.

Trayford HR & KH Farmer (2012) An assessment of the use of telemetry for primate reintroductions. *Journal for Nature Conservation* 20(6):311-325

UICN (1987) *The IUCN position statement on translocation of living organisms: introductions, re-introductions, and restocking*. IUCN. Gland, Switzerland. 20 pp.

UICN (1998) *IUCN Guidelines for Re-introductions*. Prepared by the IUCN/SSC Re-introductions Specialist Group. IUCN. Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 20 pp.

UICN (2002) *Guidelines for the placement of confiscated animals*. Preparated by the IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and ERWDA, Abu Dhabi, UAE. 24 pp.

Van Roosmalen M & L Klein (1988) The Spider Monkey, Genus *Ateles*. En: Mittermeier R, Rylands A, Coimbra-Filho A & G Fonseca (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Volumen 2. World Wildlife Fund. Washington, USA. Pp. 455-537.

Wilson AC & MR Stanley Price (1994) Reintroduction as a reason for captive breeding. En: Olney PJS, Mace GM & ATC Feistner (eds.) *Creative Conservation: Interactive management of wild and captive animals*. Chapman & Hall. London, UK. Pp. 243-264.

Wolf CM, Griffith B, Reed C & SA Temple (1996) Avian and Mammalian Translocations: Update and Reanalysis of 1987 Survey Data. *Conservation Biology* 10:1142-1154.

Wolf CM, Garland T & B Griffith (1998) Predictors of avian and mammalian translocation success: Reanalysis with phylogenetically independent contrasts. Biological Conservation 86:243-255.

# Historia y estado actual de los primates no humanos introducidos en Puerto Rico

Janis González-Martínez

*Caribbean Primate Research Center, Universidad de Puerto Rico-Recinto de Ciencias Médicas, San Juan, Puerto Rico.*

janis.gonzalez@upr.edu.

**Resumen**

Primates han sido introducidos en Puerto Rico desde 1938 con el establecimiento de la colonia de monos en Cayo Santiago. No todas las colonias de primates establecidas en PR han sido tan seguras como Cayo Santiago. Huidas de otras colonias han llevado a la introducción accidental de monos Rhesus, patas y monos ardilla al ambiente. Desde 1962 existen poblaciones libres de monos Rhesus y patas en el suroeste de PR descendientes de animales escapados del Laboratorio de Primates de La Pargüera. En el periodo entre 1993 a 2010, la población de Rhesus aumentó un 703 % y los patas presentaron una variación poblacional de 940 %. Desde abril de 2008 hasta enero de 2014, agencias del gobierno alegan que han exterminado 3236 monos (2188 patas y 1048 Rhesus). La experiencia ha sido que los proyectos de control poblacional terminan debido a la pobre productividad y por falta de fondos. Luego de esto, las poblaciones comienzan un proceso de recuperación y reinvasión.

**Abstract**

**History and current status of the populations non-human primates introduced in Puerto Rico**

Primates have been introduced in Puerto Rico since 1938 with the establishment of the monkey colony in Cayo Santiago. Not all primate colonies established in PR have been as safe as Cayo Santiago. Escapes from other colonies have led to the accidental introduction of Rhesus monkeys, patas, and squirrel monkeys into the environment. Since 1962, there are free-ranging populations of Rhesus and patas monkeys in southwest PR descendants of animals escaped from the La Pargüera Primate Laboratory. Between 1993 and 2010, the population of Rhesus increased by 703% and the patas presented a population variation of 940%. From April 2008 to January 2014 government agencies claim to have exterminated 3,236 monkeys (2,188 patas and 1,048 Rhesus). The experience has been that population control projects end due to poor productivity and lack of funds. After this the populations begin a process of recovery and re-invasion.

**Palabras clave** Centro de Investigación de Primates del Caribe, Erythrocebus patas, Macaca mulatta, primates introducidos.

**Key words** Caribbean Primate Research Center, Erythrocebus patas, Macaca mulatta, primates introducidos (introduced primates).

Janis González-Martínez (2018) Historia y estado actual de los primates no humanos introducidos en Puerto Rico. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 639-649.

## INTRODUCCIÓN

La introducción de los primates no humanos en el Caribe no es un evento nuevo. Hace más de 300 años, el comercio entre África Occidental y las Antillas estuvo muy activo (McGuire 1974). Desde África, vinieron esclavos así como importaciones de oro, marfil, pieles, gomas, pimienta, hierbas, loros y monos (Denham 1987; Lippold 1989). La introducción de los monos verdes, *Chlorocebus aethiops*, en las islas caribeñas de St. Kitts, Nevis y Barbados y la introducción de monos mona (*Cercopithecus mona)* en la isla de Granada fue resultado directo de los intercambios comerciales (Sade & Hildebrech 1965; Poirier 1972; McGuire 1974; Denham 1987; Lippold 1989; Glenn 1997). Los primates no humanos no son nativos a Puerto Rico (PR) y la introducción de estos en 1938 a la isla fue un evento reciente.

## I. Las colonias de primates en Puerto Rico

### *Cayo Santiago (CS) (1938-presente)*

En diciembre de 1938, el doctor Clarence R. Carpenter trajo 409 monos Rhesus (*Macaca mulatta*) de la India a Cayo Santiago con el propósito de establecer una colonia para la investigación de primates (Altmann 1962; Carpenter 1972; Rawlins & Kessler 1986; Dunbar 2012; Kessler & Rawlins 2016). Desde entonces, Cayo Santiago (18°09'N, 65°44'O; Figura 1), una isla de 38,5 hectáreas situada a un kilómetro de la costa sureste de Puerto Rico y ubicada a 67 kilómetros de San Juan, ha proporcionado un sitio único para la investigación sobre el comportamiento social, ecología y biomedicina en monos Rhesus.

Todos los monos en Cayo Santiago transcurren libremente por la isla. Es la más antigua colonia de su tipo en el mundo que ha sido mantenida operando continuamente y sirviendo como fuente de investigación internacional en la biología de primates durante 75 años (Rawlins & Kessler 1986; Kessler & Rawlins 2016). A los animales se les proporciona alimentos, agua, atención veterinaria y otros cuidados de conformidad con las regulaciones y leyes federales y políticas institucionales. A través de los años la población residente en la isla ha fluctuado de 200 animales hasta la población actual (2015) de casi 1700 individuos distribuidos en siete grupos sociales.

La colonia es operada y administrada por el Centro de Investigación de Primates del Caribe también conocido como *Caribbean Primate Research Center* (CPRC, por sus siglas en inglés), de la Universidad de Puerto Rico (UPR). El CPRC se encarga específicamente de mantener los animales en condiciones seminaturales para la investigación biomédica no invasiva y estudios de comportamiento. Todos los monos en Cayo Santiago son descendientes directos de los 409 individuos originales importados de la India y liberados en la isla en diciembre de 1938 (Carpenter 1972; Rawlins & Kessler 1986; Widdig *et al* 2016). La identidad, fecha de nacimiento, sexo, línea materna, la paridad de las hembras, y la fecha de la muerte (en su caso) son conocidas para todos los animales que han vivido en la isla desde 1956.

El CPRC mantiene una extensa base computarizada de datos demográficos de aproximadamente 10 700 animales, que contiene hasta 12 generaciones de monos Rhesus de Cayo Santiago trazadas a través de líneas maternas. Otra base de datos de información genética contiene los genotipos de paternidad y maternidad para todos los monos nacidos desde 1990, así como muchos de los animales de más edad. Widdig *et al.* (2016) presentan un resumen extenso de estudios genéticos llevado a cabo en monos Rhesus de Cayo Santiago durante los últimos 40 años. Un reciente análisis de polimorfismos de nucleótido único (SNP), reveló que la colonia de Cayo Santiago representa la población más pura de origen de India de cualquier población de monos Rhesus en cualquier lugar de los Estados Unidos (EE. UU.) (Kanthaswamy *et al.* 2010). No todas las colonias de primates establecidas en PR han sido tan seguras como Cayo Santiago. Huidas de otras colonias han llevado a la introduccion accidental de monos Rhesus, patas y monos ardilla al ambiente (Figura 2).

### *El Laboratorio de Fisiología Perinatal (LFP) (1956-1970)*

En el 1956, el Laboratorio de Fisiología Perinatal ubicado en San Juan y adscrito a los Institutos Nacionales de la Salud (*National Institutes of Health* [NIH], por sus siglas en inglés), asumió la responsabilidad de la colonia de monos situada en Cayo Santiago y expandió el progra-

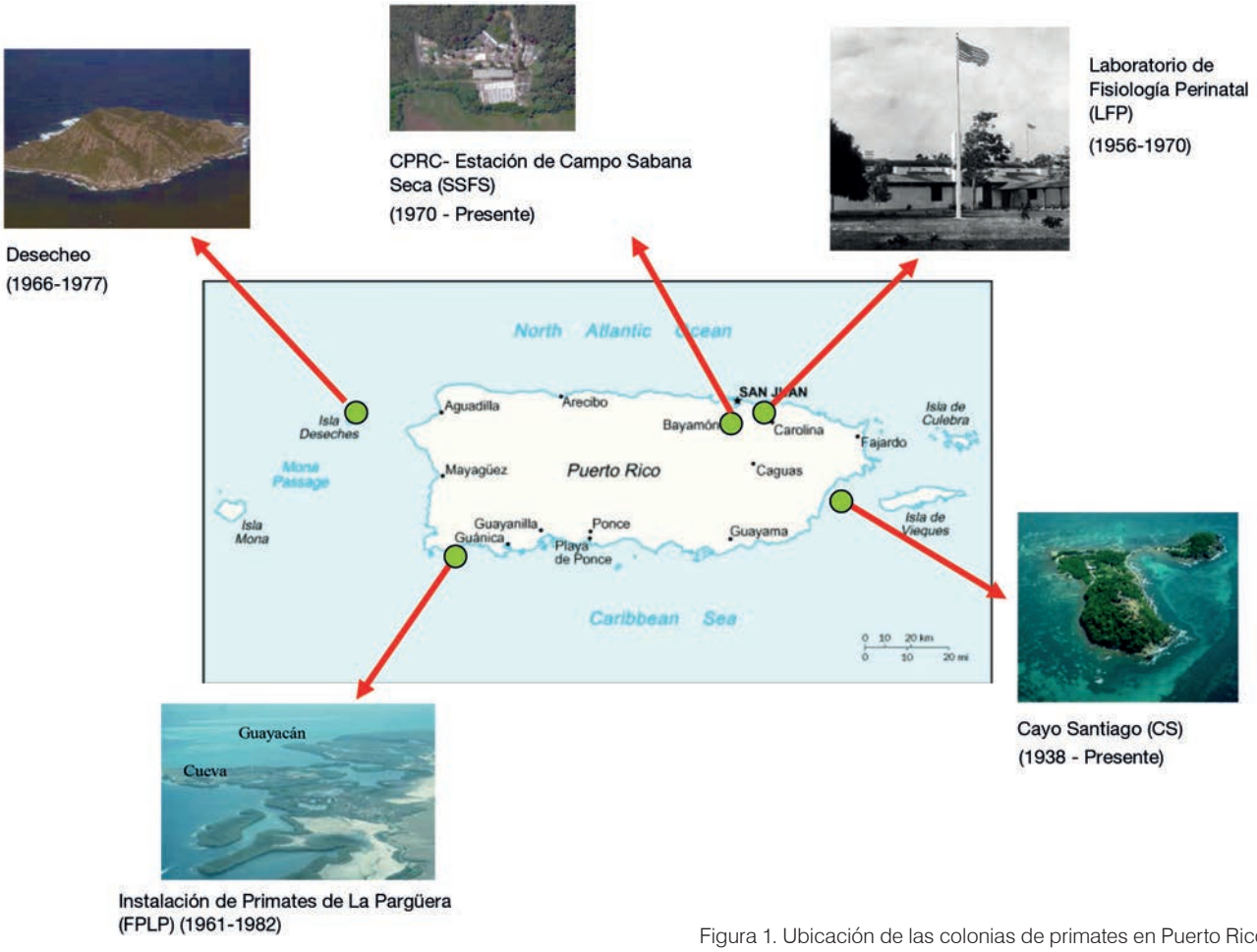


Figura 1. Ubicación de las colonias de primates en Puerto Rico.

ma de crianza y estudios de primates a otros islotes alrededor de PR (Figura 1). La función del LFP era investigar la naturaleza y el mecanismo de acción de factores perinatales en desordenes neurosensoriales en la infancia y la niñez. El enfoque de los estudios era mayormente sobre la causa y prevención de perlesía cerebral (NINDB 1971). Utilizaban monos Rhesus como modelo animal para estudios sobre el crecimiento y desarrollo del sistema nervioso y su estructura y organización funcional. El LFP llegó a ser uno de los más extensos centros de investigación de fisiología perinatal en el mundo (Longo 2013).

### *El Laboratorio de Primates de La Pargüera (LPLP) (1961-1982)*

En 1961 con el auspicio del Laboratorio de Fisiología Perinatal del NIH, se estableció la segunda colonia para la crianza y estudio de primates en Puerto Rico (Koford 1965). El Laboratorio de Primates de La Pargüera (LPLP) consistía de un almacén en el poblado de La Pargüera y dos islotes conocidos como Cueva y Guayacán (17°58'N, 67°05'O) frente a la costa suroeste de Puerto Rico en el municipio de Lajas. Los factores que decidieron el establecimiento de una colonia de primates en Cueva y Guayacán fueron climatológicos (Drickamer 1974). El área de La Pargüera es árida y precipitaciones pluviales se limitan a menos de 80 cm al año mientras que el promedio en Cayo Santiago es 163 cm de lluvia por año (Rawlins & Kessler 1986). El establecimiento de otra colonia de primates en aproximadamente la misma latitud que Cayo Santiago, pero con un régimen de precipitación y humedad diferente, hicieron posible estudios comparativos en los patrones de crianza y otras adaptaciones ecológicas de monos Rhesus (Koford 1965; Vandenbergh 1967; Vessey 1968; Vandenbergh & Vessey 1968; Varley & Vessey 1977; Kerber *et al.* 1979; Rawlins & Kessler 1985; Kessler & Rawlins 2016).

La liberación de monos Rhesus en el LPLP fue un proceso gradual que se llevó a cabo durante un periodo de dos años. Entre 1961 a diciembre de 1963, 278 mo-

Figura 2. Especies de primates introducidos en Puerto Rico: a) mono patas (*Erythrocebus patas*), b) monas patas, c) mono rhesus (*Macaca mulatta*), d) mono ardilla (*Saimiri sciureus*). Foto: Mike Morel.

nos Rhesus fueron trasladados a Isla Cueva e Isla Guayacán para más estudios sobre la conducta social y la reproducción del mono Rhesus (Koford 1965; Figura 3). La mayoría de los monos (92 %) habían sido capturados en la India y el resto había sido trasladado de Cayo Santiago (Vandenbergh 1967). Desde el establecimiento del LPLP, los monos se movían entre ambas islas y la costa suroeste de PR. La migración desde las islas era mínima pero por lo general los animales regresaban diariamente, debido a que se les proveía alimento y agua y que la densidad poblacional en las mismas era baja (Vandenberg 1989). En el 1970 la colonia del LPLP pasó a ser administrada por la UPR/CPRC.

A principios de la década del 1970, el gobierno de EE. UU. decidió aumentar las colonias de reproducción de varias especies de primates en PR para satisfacer la demanda doméstica de estos animales para estudios biomédicos y la producción y prueba de vacunas contra el polio (Bermant & Lindburg 1975). En 1971, NIH trajo monos patas al LPLP para aumentar el número de especies de primates disponibles en las instalaciones y para llevar acabo investigaciones de reproducción y comportamiento social en esa especie (Loy 1989). La primera evidencia de migración de los monos patas hacia la costa suroeste de PR fue en 1974 (Loy 1974).

En enero de 1974, la Administración de Drogas y Alimentos (FDA, por sus siglas en inglés) contrató a la UPR para aumentar el tamaño de las poblaciones en las instalaciones del Laboratorio de Primates de La Pargüera (LPLP) (Ebbesson 1978). El contrato estaba basado en el mantenimiento y reproducción de un total de 500 monos Rhesus, 300 de los cuales iban a ser suplidos por el CPRC, de los 360 individuos ya residentes en las islas, y los restantes 200 animales iban a ser suplidos por FDA (Meier 1981). El primer incumplimiento con las condiciones contractuales por parte de la FDA ocurrió a los seis meses de haber establecido el convenio cuando en lugar de traer a Isla Cueva, 200 animales según lo acordado, aumentó el número a 603 individuos, sin aumentar los fondos económicos para su mantenimiento y a

Figura 3. Foto aérea del Laboratorio de Primates de La Pargüera (LPLP) compuesta por las islas Cueva y Guayacán. Sierra Bermeja y áreas circundantes en los municipios de Lajas y Cabo Rojo fue por más de 30 años la de mayor actividad de monos Rhesus y patas en la región. Fotografía: USGS.

pesar de las advertencias de los investigadores y primatólogos del LPLP sobre las consecuencias negativas que esto iba a ocasionar en el comportamiento social de los animales residentes en las islas (Ebbesson 1978; Meier 1981; Phoebus 1989). Tal y como se había advertido, este aumento súbito en la densidad poblacional de monos en las islas, ocasionó el desplazamiento de monos recién traídos a las instalaciones, por monos residentes de grupos sociales estables (Phoebus 1989).

Entre 1962 y 1977, el tamaño de la población de monos Rhesus en las islas aumentó un 382 % de 361 a 1446 individuos (Tabla 1) (Ebbesson 1978; Kerber *et al*. 1979). El número de monos patas en la colonia aumentó de 5 individuos en 1971 a 149 en 1981 (Loy & Loy 1987; Loy 1989; Kessler *et al* 1983; González-Martínez 1998).

Tabla 1. Distribución de la población de monos Rhesus en Isla Cueva en marzo 1975 (Kerber et al. 1979) y septiembre de 1977 (Ebbesson 1978).

| Estructura Poblacional | marzo 1975 | septiembre 1977 |
|---|---|---|
| Hembras Adultas | 137 | 707 |
| Machos Adultos | 74 | 98 |
| Hembras Juveniles | 52 | 145 |
| Machos Juveniles | 98 | 171 |
| Total | 361 | 1.446 |

A partir de 1977 no se añadieron más animales al LPLP excepto por nacimientos (Ebbesson 1978). En 1979, el CPRC terminó el proyecto de cría de monos Rhesus en el LPLP y la FDA removió los monos Rhesus de las instalaciones hacia otra isla en Estados Unidos (Phoebus 1989). Durante 1979-1980 alrededor de 1400 monos Rhesus fueron transferidos desde las islas Cueva y Guayacán hacia *Morgan Island* (32.46°N 80.52°O), una isla deshabitada de 1817 hectáreas localizada a 48 kilómetros de la costa del estado de Carolina del Sur (Taub & Mehlman 1989).

En 1982 la UPR cerro el LPPL y 106 monos patas residentes en las islas Cueva y Guayacán fueron atrapados y removidos a la Estación de Campo de Sabana Seca del *Caribbean Primate Research Center* (Kessler *et al.* 1983). Se desconoce precisamente cuantos monos fueron desplazados de las islas del LPLP hacia la costa suroeste de PR. Sin embargo, un informe de la FDA indicó que un total de 175 monos Rhesus y 54 monos patas estaban clasificados como desaparecidos y se desconocía

el número preciso residiendo fuera de las instalaciones en la costa y áreas adyacentes (Meier 1981).

Durante el período de 1979 y 1989, dos operadores independientes contratados por la UPR/CPRC, capturaron 221 monos (168 Rhesus y 53 patas) en la región de la Sierra Bermeja y áreas adyacentes en los municipios de Lajas y Cabo Rojo (González-Martínez 1995). Sierra Bermeja es una cadena de dos colinas paralelas que transcurre de este a oeste y localizada a 4,5 km al noroeste de los islotes del Laboratorio de Primates de La Pargüera (LPLP) (Figura 3) (Montgomery *et al.* 1994). El programa de captura financiado por el CPRC fue terminado en 1985 debido a la falta de fondos.

### *Desecheo (1966-1977)*

En 1966 se introdujo otra población de monos Rhesus en la isla de Desecheo, una pequeña isla (1,2 km$^2$) deshabitada sin fuente de agua dulce permanente, localizada a 20 km de la costa oeste de PR (Figura 1). Un grupo de 56 monos provenientes de Cayo Santiago fue liberado en Desecheo para un estudio comparativo sobre el comportamiento, adaptación social y la ecología de monos Rhesus en un ambiente hostil y en Cayo Santiago (Morrison & Menzel 1972). Una vez que el estudio terminó en 1971, los monos se abandonaron en Desecheo (Evans 1989). Hasta el año 1988, un total de 151 habían sido removidos de Desecheo (Evans 1989). A pesar de varios intentos para erradicar la población, actualmente se desconoce cuántos monos Rhesus permanecen en esta isla.

### *El Centro de Investigación de Primates del Caribe (CPRC) (1970 – Presente)*

En 1970 ceso operaciones el Laboratorio de Fisiología Perinatal (LFP) y se establece lo que actualmente se conoce como el *Caribbean Primate Research Center* (CPRC). El CPRC es una unidad de investigación y educación de la UPR. Este se estableció en un terreno de 166 hectáreas de bosque subtropical de karso a unos 15 kilómetros al oeste de San Juan (Figura 1). A pesar de que se estableció nominalmente en junio de 1970, en realidad su origen se remonta a 1938 con el inicio de la colonia de monos Rhesus en Cayo Santiago y el Laboratorio de Fisiología Perinatal en San Juan (Rawlins & Kessler 1986). El CPRC mantiene una extensa bibliografía de todos los estudios que se han llevado a cabo utilizando monos Rhesus provenientes o derivados de Cayo Santiago y la cual se puede acceder a través del siguiente portal de internet: http://cprc.rcm.upr.edu/.

El CPRC consiste de cuatro instalaciones; (1) la isla de Cayo Santiago, (2) la Estación de Campo Sabana Seca, (3) el Laboratorio de Morfología y Genética de Primates y, (4) el Laboratorio de Virología. Actualmente (2015) la población de monos Rhesus del CPRC consiste de 4930 monos distribuidos entre Cayo Santiago y la Estación de Campo en Sabana Seca.

La Estación de Campo Sabana Seca (*Sabana Seca Field Station* [SSFS], por sus siglas en inglés), es la sede administrativa y base de operaciones para el CPRC y el programa de cuidado de los animales. Varias especies de primates del Nuevo y Viejo Mundo se han mantenido en este lugar con el propósito de investigación de comportamiento y biomédica. A través del tiempo en esta facilidad se han mantenido colonias de monos rhesus, monos patas (*Erythrocebus patas*), *Macaca fascicularis*, *Macaca arctoides*, *Macaca nemestrina, Chlorcebus aethiops*, monos ardilla bolivianos y guyanés (*Saimiri boliviensis, Saimiri sciureus), Aotus trivirgatus*, *Cebus capucinus,* y *Cebus apella* (Dunbar 2012). Desde el 1990 el CPRC ha sido una colonia cerrada donde solamente residen y se utilizan monos Rhesus descendientes o residentes de Cayo Santiago.

Durante 1976, 1977 y 1978 actos separados de vandalismo a los corrales que albergaban monos ardilla dieron lugar a la fuga de un total de 107 individuos al bosque circundante a SSFS (Kessler: com. pers.). Un censo realizado en 1984 reveló una población de unos 155 individuos de monos ardilla (Marriot *et al.* 1983). Otro censo en 1994 detectó en estado silvestre aproximadamente 35 individuos (Kessler: com. pers.). En 1989 PR fue severamente afectado por el huracán Hugo y en 1998 por el huracán Georges. Se sospecha que los huracanes causaron una disminución de la población de monos ardilla (Kessler: com. pers.)

Pérez-Vélez *et al.* (2012) llevó a cabo un estudio por siete meses con observaciones directas y estaciones de cebo combinado con cámaras en el bosque secundario a lo largo de 9,11 km$^2$ de la zona kárstica de Toa Baja, PR. Encontraron dos poblaciones de monos Rhesus y dos poblaciones de monos ardilla en el bosque circundante a la Estación de Campo de Sabana Seca. El origen de las poblaciones de monos Rhesus es incierta, pero se especula que son descendientes de monos escapados de

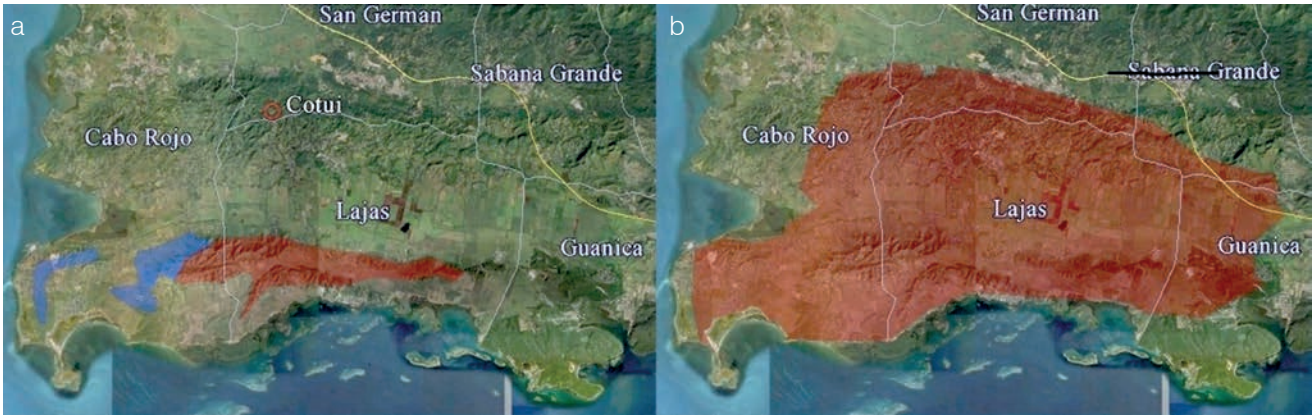


Figura 4. a) Dispersión de las poblaciones de monos patas (azul) y Rhesus (rojo) en el suroeste de Puerto Rico 1993-2006; b) distribución combinada de monos patas y Rhesus (2007-2014). Fotografía cortesía de DRNA y Google Earth.

SSFS o producto del tráfico ilegal de animales que luego son liberados en los bosques. Pérez-Vélez *et al.* estimaron el tamaño de la población de monos Rhesus en 85-105 individuos con una densidad de la población de 25,5 individuos/km$^2$. El estimado de la población de monos ardilla fue de 70-90 monos con densidad de población de 21,4 individuos/km$^2$. Del total de 9,11 km$^2$ que conformaban el área de estudio, ambas poblaciones de ambas especies se concentraban en 3,73 km$^2$.

## II. El estado actual de las poblaciones de monos Rhesus y monos Patas en la costa suroeste de Puerto Rico

### *Ecología de las poblaciones de monos en Puerto Rico*

El primer y único estudio sistemático que ha documentado la ecología de los monos Rhesus y patas en la costa suroeste de PR fue el realizado por González-Martínez (1995, 1998). Este estudio intensivo de campo (1990-1993) produjo los primeros datos disponibles sobre la abundancia y distribución de estas poblaciones. Documentó las densidades poblacionales, determinó el número y composición de los grupos, el uso de recursos y hábitat, patrones de apareamiento y natalidad, el impacto en la flora y fauna nativa, y estableció opciones de manejo. La metodología utilizada para establecer el tamaño y la distribución de las poblaciones incluía animales con collares radiotransmisores para así poder encontrar los individuos, identificar grupos sociales y hacer censos confiables. Se encontró que la mayor actividad para ambas especies ocurría mayormente en las áreas adyacentes a Sierra Bermeja. Esta es una cadena de dos colinas paralelas que transcurre de este a oeste y localizada a 4,5 km al noroeste de los islotes Cueva y Guayacán (Figura 3) (Montgomery *et al*. 1994).

En 1993, la población de monos patas en la región suroeste de PR consistía de aproximadamente 120-150 individuos en cuatro grupos sociales. La densidad poblacional en el área de estudio era 0,96 individuos/km$^2$. Utilizaban un área de aproximadamente 27 km$^2$ y mostraban preferencia por determinados tipos de hábitat mientras que activamente evitaban otros. La actividad reproductiva estaba altamente asociada con la distribución de lluvia en la región. La actividad de apareamiento coincidía con la época de mayor precipitación (agosto-noviembre) mientras que la época de nacimientos coincidía con la época de menor precipitación (enero-mayo) (González-Martínez 1995, 1997, 1998, 2004).

Se encontró dos poblaciones de monos Rhesus en la región. Una residente en áreas adyacentes a la Sierra Bermeja en los municipios de Lajas y Cabo Rojo y otra en el sector Cotui del municipio de San Germán, ubicado a aproximadamente 10 km al norte de la Sierra Bermeja. En 1993 el tamaño de la población de monos Rhesus en Sierra Bermeja era de 65 a 85 individuos. Utilizaban un área de residencia de 3,7 km$^2$ para una densidad poblacional de 18,9 individuos/km$^2$ pero solamente 0,68 individuos/km$^2$ tomando en consideración el área total de estudio (125 km$^2$) (Figura 4a). Información sobre ambas especies ha sido publicada (González-Martínez 1995, 1997, 1998, 2004; González-Martínez & Kessler 2008;

Jensen *et al.* 2004). La población de monos Rhesus en San Germán consistía de uno o dos grupos con aproximadamente 40-45 individuos. Debido a lo accidentado del terreno y la densidad de la vegetación no fue posible obtener un censo preciso de esta población.

Un estudio en el 2006 encontró que, comparado con datos del 1993, el número de monos patas en la región había aumentado en un 328 % (Massanet & Chism 2007). Estimaron que el tamaño de la población era entre 514 a 621 individuos. Además, la densidad poblacional también había aumentado a 2,99 individuos/km$^2$, un aumento de 212 %. El tamaño promedio de los grupos reflejó un aumento de 26 a 52 individuos, mientras que la dispersión geográfica solamente había aumentado en un periodo de tiempo de 13 años por 38 %, de 125 km$^2$ en el 1993 a 172 km$^2$ en el 2006.

En 2004 el DRNA en colaboración con el Departamento de Agricultura de EE. UU. (USDA, por sus siglas en inglés) propuso erradicar las poblaciones de monos en la región suroeste de PR en supuestamente un plazo de 5 años (USDA/APHIS, 2004). En 2008 el gobierno de PR le asignó un presupuesto de $1,8 millones para el proyecto.

El DRNA estima que desde abril de 2008 hasta enero de 2014 la población de monos patas en el suroeste alcanzó su mayor abundancia en abril de 2010, con cerca de 1410 individuos y que la población de macacos Rhesus alcanzó su mayor abundancia en junio de 2009, con aproximadamente 915 individuos (López-Ortiz 2013). Las agencias alegan que han exterminado 3236 monos (2188 patas y 1048 Rhesus) en el suroeste de PR. Desde el 2014 el proyecto está detenido por falta de fondos (López-Ortiz: com. pers.)

## DISCUSIÓN

Las poblaciones de primates introducidas en el Caribe comparten muchas características. No tienen depredadores naturales, todas las especies se caracterizan como muy tímidas y evasivas y las medidas de erradicación han sido en gran medida infructuosas. El hecho de que sean tan esquivos hace que sean temas difíciles de estudiar y crea una serie de limitaciones. No todas las colonias de primates que se establecieron en Puerto Rico fueron tan seguras como Cayo Santiago. El problema de los monos introducidos al ambiente debido a fugas accidentales, actos vandálicos, y eventos naturales han ocasionado el establecimiento de poblaciones libres de monos Rhesus, monos patas, y monos ardilla en la isla.

El uso de métodos letales para controlar las poblaciones inicialmente puede remover unos individuos y parecer productivo a corto plazo. A menos que el esfuerzo sea consistente y continuo, en realidad la recolección o rendimiento realizado inicialmente será nada más que una cosecha. Los individuos removidos serán reemplazados rápidamente, ya que esta remoción representa solamente mortalidad compensatoria (Caughley & Sinclair 1994; Reynolds & Peres 2006). La mortalidad o recolección realizada por esta metodología simplemente reemplaza otras fuentes de mortalidad, así abriendo espacio para el reclutamiento de individuos nuevos, jóvenes y más vigorosos a través de la natalidad natural, ya que esta metodología dejará en el campo algunas hembras vivas ofreciendo así oportunidad para la recuperación de la población.

Mientras se reduce una población por capturas y remoción de individuos, su densidad poblacional se reduce y el programa de control tendrá que cubrir más área por animal, de forma geométrica y la captura por unidad esfuerzo se reduce (Caughley & Sinclair 1994; Reynolds & Peres 2006). A la misma vez, la proporción de la población cosechada (recolectada) va disminuyendo continuamente. El resultado final de esta relación comúnmente es la «extinción económica» de un proyecto cuando se acerca al umbral vertical de la curva de esfuerzo de captura, por parecer poco «costo-efectivo» ya que el programa de captura requiere una inversión enorme de tiempo y esfuerzo para capturar o eliminar los pocos animales restantes igual o mayor que el esfuerzo necesario para eliminar los primeros miles en combinación. Este ha sido el caso con los esfuerzos a través de los años para capturar primates en las islas del Caribe donde han sido introducidos (Evans 1989; Schaffner 1996; Horrocks and Baulu 1988; Poirier 1972; McGuire 1974; Lippold 1989).

En 1996 el CPRC desarrolló e implementó un programa piloto para controlar los daños a cultivos agrícolas y evitar la dispersión y expansión de las poblaciones de monos Rhesus y patas (González-Martínez 2006; González-Martínez & Kessler 2008). Para el manejo y control del crecimiento poblacional y la eventual

erradicación de los monos patas, se recomendó la implantación de un método novedoso, a largo plazo, no disruptivo y sutil que comprendía la manipulación de la estructura demográfica y reproductiva de la población a la vez que minimizaba la posibilidad de expansión y dispersión de los monos a otras áreas. Los monos Rhesus serían removidos vivos a través de la captura de grupos sociales completos.

Para demostrar la viabilidad del proyecto, se capturaron y esterilizaron 23 monos patas (González-Martínez & Kessler 2008). Estos métodos tienen la ventaja de garantizar anticoncepción y, al dejar las gónadas intactas, tiene la ventaja de tener efectos mínimos sobre el comportamiento. Durante el proyecto piloto la reducción en fertilidad de las monas patas procedía según calculado y provisto en la metodología del proyecto y se demostró la efectividad de la captura viva de los grupos sociales completos de monos Rhesus. El proyecto piloto también documento que ambas especies son susceptibles a desarrollar adición a las trampas ya que varios individuos fueron atrapados en múltiples ocasiones. El fenómeno de adicción a las trampas puede acelerar el proceso de control y manejo de las poblaciones siempre y cuando, el proyecto no incluya el uso de métodos letales (Coughley & Sinclair 1994; Krebs 1998). El proyecto finalizó en 1999 por falta de fondos económicos.

Un programa similar al sugerido por el CPRC para controlar las poblaciones de monos patas en el suroeste de PR fue implementado exitosamente en Hong Kong para controlar poblaciones de macacos. Esta es la primera ciudad en el mundo en llevar a cabo un programa de anticonceptivos/castración para controlar una población silvestre de macacos (Wong & Ni 2000; Shek & Cheng 2010). En el 1999 el gobierno de Hong Kong inició un programa de anticonceptivos a gran escala para controlar la población de macacos Rhesus e híbridos en la ciudad (Wong & Chow 2004). En 2012, más de 2000 macacos habían sido tratados. Entre estos, 650 monas fueron esterilizadas permanentemente por tubectomía endoscópica, esto representa aproximadamente el 60-70 % de las hembras en las poblaciones de macacos en Hong Kong. El programa ha sido efectivo ya que la tasa de natalidad se redujo de 68,9 % en 2008 a 30,2 % en 2012 (Cheng 2014).

En conclusión, cualquier plan de acción debe tomar en cuenta sus consecuencias ya que cabe la posibilidad que las acciones propuestas agraven el problema en lugar de solucionar el mismo. Es probable que la utilización de métodos letales haya causado la dispersión de estas poblaciones a otras áreas donde antes no existían (Figura 4b). Futuras líneas de investigación incluyen determinar si la utilización de métodos letales para controlar las poblaciones de monos Rhesus y patas en el suroeste de PR han causado (1) el desarrollo de aversión a las trampas, (2) que los monos sobrevivientes aumenten la distancia que mantienen de los humanos y (3) el desplazamiento de las poblaciones hacia la región montañosa del país. Las consecuencias podrían ser catastróficas para la agricultura ya que el problema con los monos no estará contenido a algunas áreas de la región suroeste, sino que estará generalizado por todo el país.

## BIBLIOGRAFÍA


Altmann SA (1962) A field study of the sociobiology of Rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Annals of the New York Academy of Science*. 102 (2):338-435.

Bermant G & DG Lindburg (eds.) (1975) *Primate Utilization and Conservation*. Wiley & Sons. New York, USA. 196 pp.

Carpenter CR (1972) Breeding colonies of macaques and gibbons on Santiago Island, Puerto Rico. En: Beveridge WIB (ed.) *Breeding Primates*. Karger. Basel, Switzerland. Pp. 76-87.

Caughley G & ARE Sinclair (1994) *Wildlife Ecology and Management*. Wiley. New York, USA. 334 pp.

Cheng WW (2014) *A review of the management measures of feral macaques in Hong Kong*. Master thesis. University of Hong Kong. Hong Kong, China. 106 pp.

Denham WW (1987) *West Indian green monkeys: problems in historical biogeography*. Karger. New York, USA. 78 pp.

Drickamer LC (1974) A ten-year summary of reproductive data for free-ranging *Macaca mulatta*. *Folia Primatologica* 21:61-80.

Dunbar DC (2012) Physical anthropology at the Caribbean Primate Research Center: past, present, and future. En: Wang Q (ed.) *Bones, Genetics, and Behavior of Rhesus Macaques: Macaca Mulatta of Cayo Santiago and Beyond*. Developments in Primatology: Progress and Prospects. Springer-Verlag. New York, USA. Pp. 1-35.

Ebbesson SO (1978) Breeding and maintenance of Rhesus monkeys. Technical proposal to Food and Drug Administration. On file at the Caribbean Primate Research Center/ University of Puerto Rico/Medical Sciences Campus.31 pp.

Evans MA (1989) Ecology and removal of introduced Rhesus monkeys: Desecheo Island National Wildlife Refuge, Puerto Rico. *Puerto Rico Health Sciences Journal* 8:139-156.

Glenn ME (1997) Group size and group composition of the Mona monkey (*Cercopithecus mona)* on the island of Grenada, West Indies. *American Journal of Prirnatology* 43:167-173.

González-Martínez J (1995) *Ecology of the introduced free-ranging patas and Rhesus monkeys of southwestern Puerto*

*Rico*. Ph.D. Dissertation. University of Colorado. Boulder, USA. 158 pp.

González-Martínez J (1997) Selection and use of habitat by the introduced primate populations of southwestern Puerto Rico. *American Journal of Primatology* 44:275.

González-Martínez J (1998) The Ecology of the Introduced Patas Monkey (*Erythrocebus patas*) Population of Southwestern Puerto Rico. *American Journal of Primatology* 45:351-365.

González-Martínez J (2004) The Introduced Free-ranging Rhesus and Patas Monkey Populations of Southwestern Puerto Rico. *Puerto Rico Health Sciences Journal* 23:39-46.

González-Martínez J (2006) Plan para el manejo, control, y eventual erradicación de las poblaciones de monos Rhesus y patas que habitan en el suroeste de Puerto Rico. Presentado el 27 de octubre de 2006 al Director Ejecutivo del Departamento de Agricultura del Estado Libre Asociado de Puerto Rico. 72 pp.

González-Martínez J & MJ Kessler (2008) Surgical sterilization as a mean of population control for a free-ranging introduced primate population in southwestern Puerto Rico (abstract). *Neotropical Primates* 15(2), August 2008.

Horrocks JA & J Baulu (1988) Effects of trapping on the vervet (*Cercopithecus aethiops sabeus*) in Barbados, West Indies. *International Journal of Primatology* 15:223-233.

Jensen K, Alvarado-Remy F, González-Martínez J, Kraiselburd E & J Rullán (2004) B-virus and free-ranging macaques, Puerto Rico. *Emerging Infectious Diseases* 10:494-496.

Kanthaswamy S, Satkoski J, Kou A, Malladi V & DG Smith (2010) Detecting signatures of inter-regional and inter-specific hybridization among the Chinese Rhesus macaque Specific Pathogen-free (SPF) population using single nucleotide polymorphic (SNP) markers. *Journal of Medical Primatology* 39(4):252-265.

Kerber WT, Herbert HJ & JH Vickers (1979) Establishing a free-ranging breeding colony of Rhesus monkeys. *Journal of Medical Primatology* 8:129-142.

Kessler MJ, Phoebus EC, Rawlins RG, Turnquist JE & WT London (1983) Blood values of free-ranging patas monkeys (*Erythrocebus patas*). *Journal of Medical Primatology* 12:209-217.

Kessler MJ & RG Rawlins (2016) A 75-year pictorial history of the Cayo Santiago Rhesus monkey colony. *American Journal of Primatology* 78(1):6-43.

Koford CB (1965) Population dynamics of Rhesus monkeys on Cayo Santiago. En: I DeVore (ed.). *Primate behavior: field studies of monkeys and apes*. Holt, Rinehart & Winston. New York, USA. Pp. 160-174.

Krebs CJ (1998) *Ecological Methodology*. Addison Wesley Longman. Menlo Park, USA. Pp. 620.

Lippold LK (1989) Mona monkeys of Grenada. *Primate Conservation* 10:22-23.

Longo LD (2013) Fetal asphyxia and the primate colony in Puerto Rico. En: LD Longo (ed.) *The Rise of Fetal and Neonatal Physiology: Basic Science to Clinical Care*. Springer. New York, USA. Pp. 79-91.

López-Ortiz R (2013) Departamento de Recursos Naturales y Ambientales de Puerto Rico (DRNA). División de Recursos Terrestres. T-10 Proyecto para el control de primates silvestres en el suroeste de Puerto Rico. Web. 21 de enero de 2014.

Loy J (1974) Changes in facial color associated with pregnancy in patas monkeys. *Folia Primatologica* 22:251-257.

Loy J (1989) Studies of free-ranging and corralled patas monkeys at La Parguera, P.R. *Puerto Rico Health Sciences Journal* 8:129-131.

Loy KM & Loy J (1987) Sexual differences in early social development among captive patas monkeys. En: Zucker EL (ed.) *Comparative behavior of African monkeys*. Alan R. Liss. New York, USA. Pp. 23-37.

Marriott B, Podolsky R & J Porter (1983) The free-ranging squirrel monkey population of Sabana Seca, PR. Report on file at the Caribbean Primate Research Center/University of Puerto Rico. 31 pp.

Massanet M & J Chism (2007) Monkeys on a Caribbean island: an introduced Patas monkey population in Puerto Rico. Poster presentation, Southeastern Ecology and Evolution Conference, University of Central Florida, March 16-18.

McGuire MT (1974) *The St. Kitts vervet*. Karger. New York, USA. 199 pp.

Meier GW (1981) Breeding and maintenance of Rhesus monkeys FDA final report. Unpublished report to the Caribbean Primate Research Center/University of Puerto Rico/Medical Sciences Campus, 8 pp.

Montgomery H, Pessagno Jr. EA & JL Pindell (1994) A 195 ma terrane in a 165 ma sea: pacific origin of the Caribbean plate. *Geological Society of America Today* 4:1-6.

Morrison JA & EW Menzel (1972) Adaptation of a free-ranging Rhesus monkey group to division and transplantation. *Wildlife Monographs*, 31:1-78.

NINDB_National Institute of Neurological Diseases and Stroke (1971) Laboratory of Perinatal Physiology. San Juan, PR. U.S. Dept. of Health, Education, and Welfare, National.12 pp.

Pérez-Vélez G, Más-Rivera A & A Rodríguez-Durán (2012) Population estimates and distribution patterns of new world and old world monkeys in Puerto Rico. *Memorias del Simposio de Ambientis*. Turabo, Puerto Rico. Pp. A19.

Phoebus EC (1989) The FDA Rhesus breeding colony at La Parguera, Puerto Rico. *Puerto Rico Health Sciences Journal* 8:157-158.

Poirier JA (1972) The St. Kitts green monkey (*Cercopithecus aethiops sabeus*). *Folia Primatologica* 17:20-55.

Rawlins RG & MJ Kessler (1985) Climate and Seasonal Reproduction in the Cayo Santiago Macaques. *American Journal of Primatology* 9:87-99.

Rawlins RG & MJ Kessler (eds.) (1986) *The Cayo Santiago macaques: history, behavior, and biology*. State University of New York Press. Albany, USA. 306 pp.

Reynolds JD & GA Peres (2006) Overexploitation. En: MJ Groom, GK Meffe & CR Carroll (eds.) *Principles of Conservation Biology (3rd Edition)*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, USA. Pp. 253-277.

Sade DG & RW Hildebrech (1965) Notes on the green monkey (*Cercopithecus aethiops sabeus*) on St. Kitts, West Indies. *Caribbean Journal of Science* 5:67-81.

Schaffner FC (1996) Desecheo National Wildlife Refuge, Wildlife Inventory-Quarterly Output Report, Fourth Quarter, 1995. Unpublished manuscript dated 8 January 1996. Administrative files, USFWS Caribbean Islands National Wildlife Refuge, Boquerón, PR.

Shek CT & WWW Cheng (2010) Population Survey and Contraceptive/Neutering

Programme of Macaques in Hong Kong. *Hong Kong Biodiversity* 19:4-7.

Taub DM & PT Mehlman (1989) Development of the Morgan Island Rhesus monkey colony. *Puerto Rico Health Sciences Journal* 8:159-169.

USDA/APHIS (2004) Environmental Assessment: Managing Damage and Threats Associated with Invasive Patas and Rhesus Monkeys in the Commonwealth of Puerto Rico. Prepared by United States Department of Agriculture-Animal and Plant Inspection Service – Wildlife Service in cooperation with the Puerto Rico Department of Environmental and Natural Resources, December 2004.

Vandenbergh JG (1967) The development of social structure in free-ranging Rhesus monkeys. *Behaviour* 29:179-194.

Vandenbergh, JG (1989) The La Parguera, Puerto Rico colony establishment and early studies. *Puerto Rico Health Sciences Journal* 8:117-119.

Vandenbergh JG & S Vessey (1968) Seasonal breeding of free-ranging Rhesus monkeys and related ecological factors. *Journal of Reproduction & Fertility* 15:71-79.

Varley MA & SH Vessey (1977) Effects of geographic transfer on the timing of seasonal breeding of Rhesus monkeys. *Folia Primatologica* 28:52-59.

Vessey SH (1968) Interactions between free-ranging groups of Rhesus monkeys. *Folia Primatologica* 8:228-239.

Widdig A, Kessler MJ, Bercovitch FB, Berard JD, Duggleby C, Nürnberg P, Rawlins RG, Sauermann U, Wang Q, Krawczak M & J Schmidtke (2016) Genetic Studies on the Cayo Santiago Rhesus Macaques: A Review of 40 Years of Research. *American Journal of Primatology* 78(1):44-62.

Wong CL & IH Ni (2000) Population dynamics of the feral macaques in the Kowloon Hills of Hong Kong. *American Journal of Primatology* 50:53-66.

Wong CL & G Chow (2004) Preliminary results of trial contraceptive treatment with SpayVac® on Wild Monkeys in Hong Kong. *Hong Kong Biodiversity* 6:13-16.

# Estudios de comportamiento maternal en babuinos *Papio hamadryas hamadryas* residentes en el zoológico del Parque Lecocq (Montevideo, Uruguay)

Sylvia Corte

*Instituto de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Iguá 4225, 6º Norte. CP 11400. Montevideo, Uruguay.*

monos@fcien.edu.uy

**Resumen**

La conducta de primates presenta gran plasticidad, aunque existen comportamientos que perduran en el tiempo. El comportamiento entre madre y cría es un buen ejemplo. Se observó la evolución temporal de dicha interacción en una colonia de babuinos de desierto (*Papio h. hamadryas*) en cautiverio. Se identificaron estrategias comportamentales y el efecto de la reanudación del comportamiento sexual de la madre sobre la relación. Se usaron técnicas de animal focal, barrido y *ad libitum* sobre una muestra de nueve días durante los tres primeros meses de nacidas las crías, durante el mes del estro materno y el mes anterior al estro, como control. Se encontraron diferencias en la conducta materna de la que depende la lactancia, protección, transporte y en la proximidad de la díada en etapa temprana. Se identificaron hembras como protectoras o permisivas. Se estudió el proceso de destete para esta colonia y, por primera vez, se analizan los secuestros de crías; se discute la función adaptativa de este comportamiento.

**Abstract**

**Maternal behavior studies in Baboons *Papio hamadryas hamadryas* resident at Parque Lecocq Zoo (Montevideo, Uruguay)**

The behavior of primates is of great plasticity, but there are behaviors that persist over time. Mother-infant behavior is a good example. The temporal evolution of mother-infant interaction was observed in a colony of desert baboons (*Papio h . hamadryas*) in captivity. Behavioral strategies and the effect of the mother's resumption of sexual behavior on the relationship were identified. Focal animal, scan sampling and *ad libitum* were used on a nine dyads sample, during the first three months of life of the offspring, during the maternal oestrous month and the month previous to oestrous, used as control. Differences were found, in early stages, in maternal behaviors related to lactation, protection, transportation and proximity of the dyad. Females were identified as protective or permissive. The weaning process was studied for this colony and, for the first time, also the behavior of kidnapping of infants, which adaptive function is discussed.

**Palabras clave** Cautiverio, estrategias, madre-cría, primates.
**Key words** Captivity, mother-infant, primates, strategies.

Corte S (2018) Estudios de comportamiento maternal en babuinos *Papio hamadryas hamadryas* residentes en el zoológico del Parque Lecocq (Montevideo, Uruguay). En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 651-662.

# INTRODUCCIÓN

Los primates desarrollan su ciclo vital como miembros de grupos cuyas formas de organización social son consideradas de las más complejas dentro del reino animal. Para entender la estructura social en la que un grupo se desarrolla, debemos determinar las relaciones entre los individuos y observar cómo generan y mantienen vínculos; para ello debemos analizar las interacciones individuales. Existen dos formas de acercarse a la comprensión de los sistemas sociales: la Aproximación Externalista y la Internalista. La primera plantea que existen factores ecológicos que influyen en la estructura social de los primates. Los factores energéticos, que determinan la distribución espacial de los grupos, y los factores concernientes a la competencia intra-específica para el éxito reproductivo, dentro de los límites impuestos por la comida, la predación y las enfermedades. Muchas teorías relacionan las diferentes presiones ecológicas a las que está sometida una especie a la existencia de distintos sistemas de apareamiento y patrones de cuidado de las crías (Dunbar 1987; Colmenares 1996). La segunda analiza el sistema social como producto del comportamiento social desarrollado por los individuos componentes del grupo. Las diferencias de comportamiento entre especies pueden relacionarse más con la estructura interna del grupo que con diferencias ecológicas. Para el estudio de un grupo social en cautiverio, donde las variables ecológicas tienen menor influencia, la aproximación internalista parecería ser la más indicada. Esta visión permite comprender la naturaleza de la relación materno-filial en primates, tomando en consideración el grupo social en el que la díada está inmersa (Nash & Wheeler 1982). En situaciones normales, la díada madre-cría no existe como unidad aislada, sino dentro de una red de relaciones preestablecidas. El medio social de una cría constituye una fuente importante de estímulos. Durante su desarrollo, las crías deben aprender a enfrentarse exitosamente con el mundo físico y social lo cual tendrá consecuencias que serán reflejadas en su competencia social en la edad adulta (Hinde 1972). Este largo aprendizaje está mediado por el estrecho vínculo que se desarrolla con su madre.

Madre y cría se encuentran inmersas en el contexto del sistema social de la especie a la que pertenecen (Altmann 1980; Berman 1988). Ambos individuos son a la vez producto y productores de este sistema social, por lo que es esperable que se generen estilos o patrones de relación «madre-hijo» sensibles a la influencia de estos contextos. Las diferencias individuales en la forma cómo las madres tratan a sus hijos entre los primates se han notado desde los primeros estudios de campo, donde se describían las relaciones materno-filiales en un escaso número de díadas pero entre las cuales la variación era enorme. Estas fueron atribuidas a la experiencia materna pero también a diferencias individuales de temperamento y personalidad de la madre (Fairbanks, 1996a). Más adelante comenzó a investigarse sobre la base de teorías relacionadas con el desarrollo social humano (Nicolson 1987). El concepto de apego de Bowlby (1969) se basa en definiciones operacionales sobre contactos y conductas de mantenimiento de proximidad o de visión del otro individuo. El desarrollo del infante se hizo sinónimo de disminución del contacto con la madre. El aporte de las teorías evolutivas como las de inversión parental y de conflicto entre padres e hijos, han generado interés en la investigación socio-ecológica del comportamiento de madres y crías, intentando interpretar las interacciones comportamentales de la díada en términos de costos y beneficios para ambos y cada uno de ellos. Las crías de primates nacen relativamente indefensas, y comparado con otros mamíferos, son dependientes de los adultos por más tiempo (Nicolson 1987). Al nacer la cría, la interacción es casi exclusiva con la madre, de la cual aprende y desde la cual explora el medio ecológico y social en el que se desarrollará. Debajo de la aparente uniformidad en el patrón general de la relación materno-filial, hay un marcado grado de variación intra e inter específica (Maestripieri 1994a; Gomendio 1995; Schino *et al.* 1995). Las diferencias de comportamiento en las especies que se caracterizan por sistemas sociales complejos se pueden relacionar más directamente con la estructura interna del grupo (ambiente social) que con diferencias ecológicas (ambiente físico). Dentro de cada especie, las relaciones entre las diadas pueden mostrar diferencias debidas a las características e idiosincrasia de los individuos que las integran. Los participantes en una relación normalmente tienen vínculos con terceras partes que afectan la relación entre ellos. Las relaciones de la madre con otros individuos están afectadas por el interés que muestran hacia su cría (Maestripieri 1994b). Se ha sugerido que los patrones

de competencia y cooperación entre las hembras influyen en la calidad de sus interacciones con las crías y que ello a su vez afecta en la tolerancia materna al manejo de sus crías, determinando un estilo materno permisivo o restrictivo. En gran número de especies, las hembras forman el núcleo estable del grupo, mientras que los machos emigran durante la adolescencia. Para ellas, las relaciones sociales con otros (especialmente con hembras) son muy importantes, pues determinan el grado de agresiones que un individuo recibe y su acceso a recursos limitados (como la comida). Este aspecto repercute directamente sobre la fecundidad de las madres y la mortalidad de sus crías. Las relaciones sociales entre las hembras adultas tienen gran variación inter-específica. El modelo socioecológico basado en la importancia combinada de factores ecológicos, saturación del hábitat y el evitar el infanticidio, explica algunos patrones de relación entre hembras observados en distintas especies (Sterck *et al*. 1997).

Los monos hamadríades tienen una estructura social diferente a la de los demás papiones. Viven en sociedades multi-estratificadas, constituidas por harenes, clanes, bandas y tropas (Kummer 1988; Stammbach 1987). Su agrupamiento básico, el harén, consiste en un único macho adulto con varias hembras junto a sus crías dependientes (Kummer 1968, 1988; Stammbach 1987; Dunbar 1983). Mediante comportamientos agresivos, que incluyen conductas típicas de la especie como: morder a sus hembras en el cuello (*neck bite*) y el arreo (*herding*) el macho obliga a las hembras a seguirlo (Kummer 1968; Dunbar 1983). Algunos machos adultos hermanos, muestran asociación espacial de sus harenes, estableciendo así un clan. La banda es el nivel más estable, ya que los individuos raramente dejan su banda natal. En su ambiente natural puede observarse el nivel superior de agrupación, la tropa. Es la asociación de varias bandas para pernoctar, como forma de protección frente a predadores (Kummer 1968, 1988; Stammbach 1987; Dunbar 1983). El tipo de relación que se desarrolle entre un macho y una hembra de una especie determinada dependerá básicamente de los beneficios que la hembra pueda obtener: el macho puede ejercer de aliado (durante los conflictos sociales) o protector (frente a machos infanticidas o predadores), e incluso de cuidador de las crías (en sistemas monógamos o poliándricos). En los babuinos hamadríades las relaciones hembra-macho están signadas por el harén. Los machos no comparten sus hembras con otros y no existen hembras que vivan por fuera de un harén (Kummer 1968). Mientras que los babuinos de sabana compiten por una hembra solo cuando está sexualmente receptiva, el macho hamadríade se apropia de un grupo de hembras y las defiende sin necesidad de que se encuentren en un determinado momento de su ciclo sexual.

Los babuinos hamadríades, debido a la estructura de sus harenes con atención exclusiva al macho propietario y *non female-bonding*, son una sociedad donde se desarrollan estrategias de conducta individuales. Los estudios sistemáticos realizados sobre *Papio hamadryas* con respecto a los patrones de comportamiento maternal (Martín 2002; Hernández-Lloreda & Colmenares 2005; Millar 2006) plantean gran variabilidad en la naturaleza de la relación materno-filial. Algunos proponen la existencia de estilos maternos más «relajados» o «controladores» basados en la proximidad entre la madre y la cría (Millar 2006). Por otra parte Martín (2002) encuentra que la edad de la cría afecta la conducta de la madre al reinicio de la actividad sexual. Otras investigaciones sobre la especie, identifican variaciones en los caminos de desarrollo de la relación madre-hijo durante el primer año de vida del infante. Esto puede reflejar una constante reorganización o discontinuidades en la relación, vinculadas con eventos importantes en la vida de los individuos involucrados, como es el inicio de la actividad sexual materna (Hernández-Lloreda & Colmenares 2005). La conducta primate se caracteriza por su gran plasticidad, con cambios ontogenéticos y por eventos contextuales, pero al mismo tiempo, existen patrones comportamentales y temperamentales que perduran en el tiempo. Las madres hamadríades mantienen una relación selectiva con su propia cría siendo raros los comportamientos maternales hacia crías ajenas. Las madres evitan y rechazan los intentos de acercamiento por parte de otras hembras del harén. El macho líder no aparenta tener mucho interés, pero los otros individuos se ven fuertemente atraídos por la presencia de la cría. Eventualmente estos pueden tener acceso a las crías, lo que anecdóticamente ha sido llamado «secuestro» o «adopción» (Kummer 1968).

El comparar los datos de campo con los obtenidos en grupos cautivos, nos permite evaluar el impacto del cautiverio sobre la biología de la especie. El estudio del comportamiento social bajo ciertas condiciones de cautividad (grupos de ambos sexos y distintas clases de edad, en ambientes adecuados espacialmente), nos permite el reconocimiento y el seguimiento individual por largos períodos de tiempo. Esto facilita la observación de las pautas de comportamiento social y las interacciones entre los in-

tegrantes del grupo. El análisis de las interacciones individuales permite determinar las relaciones entre los individuos y observar cómo se generan y mantienen estas relaciones, dándonos la pauta de la estructura social que han desarrollado (Hinde 1983). Entre estas encontramos la primera y fundamental relación de un individuo, la relación materno-filial. Este trabajo se propone: 1) Describir exhaustivamente la evolución temporal del comportamiento maternal a lo largo de los tres primeros meses de vida de la cría, observando las interacciones madre-cría en babuinos hamadríades en cautiverio. Se plantea que la necesidad de la madre de adaptarse a los cambios que le imponen el crecimiento y desarrollo de su cría, puede modificar la interacción ya en los primeros tres meses de vida. 2) Identificar el grado de variabilidad y estabilidad de las conductas maternales. Se plantea que las conductas maternas serán variables, pero las madres hamadríades mostrarán una tendencia a un estilo materno que puede mantenerse a lo largo de los tres primeros meses. 3) Determinar la duración de la amenorrea postparto, que se espera se prolongue en madres más protectoras. 4) Observar el efecto de la reanudación de la actividad sexual de la madre sobre la interacción madre-hijo que podría generar conflictos en la relación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Población de estudio*. La colonia de babuinos del Parque Lecocq (Lat. S 34°47 30; Long. O 56°20 03), formada en 1980, a partir de 30 ejemplares canjeados con un zoológico holandés, estuvo compuesta por un número de animales que aumentó de 40 a 49 individuos durante el período de estudio, de ambos sexos y diferentes clases de edades. Este medio social variado y complejo es ideal para la investigación planteada. La colonia se encuentra instalada en un encierro con forma de domo geodésico, realizado con vigas de hormigón y malla de alambre, con un área circular de 2570 $m^2$ y una altura de 25 m. El suelo es de tierra y pasto; en su zona central hay grandes rocas apiladas, que funcionan como lugar de cobijo y semejan las elevaciones rocosas propias de la zona semidesértica donde vive naturalmente esta especie. La colonia muestra la organización social típica de la especie en condiciones naturales (Kummer 1984; Stammbach 1987; Silveira *et al*. 1992, 2001). Al comienzo del presente estudio se encontraba organizada en cinco harenes o «Unidades de un Macho» y dos parejas o «Unidades Iniciales». Se estudiaron, durante dos años consecutivos, todas las hembras cuyas crías nacieron vivas y fueron viables hasta los cuatro meses de edad (n=9). El registro de datos se realizó para cada madre, desde el momento en que se identificó que había parido (cargando a la cría recién nacida) hasta la finalización del primer estro postparto.

### Recolección de datos

*Métodos de Muestreo y Registro* (Martín & Bateson 1986): Observación *ad libitum* y animal focal. Se recogió un promedio de 10 muestreos focales de cada hembra por mes. El registro focal fue continuo con una duración de 15 minutos, dividido en intervalos de 15 segundos. Etograma - Variables a Registrar: El etograma siguió los criterios utilizados por el grupo del Dr. Fernando Colmenares (Universidad Complutense de Madrid), del cual se realizó una selección de comportamientos. Se utilizó un repertorio de 25 conductas para registrar los detalles de las interacciones madre-hijo durante el estudio y la interacción social de la madre con otros individuos del harén. También se registraron variables propias de cada participante de la díada, como: edad y experiencia reproductiva de la madre, edad y sexo de la cría. La variable dependiente relacionada con la eficacia biológica fue la duración del período de amenorrea postparto. El tiempo total de registro de los datos utilizados en los análisis para este trabajo fue de 100 h. El tiempo total de observación, sumando los registros *ad libitum* y los meses registrados para cada díada desde el nacimiento hasta el primer estro de la madre fue de 650 h. Para este estudio se analizaron las conductas y estados espaciales que ocurrieron entre la madre y la cría solamente. Los datos fueron organizados en períodos equivalentes a un mes de vida del infante, y se compararon dentro de cada período (medidas independientes) y entre períodos (medidas repetidas).

### Análisis de datos

Para la evolución temporal del comportamiento maternal, los datos fueron organizados en tres períodos (correspondientes a los tres primeros meses postparto). La comparación de las conductas de las madres entre los tres períodos (comparaciones inter-períodos) se realizó utili-

zando pruebas no-paramétricas de medidas repetidas (Friedman seguido de Wilcoxon) (Siegel 1956). Para la variabilidad y estilos maternales se definieron ciertas categorías de análisis para intentar determinar la existencia de grupos de madres que se caracterizaban por un estilo particular de maternidad. Para esto se usaron tres criterios o categorías diferentes. La primera consistió en identificar a las madres como más o menos «cálidas», la segunda como más o menos « protectoras» y la tercera como más o menos «vulnerables» a ser objeto de secuestros de sus crías.

Para definir la «calidez» maternal se sumaron los intervalos de tiempo de las conductas de contacto (C) y transporte ventral (TV) (duración) para cada mes registrado y se calculó el promedio total. Se tomó el criterio de definir como madres más cálidas a las que se encontraban por encima del promedio de esta categoría y menos cálidas las que estaban por debajo. No se sumaron los contactos ventrales, ya que ellos implican la posibilidad de amamantamiento, y no solo atención o calidez hacia la cría. Ambos grupos independientes se compararon y analizaron mediante test de Mann Whitney (Siegel 1956), para otras variables con valor biológico.

Para definir la Protección Maternal se usó el criterio de Maestripieri (1994a). Se sumaron las ocasiones de Retener (madre impide alejamiento de la cría tomándolo de la cola) y Acercamiento actor (madre va hacia la cría), comportamientos que integran el índice de Protección de Maestripieri, para cada mes registrado y se calculó el promedio total. De esta forma las que obtuvieron un índice mayor fueron consideradas como más protectoras que las que obtuvieron un índice más bajo. En este caso se realizaron correlaciones (Spearman) entre el índice de Maestripieri y las variables estudiadas.

Para definir la Vulnerabilidad a Secuestros se consideró un evento de «secuestro» cada vez que un integrante del grupo tomó a la cría y la alejó de su madre, siempre que este alejamiento haya durado más de un minuto y el infante mostrara claros signos de estrés (llantos o gemidos) durante el mismo. Se dividió a las hembras en dos grupos, según la cantidad de secuestros sufridos por su cría en el período total de estudio: un secuestro o ninguno y más de un secuestro. Ambos grupos independientes se analizaron mediante test de Mann Whitney, comparando los grupos para las otras variables estudiadas.

Para estimar la influencia de la reanudación de la actividad sexual de la madre sobre la interacción con su cría, se registró el comportamiento maternal en el mes del estro y se comparó con el mes anterior para todas las madres de la muestra. Los datos fueron analizados usando el test de Wilcoxon para medidas repetidas.

*Identificación del estro*: Los ciclos estrales de las hembras se identificaron observando la hinchazón de las callosidades isquiáticas. Se registraron diferentes estadios: anestro (sin hinchazón), inicio de hinchazón, estro (hinchazón máxima), deshinchando (finalización). La ovulación se asume que ocurre el día de máxima hinchazón sexual. El período de amenorrea postparto (APP) se extiende desde el día del nacimiento de la cría hasta el día que la madre inicia su primer estro postparto.

Se correlacionó la duración de la amenorrea con distintas variables consideradas importantes para evaluar el posible conflicto en la interacción madre-cría al momento del estro. Posteriormente se comparó el comportamiento maternal al momento del estro con el mes anterior focalizándonos principalmente en aquellas conductas relevantes para estimar una posible regresión comportamental de la cría y la subsecuente adaptación comportamental de la madre.

## RESULTADOS

*Evolución temporal del comportamiento maternal*. Los resultados de la comparación de la duración del comportamiento maternal en los tres primeros meses de vida del infante, muestran que madre e hijo se mantienen en Contacto Ventral (CV) la mayor parte del tiempo durante el primer mes de vida de la cría. Este comportamiento disminuye a partir del segundo mes de vida de la cría y continúa disminuyendo significativamente hacia el tercer mes (Friedman (9) = 10,89 p<,004). A medida que el infante crece, el Trasporte Ventral (TV) también disminuye gradualmente (Friedman (9)= 12,67; p< ,002) mientras que el Transporte Dorsal (TD) aumenta (Friedman (9)= 4,67; p < ,097). Trasporte Ventral (TV) fue la segunda conducta de mayor duración en el primer mes de vida y comienza a disminuir significativamente a partir del 2.$^{do}$ mes, siendo muy significativa su disminución entre el 1.$^{ro}$ y el 3.$^{er}$ mes. Por el contrario, el Transporte Dorsal (TD),

tuvo menor duración durante el primer mes de vida del infante, y aumenta significativamente en el segundo, no habiendo mayor incremento al tercer mes. Otras conductas observadas durante esta etapa que no modificaron significativamente su duración fueron Contacto (10,5±6; 12,3±9; 10,7±5; Friedman NS) y Retener (3,2±3,7; 6,7±7,4; 4,556±5,21 Friedman NS, primer, segundo y tercer mes, respectivamente).

Respecto de las ocasiones en que se presentaron los comportamientos estudiados hubo un aumento en varios de ellos durante los primeros tres meses. El número de madres que mostró el comportamiento de seguir a la cría aumentó significativamente entre el mes 1 y 3 ($\chi^2$= 10,9 p<.01). En el primer mes solo una madre de 9 siguió a su cría, en el segundo lo hicieron 4 de 9 y en el tercer mes 8 de 9. Las madres fueron seguidas con mayor frecuencia durante el segundo (8/9) y tercer mes (9/9) respecto del primero en el que solo 2/9 de las madres fueron seguidas por su cría ($\chi$2= 15,3 p<,001). La frecuencia de Acercamientos o Alejamientos actor y receptor aumentaron entre el mes 1 y 2. Como se aprecia en la Figura 1, la frecuencia con que la madre realizó Contacto Ventral disminuyó del mes 1 al 3 (Friedman 9 = 12,66667 p < ,001). Por el contrario la frecuencia con que la madre recibió Contacto Ventral aumentó del mes 1 (,015±,012) al 3 (,044±,023; Wilcoxon, p<,05) pero no fue significativamente diferente entre el mes 1 y 2 (,018.±,023). Las frecuencias de otras conductas observadas entre la madre y su cría (Contacto actor, Retener, Rechazar y Recuperar a su cría) no mostraron diferencias significativas en los tres meses registrados.

*Evento disruptor de la relación madre-cría*: Secuestro. Observamos 20 secuestros durante el estudio, con diferencias en cuanto a la edad de la cría secuestrada. En su primer mes de vida solo fueron secuestradas dos crías. Mientras que en su segundo mes cinco crías fueron secuestradas y 13 en su tercer mes ($\chi$2= 6, p<0.,01, n= 20). Hubo nueve secuestros sobre las seis crías hembra y 11 sobre las 12 crías macho. Del total de la población potencialmente secuestradora, o sea de todo el grupo menos los infantes (n= 31), el 35,5 % realizaron secuestros. Discriminando según franjas etarias fueron: adultos el 6,5 %, sub-adultos el 16,1 %, juveniles el 12,9 % de la población total. Siempre el secuestrador fue un solo individuo, salvo en dos ocasiones en que un macho y una hembra juveniles se asociaron para secuestrar una cría. De los dos secuestros realizados por adultos, fueron en un caso un macho y en el otro una hembra. Teniendo en cuenta cada categoría etaria se observó que el 11,8 % de los adultos fueron secuestradores, en el caso de los sub-adultos y los juveniles fueron el 62,5 % y el 66,5 % respectivamente. Es decir que los no-adultos secuestraron significativamente más que los adultos (G= 9.25, p= 0,002). Es de destacar que todos los sub-adultos machos (2/2 individuos) fueron secuestradores y también el total de las juveniles hembras (2/2 individuos), mientras que el 50 % de las hembras sub-adultas (3/6) y los machos juveniles (2/4) participaron en secuestros.

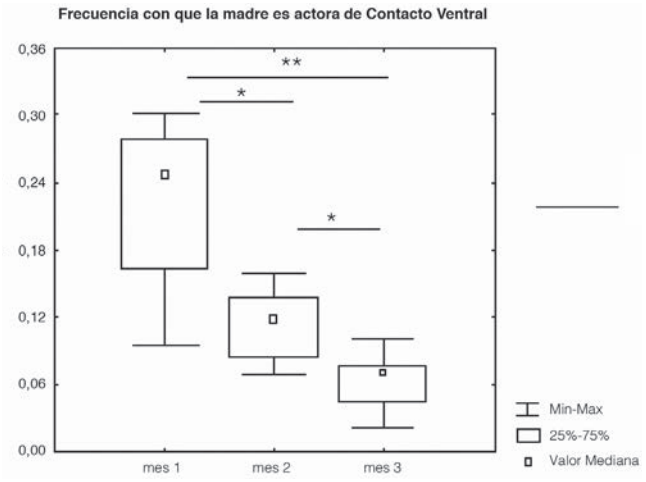


Figura 1. Frecuencia de Contactos Ventrales a lo largo de los 3 primeros meses de vida del infante. Promedio y rango de frecuencia con que la madre es actora de CV: Mes1 0,23 ± 0,07 Mes2 0,12± 0,03 Mes3 0,06± 0,03.

*Variabilidad y estilos maternales. Calidez Maternal.* El análisis resultó en cuatro hembras agrupadas como más cálidas: Cira, Amanda, Mireya y Pompona en orden decreciente, quienes estuvieron más tiempo y más veces en C y TV que las demás integrantes de la muestra durante el trimestre analizado, excepto en el primer mes en el que otra madre (Bulta) también obtuvo registros altos (Tabla 1). Cuando se comparó el grupo de madres más o menos cálidas, no se encontraron diferencias en las otras variables estudiadas. Por ejemplo, los tiempos invertidos en CV (Media±DS, 39±4, 43±5), TD (6,5±3, 7,8±5), y Retener (4±2, 6±6), no difirieron significativamente entre los grupos de madres más o menos cálidas. Tampoco se encontraron diferencias entre los grupos en la edad de la madre (10±5 vs 9.4±6 años), sexo de la cría (50 % *vs.* 60 % machos), ni la cantidad de hijos vivos presentes en el grupo (1,8±1,7, 1,4±1,5) o el número de secuestros (2,2±3, 2,8±1,7). *Protección de la cría.* El análisis de inclusión de las hembras en una u otra categoría resultó en dos hembras agrupadas como más protecto-

Tabla 1. Calidez maternal Las madres más cálidas (en negritas) estuvieron más tiempo en Contacto y Transporte ventral que las demás integrantes de la muestra durante el trimestre analizado.

| | C+TV Mes 1 | C+TV Mes 2 | C+TV Mes 3 | Media |
|---|---|---|---|---|
| **Pompona** | **29,38** | **16,67** | **18,35** | **21,46** |
| Manchita | 20,85 | 15,24 | 10,47 | 15,52 |
| Bulta | 29,06 | 5,33 | 11,83 | 15,40 |
| **Mireya** | **27,53** | **18,94** | **26,48** | **24,31** |
| Acola | 7,98 | 8,23 | 11,41 | 9,21 |
| **Amanda** | **22,76** | **39,30** | **23,55** | **28,33** |
| **Cira** | **39,14** | **30,56** | **17,82** | **29,17** |
| Plumerita | 13,42 | 10,94 | 1,33 | 8,56 |
| Baby | 15,16 | 11,82 | 9,23 | 12,07 |
| Media mensual | 22,74 | 17,44 | 14,50 | **18,23** |

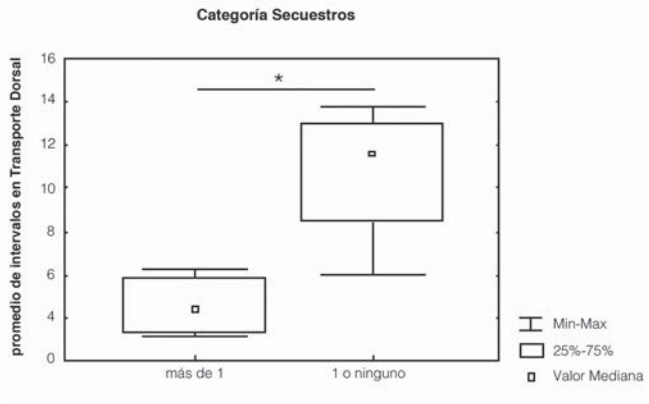


Figura 2. Tiempo en que las madres realizan Transporte Dorsal según incidencia de secuestros.

ras: Baby y Pompona. Estas dos hembras tuvieron mayor frecuencia de Acercamientos y Retener a sus hijos que las demás integrantes de la muestra. Excepto por Manchita, que mostró una alta frecuencia de comportamientos protectores en el segundo mes, estas dos madres fueron consistentemente más protectoras en cada uno de los meses. Los análisis de correlación entre el índice de Maestripieri y las variables CV, TV, TD, Seguir, índice de calidez, edad de la madre, rechazos y número de secuestros no mostraron ninguna relación significativa. La única variable correlacionada con este índice fue la frecuencia de alejamientos actor y receptor. La correlación fue positiva (R= 0,98 p<0,01). *Vulnerabilidad a Secuestros.* Según el número de secuestros, cinco madres (Amanda, Manchita, Acola, Plumerita y Cira) fueron objeto de secuestros más de una vez. No se encontró ninguna diferencia en el tiempo invertido en CV (38±4, 44±10), TV (7±2,8, 7±3,5), C (11,6±3, 11±7), y Retener (8±6, 3±2,5), el sexo de la cría (50 % *vs.* 60 % machos) u otras variables analizadas entre las madres que sufrieron menos o más secuestros respectivamente. La variable Retener a la cría, mostró una tendencia (p=0,08), las madres que retenían menos, sufrían más secuestros. Solo hubo diferencia significativa en el tiempo que las madres realizaban TD (Figura 2). Las madres que transportaron dorsalmente a sus crías por menos tiempo, fueron objeto de más secuestros.

El análisis de la duración de la amenorrea postparto (APP) indica que en la especie *Papio hamadryas* este período tiene una duración de 230±37 días. El período de amenorrea en cada hembra varió entre 6 y 10 meses. Se exploró una posible relación entre el período de APP y el Intervalo entre Nacimientos (IN), ya que un período mayor de inversión sobre una cría (amamantamiento) podría afectar el intervalo entre los nacimientos, o sea el momento en que nacerá el siguiente hijo. Sin embargo, no hubo correlación entre ambas variables (Spearman, rho=0,47, p= 0,21). Tampoco se encontró relación entre el índice de protección de Maestripieri y la duración de la amenorrea postparto (rho=0,48, p= 0.17). En cuanto a la experiencia materna (multíparas y primíparas) no se pudo explorar la posible relación con ambas variables, APP e IN, por el bajo número de madres primíparas (n=2). Cuando correlacionamos la duración de la APP con la conducta maternal al momento del estro encontramos una correlación significativa entre la duración de la APP y tanto la duración de los contactos ventrales (rho=.9, p<.001) como las ocasiones en que la madre realizó contacto ventral (rho=.7, p<.05). No se encontró correlación alguna con las veces en que la madre fue receptora de contacto ventral ni con otras variables tales como alejamientos, acercamientos, rechazos. Al realizar esta misma correlación con el comportamiento maternal antes del estro, no se encontró ninguna relación entre la duración de APP y CV (rho=.15, p<.68) u otras conductas.

*Comparación del comportamiento antes y después del estro*: La comparación del comportamiento maternal previo al estro y durante el estro no mostró variaciones significativas en el tiempo en CV, TD, rechazos, seguimientos, «tantrum» u otras variables estudiadas. Encontramos que fue significativamente menor la frecuencia

Tabla 2. Ocasiones de Acercamiento y Alejamiento antes y durante el estro.

| Mes | Acercamiento 1 Actor (n=9) | Alejamiento 1 Actor (n=9) | Acercamiento 1 Receptor (n=9) | Alejamiento 1 Receptor (n=9) |
|---|---|---|---|---|
| Anterior al estro | 0,03±0,02 | 0,04±0,03 | 0,08±0,03 | 0,08±0,05 |
| Del estro | 0,018±0,02 | 0,04±0,03 | 0,09±0,06 | 0,07±0,06 |
| Wilcoxon | T= 5 P<0,069 | T= 14 P<0,575 | T= 16P<0,441 | T= 15P<0,374 |
| **Mes** | **Acercamiento 2 Actor (n=9)** | **Alejamiento 2 Actor (n=9)** | **Acercamiento 2 Receptor (n=9)** | **Alejamiento 2 Receptor (n=9)** |
| Anterior al estro | 0,012±0,014 | 0,02±0,02 | 0,02±0,02 | 0,03±0,02 |
| Del estro | 0,006±0,009 | 0,02±0,02 | 0,03±0,02 | 0,02±0,02 |
| Wilcoxon | T= 0 P<0,043* | T= 21P<0,859 | T= 6 P<0,05* | T= 13P<0,26 |

Acercamiento 1: Entrar dentro de un radio menor a la distancia de un brazo extendido, sin llegar al contacto.
Acercamiento 2: Entrar en el área comprendida entre uno y dos brazos extendidos
Alejamiento 1: Salir del área menor a un brazo extendido pero no más allá de la de dos brazos extendidos
Alejamiento 2: Salir del área más allá de dónde si ambos extendieran el brazo se tocarían.

con que la madre se acercó a la cría a distancias mayores a la posibilidad de contacto. Por su parte, los acercamientos de la cría hacia la madre aumentaron significativamente en el mes del estro, en ese mismo rango de distancia (Tabla 2). No hubo cambios en los alejamientos entre la madre y la cría al momento del estro.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este estudio, se realizó un análisis detallado de la evolución temporal de la interacción madre cría durante los primeros tres meses. Los resultados indican que a medida que la necesidad de la cría de ser amamantada disminuye y su actividad locomotora aumenta, los tiempos de contacto ventral disminuyen, aumentando la búsqueda y reencuentros entre la madre y la cría. Esto se expresa tanto en un aumento de la conducta de seguir, como de los acercamientos y alejamientos. La madre fue actora de CV con menor frecuencia en el segundo mes mientras siguió recibiendo la misma cantidad de intentos por parte de la cría, sugiriendo quizás que durante esta etapa la cría es un poco más responsable de establecer esta conducta. De acuerdo a la menor necesidad de amamantamiento, la cría fue con el paso del tiempo transportada con más frecuencia dorsalmente. Durante este tiempo la madre no sufrió cambios en la recuperación o rechazo de la cría. De acuerdo a Hinde (1974), existe una reciprocidad de la influencia entre madre y cría en la dinámica de las interacciones madre-hijo. Los actos de uno en determinado momento, no pueden entenderse independientemente de los del otro, ni de la historia de su relación. Mientras la cría crece, se va independizando de su madre y el comportamiento de cada uno se ajusta mejor al del otro. Pero es importante identificar quién es el principal modulador de los cambios en la interacción ¿La madre o la cría? Encontramos conductas que expresan todas las madres en este período vital para el desarrollo de la cría, y otras más variables e individuales. El CV (muy relacionado a la lactación) y los TV y TD son fundamentales para el normal desarrollo de la conducta maternal, ya que la cría necesita alimen-

Figura 3. Transporte dorsal.

to, protección y transporte, por lo cual las consideraremos el núcleo del comportamiento maternal. Al ir aumentando de peso, la cría se vuelve más móvil, los TV se fueron haciendo más difíciles y comenzaron a observarse más TD. Las conductas nucleares fueron las que aumentaron o disminuyeron homogéneamente para todas las madres, aunque individualmente las realizaron con mayor o menor frecuencia o duración.

Figura 4. Haren.

En los primeros meses de vida, las crías son muy atractivas para los otros integrantes del grupo social, especialmente para los subadultos y juveniles. El número de secuestros aumentó significativamente en las crías de tres meses de edad, al mismo tiempo que estas aumentaron su movilidad y se alejaron con mayor frecuencia de la madre. Aunque las madres hamadríades no son muy afectas a dejar manipular a su hijo, ni siquiera por individuos de su propio harén, no hubo cambios en la retención o intentos de recuperar a su hijo. La conducta de retener a la cría, tomándola de la cola, permite a la madre mantener un control sobre su hijo, a medida que este comienza a intentar alejarse de ella u otros individuos se le aproximan. Hacia el segundo mes de vida, aproximadamente, aparecieron comportamientos como el Seguir o ser Seguida por la cría, que comenzó a explorar más su entorno y a ser capaz de caminar detrás de su madre sin quedar rezagada, conductas indicadoras del inicio de cierta independencia de la cría. Esto determinó un aumento gradual de los acercamientos y alejamientos entre la madre y su cría, y en la dinámica de su relación. Sin embargo, entre el mes dos y tres no hubo un cambio importante en esta conducta. Las madres adecuan la respuesta a las necesidades de sus crías en relación a su condición física, ya que la lactancia implica un gasto energético importante (Gomendio 1990). Las crías deben prepararse para afrontar la transición de ingerir leche materna a consumir alimentos sólidos y afrontar las demandas del mundo en el que deben crecer. Miembros de la misma especie y del mismo sexo y edad, a menudo se diferencian mucho entre sí. Los primates, cuyas crías crecen lentamente, se enfrentan a decisiones conflictivas durante la lactancia, que se resuelven a través de estrategias adaptativas, de ahí la importante variabilidad individual de sus comportamientos. Los primates presentan en general gran variabilidad y plasticidad en su conducta maternal (Fairbanks 1996b). Los resultados obtenidos concordaron en general con esta afirmación. Mientras algunas madres se parecieron en algunas conductas, fueron muy diferentes en otras. En el análisis de las categorías definidas, se evidenció cierta consistencia temporal en la ejecución de las conductas que definían a las categorías calidez y protección, pero es de destacar que estas madres no fueron diferentes en la mayoría de las variables estudiadas. En el caso de las madres más protectoras, ellas también se caracterizaban por realizar y ser receptoras de más alejamientos. Esto podemos interpretarlo como que las madres que retienen más a sus crías y se acercan más a ellas lo hacen como consecuencia del aumento de los alejamientos entre ellos. En el caso de las madres que fueron objeto de más secuestros, estas realizaban también menos TD, lo que podemos interpretar como una posible función de esta conducta, ya que el ser transportada por la madre disminuiría las oportunidades de que otros miembros del grupo roben a la cría. Es importante destacar la tendencia observada de que las madres que sufrieron más secuestros, retuvieron menos tiempo a sus crías. Los secuestros implican cierto peligro para la cría porque en el tercer mes aún son muy vulnerables y están en período de amamantamiento. La separación de su ma-

Figura 5. Jaulón de la Colonia de Babuinos en el Parque Lecocq de Montevideo.

dre implica la posibilidad de deshidratación, estrés, daños corporales por una incorrecta manipulación y otros inconvenientes. La incidencia de secuestros por parte de juveniles y subadultos no parece tener como objetivo la competencia sexual. Los secuestros influirían en la conducta de las madres, dependiendo de los diferentes contextos en los que ella se encuentre. En este sentido, harenes más grandes podrían aumentar las posibilidades de secuestros. Más estudios son necesarios para probar esta hipótesis. Esta es la primera investigación en la cual se cuantifican y valoran los secuestros relacionándolos con aspectos comportamentales y organísmicos.

Cuando se analizó la categoría referente a la calidez maternal en función de los Contactos no ventrales y el Transporte, no se encontraron asociaciones con otras características comportamentales u organísmicas de las hembras agrupadas, mostrando que el número de secuestros o cuán protectoras fueran las madres no se relaciona con la calidez de la madre. Es decir que madres protectoras o no protectoras, que sufrían secuestros o no, eran igualmente cálidas con sus crías. La cantidad de secuestros de los que son objeto las crías no presentó relación con el sexo de las mismas. En esta investigación, las hembras catalogadas como protectoras tuvieron crías de ambos sexos. Trabajos previos establecen estrategias diferenciales de las madres en la atención a sus crías según su sexo. De acuerdo a Clutton-Brock (1991) las hembras en buena condición física deberían invertir más en los machos. En el caso de especies poligínicas, se esperaría que las crías macho fueran más y mejor atendidas por sus madres, ya que cuanto más grandes y fuertes sean de adultos, mayor probabilidad tendrán de obtener y mantener un harén (Stammbach 1987). Sin embargo, en algunas especies poligínicas no se encontraron diferencias en la inversión maternal de acuerdo al sexo de sus crías, ya que los machos presentan tasas de crecimiento distintas a las hembras después del destete, por lo cual el sexo no estaría relacionado con el cuidado maternal (Gomendio 1990). En otras especies, no poligínicas, tampoco se encontraron diferencias en la forma como las madres tratan a sus hijos y a sus hijas (Altmann 1980; Fairbanks 1996a). Otros autores encuentran patrones opuestos de cuánto retienen las madres a hembras o machos incluso en una misma especie (Schino *et al*. 1995). De acuerdo a Gomendio (1994) los cercopithecinos deben invertir más en el sexo cuyo éxito reproductivo se vea más influido por la inversión. Es posible que sean las hembras las que se vean más favorecidas porque heredan el rango social de sus madres; las dominantes producirían hembras y las subordinadas machos para que emigren y no queden en el grupo con el rango materno. En *Papio hamadryas* sin embargo migran tanto hembras como machos por lo cual esta variable no influiría.

La inversión en las crías no solo depende del sexo de la misma, sino también de otros factores biológicos y sociales. Así como se pudieron identificar comportamientos nucleares, básicos, y muy frecuentes para el normal desarrollo de la conducta maternal, se observaron también otras conductas cuya variabilidad individual fue importante. Algunas de estas, como Retener, Rechazar, Recuperar, y hacer o romper Contactos podrían ser más vulnerables a los cambios contextuales y circunstanciales que a las necesidades básicas de la cría, aunque no podemos asegurarlo a partir de nuestros re-

sultados. Los animales podrían estar adoptando estrategias «alternativas» para responder en más de una forma dependiendo de las condiciones ambientales y de su estado físico.

Nuestro estudio mostró que la duración de la amenorrea postparto está relacionada a la duración y frecuencia con que la madre realizó CV con su cría en el estro. Este resultado fue inesperado y de difícil interpretación. Es curioso que las madres que amamantaron a su cría por un período más prolongado de tiempo, tiendan también a realizar mayor CV al momento del estro, pero no en el mes anterior. Al no haber una relación entre la duración de APP y el CV antes del estro, no podemos afirmar que estas madres realizaban consistentemente más CV con sus hijos. Este parece ser un cambio que se manifiesta solo al momento del estro. Desconocemos si las madres que invierten más tiempo en sus crías y por tanto tienen una amenorrea más larga, puedan utilizar a su cría como ostentación de eficacia reproductiva. Es posible también que los cambios fisiológicos asociados al estro disparen, solo en estas madres, una mayor atracción por su cría en este momento independientemente del contexto social. La influencia del sistema endocrino en la regulación de la respuesta materna puede ser vista como una estrategia adaptativa, permitiendo modificaciones neuro-comportamentales necesarias para el cuidado de sus crías (Ramírez *et al.* 2004). Si hubiese más agresividad hacia crías por parte del macho líder del harén en este período, podría explicar que las madres que invirtieron más tiempo en ellos conforten y protejan a la cría realizando CV con mayor frecuencia. Sin embargo hay que destacar que las madres que tuvieron una amenorrea más larga no son necesariamente más protectoras ya que no se encontró ninguna relación entre el índice de protectividad de Maestripieri y la APP o la duración de CV al momento del estro.

La relación madre-cría en babuinos hamadríades parece modificarse durante el estro materno, con cambios en la responsabilidad del mantenimiento de la proximidad, como resultado de cambios en la conducta de acercamientos. Por ejemplo, la disminución de acercamientos por parte de la madre indicaría una menor búsqueda activa de la cría con relación a otros meses. Por el contrario, la cría tendería a mantener activamente la cercanía con su madre sin que esto implique contacto. Esto parece razonable si la atención de la madre hacia el macho aumenta al momento del estro. Schino *et al*. (1995) plantean que las madres de macacos mantienen sin cambio aquellas conductas que se han considerado índices de inversión maternal (ej. CV y tiempo de transporte) lo cual parece ser cierto también para nuestra muestra. Es interesante notar la baja frecuencia de rechazos maternos, agresivos o no, que se observaron en este caso. Un estudio en monos rhesus tampoco encontró aumento de rechazos durante el mes del estro. Sin embargo, en estudios preliminares realizados en hamadríades, Martín (2002) halló un aumento de rechazos durante el mes del estro, sugiriendo la existencia de un conflicto madre-cría. Sin embargo la autora especifica que no todas las madres rechazaron a sus crías. En este caso no observamos diferencias en la incidencia de «tantrum», chillidos o rechazos al momento del estro. Los infantes de primates pueden responder con rabietas o «tantrum» en situaciones de conflicto o cuando son impedidos de amamantar. Nicolson (1987), trabajando con otros babuinos, propuso que los «tantrum» serían indicadores de conflicto entre madre y cría, pero evidenció que no todas las crías se manifestaban de esta forma.

El conocimiento de las bases biológicas de la conducta maternal en los primates, nos puede dar información acerca de los rasgos básicos de la maternidad humana, que pueden ser atribuidos a nuestra historia evolutiva, así como también sobre rasgos específicos de la especie humana (Hinde 1974). Por otro lado, es interesante analizar la variabilidad en los patrones de cuidado maternal e intentar identificar los factores que pueden explicarla, ya que a su vez podrían ser importantes a la hora de entender la enorme variabilidad encontrada en los patrones de cuidado maternal en humanos, es decir, cómo surge la posibilidad de que existan madres con diferentes cualidades y características, o madres que muestran severos déficit en el relacionamiento con su infante.

## AGRADECIMIENTOS

Orientadores: Dr. Fernando Colmenares y Dr. Daniel Olazábal. Colaboradores: Fernando Silveira, Gabriela Duarte, Eileen Armstrong. Amigos: Marta Martín, Graciela Izquierdo y Gabriela Varela. Al Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas PEDECIBA.

## BIBLIOGRAFÍA

Altmann J (1980) *Baboon Mothers and Infants*. Harvard University Press. Boston, EE. UU. 242 pp.

Berman C (1988) Maternal Condition and Offspring Sex Ratio in a Group of Free-Ranging Rhesus Monkeys: An Eleven-Year Study. *The American Naturalist* 131: 307-328.

Bowlby J (1969) *Attachment and Loss: Vol. 1. Attachment*. Hogarth Press London, UK. 425 pp.

Clutton-Brock TH (1991) *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press. New Jersey, EE. UU. 352 pp.

Colmenares F (1996) *Etología, psicología comparada y comportamiento animal*. Editorial Síntesis. Madrid, España. 584 pp.

Dunbar R (1983) Structure of Gelada Baboon Reproductive Units, 3: The Male's Relationship with His Females. *Animal Behaviour* 31:565-575.

Dunbar R (1987) Demography and Reproduction. En: Smuts B, Cheney D, Seyfarth R, Wrangham R & T Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. Chicago University Press. Chicago, EE. UU. Pp. 240-249.

Fairbanks LA (1996a) Individual differences in Maternal Style: Causes and Consequences for mothers and offspring. En: Rosenblatt J & C Snowdon (eds.) *Parental Care. Evolution, Mechanisms and Adaptive Significance*. Academic Press. San Diego, California, EE. UU. 715 pp.

Fairbanks LA (1996b) Individual differences in maternal style of old world monkeys. *Advances in the Study of Behaviour* 25:579-611.

Gomendio M (1990) The influence of maternal rank and infant sex on maternal investment trends in rhesus macaques: birth sex ratio, inter-bith intervals and suckling patterns. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 27:365-375.

Gomendio M (1994) Estrategias individuales de inversión parental. En: Carranza J (ed.) *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*. Universidad de Extremadura, Servicio de Publicaciones. Extremadura, España. Pp. 443-465.

Gomendio M (1995) Maternal Styles in Old World Primates: Their Adaptive Significance. En: Pryce CR Martin RD & D Skuse (eds.) *Motherhood in Human and Non-Human Primates*. Karger Publiser. Basel, Suiza. Pp. 59-68.

Hernández-Lloreda V & F Colmenares (2005) Mother-infant relationships in baboons (*Papiohamadryas*): predictors of differences and discontinuities in developmental pathways. *Journal of Comparative Psychology* 119:311-324.

Hinde R (1972) *Social Behaviour and its Development in Subhuman Primates*. Eugene, Oregon. Oregon, EE. UU. 76 pp.

Hinde R (1974) *Biological Bases of Human Social Behaviour*. McGraw Hill. New York, EE. UU. 462 pp.

Hinde R (1983) Ethology and child development. En: Mussen P (ed.) *Handbook of Child Psychology*. Wiley. New York, EE. UU. Pp 27-93.

Kummer H (1968) *Social Organization of Hamadryas Baboons. A Field Study*. . Karger Publiser. Basel, Suiza. 207 pp.

Kummer H (1984) From laboratory to desert and back: a social system of hamadryas baboons. *Animal Behaviour* 32:965-971.

Kummer H (1988) *In Quest of the Sacred Baboon: A Scientist's Journey*. Princeton University Press. Princeton, EE. UU. 364 pp.

Maestripieri D (1994a) Mother-infant relationships in three species of macaques (*Macacamulata, M. Nemestrina and M. arctoides*). I. Development of the mother-infant relationship in the first three months. *Behavior* 131:75-113.

Maestripieri D (1994b) Mother-infant relationships in three species of macaques (*Macacamulata, M. Nemestrina and M. arctoides*). II. The social environment. *Behavior* 131:97-113.

Martín M (2002) *Análisis de dos modelos de conflicto materno-filial en primates no humanos: el estro postparto y el nacimiento de un hermano*. Tesis de Doctorado. Facultad de Psicología. Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España. 593 pp.

Martín P & P Bateson (1986) *La medición del comportamiento*. Alianza Editorial. Madrid, España. 237 pp.

Millar L (2006) *Effects of Mother and Infant Characteristics on Parenting Style, Relationship Quality, and the Social Development of Infant Hamadryas Baboons* (*Papio hamadryas*) Tesis de Maestría. University of Exeter. UK. 98 pp.

Nash L & R Wheeler (1982) Mother-infant relationships in nonhuman primates. En: Fizgerald H Mulllins J & P Cage (eds.) *Child Nurturance, Studies of Development in Nonhuman Primates*. Plenum Press. New York, EE. UU. Pp. 25-59.

Nicolson N (1987) Infants, mothers and other females. En: Smuts B, Cheney D, Seyfarth R, Wrangham R, & T Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. Pp. 330-342.

Ramírez SM, Bardi M, French JA & L Brent (2004) Hormonal correlates of changes in interest in unrelated infants across the peripartum period in female baboons (*Papio hamadryas anubis* sp). *Hormones and Behavior* 46:520-528.

Schino G, D´Amato F & A Troisi (1995) Mother-infant relationship in japanese macaques: sources of interindividual variation. *Animal Behavior* 49:151-158.

Siegel S (1956) *Nonparametric Statistics for the Behavioral Science*. Mc Graw-Hill. New York, EE. UU. 312 pp.

Silveira F, Corte S & G Duarte (2001) Relaciones y Estructura Social en un grupo de Babuinos (*Papio hamadryas*) en Cautiverio. *Revista de Etología* 3:95-104.

Silveira F, Gottlieb S, Hegedüs N, Silva C & S Corte (1992) Estudios ecoetológicos en una población de primates en cautiverio, *Papio hamadryas*. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, 2ª* época 7:86.

Stammbach E (1987) Desert, forest, and mountain baboons: Multilevel societies. En: Smuts B, Cheney D, Seyfarth R, Wrangham R & T Struhsaker (eds.) *Primate Societies* . The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. Pp. 112-120.

Sterck E, Watts D & C van Schaik (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman. Primates. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 41:291-309.

# Uso del hábitat y conservación del mono de Margarita (*Sapajus apella margaritae*), isla de Margarita, Venezuela

Natalia Ceballos-Mago

*Proyecto Mono de Margarita, Fundación Vuelta Larga & Division of Biological Sciences - University of Montana. Missoula, Montana, EE. UU.*

nataliaceballos@gmail.com

**Resumen**

El mono de Margarita, catalogado en Peligro Crítico de extinción, es un capuchino elusivo dada la histórica presión de cacería en la isla de Margarita, lo que dificulta su observación directa. Durante estudios sistemáticos para determinar su tamaño poblacional, se recolectaron datos de observaciones directas e indirectas sobre su uso del hábitat en transectas lineales, de manera *ad libitum* y en entrevistas con pobladores. Los capuchinos fueron observados directamente en 112 oportunidades y se registraron 412 rastros. Fueron detectados entre 8-847 m s. n. m., pero principalmente entre 300-500 m s. n. m. y usando los estratos inferior y medio del bosque. Los rastros permitieron detectar su uso del suelo. Estos rastros de monos incluyeron restos consumidos de frutas de cultivos, de hojas de bromelias y de palmas y de la médula de ramas. Entre las medidas urgentes para su conservación están reducir y prevenir el conflicto humanos-primates, aumentar el tamaño de las áreas protegidas para incluir completamente su hábitat y conectar estas áreas con corredores ecológicos. Estudiar y proteger los capuchinos de Margarita contribuye al conocimiento y conservación de primates del Caribe, que enfrentan amenazas similares.

**Abstract**

**Habitat use and conservation of the Margarita capuchin monkey (*Sapajus apella margaritae*) on isla de Margarita, Venezuela**

The Margarita capuchin monkey is a Critically Endangered primate and it is an elusive monkey due to historical hunting pressure on Margarita Island, which makes it difficult to conduct direct observation on them. During systematic studies to determine its population size, data on habitat use were collected on line transects, *ad libitum*, and during interviews with local people. Capuchins were directly observed 112 times and 412 indirect signs were recorded. They were detected from 8 to 847 m asl, but mainly between 300 and 500 m asl, using mostly the lower and medium forest strata. Their use of the ground was detected by indirect signs. Signs found included remains of fruit within production fields, of bromeliad and palm leaves and of pith of branch-

**Palabras clave** Conservación de primates, fragmentación de hábitat, mono margariteño, primates elusivos.

**Key words** Elusive primates, habitat fragmentation, Margarita Island capuchin, primate conservation.

Ceballos-Mago N (2018) Uso del hábitat y conservación del mono de Margarita (*Sapajus apella margaritae*), isla de Margarita, Venezuela. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 663-676.

es. Urgent needs for Margarita capuchin conservation include reducing and preventing human-primate conflict, increasing the size of protected areas to fully include capuchin habitat and to connect them through ecological corridors. Studying and protecting Margarita capuchins contributes to the knowledge and conservation of Caribbean primates facing similar threats.

## INTRODUCCIÓN

La isla de Margarita (en adelante Margarita) se distingue en la región del Caribe por su alta biodiversidad (Sanz 2007; Rodríguez 2007). Margarita (Figura 1) comparte con Trinidad el hecho de ser las dos únicas islas en el Caribe donde habitan primates Neotropicales (Phillips & Abercrombie 2003; Narang *et al*. 2011; Ceballos-Mago & Chivers 2013). Son muchas las interrogantes sobre la ecología de los monos que habitan las islas del Caribe. Estos primates comparten amenazas similares para su conservación y, dado su aislamiento, podrían presentar diferencias tanto genéticas como de hábitos y comportamiento en comparación con poblaciones de tierra firme (Phillips & Abercrombie 2003; Narang *et al*. 2011; Ceballos-Mago & Chivers 2013).

Margarita cuenta con dos parques nacionales y tres monumentos naturales (MARNR 1994). Dos de los hábitats más amenazados en las zonas tropicales, el bosque seco y el bosque nublado tropical, se encuentran en las montañas de esta isla (Janzen 1988; Fajardo *et al*. 2005). Estas montañas de Margarita tienen un interés ecológico particular por presentar el bosque nublado a una altura excepcionalmente baja (400 m s. n. m.) (Sugden 1986; González 2007). A pesar de la existencia de áreas protegidas, estas no son suficientes para garantizar la viabilidad de sus especies endémicas (Sanz 2007). En el hábitat del mono de Margarita también se encuentran el venado de Margarita (*Odocoileus margaritae*), En Peligro, la ardilla de Margarita (*Sciurus granatensis nesaeu*), Vulnerable, y el conejo de Margarita (*Sylvilagus floridanus margaritae*), Casi Amenazado (Rodríguez & Rojas-Suárez 2008). Margarita es uno de los destinos turísticos más importantes para los venezolanos y también ha sido ampliamente visitada por extranjeros (Corpotur 2009). Este desarrollo turístico, principalmente en el sector este de la isla, provocó desde los años setenta un acelerado desarrollo urbanístico y vial, lo cual se ha convertido en una amenaza para su biodiversidad (Ottocento *et al*. 1989). La condición insular sumado a la pérdida y fragmentación de hábitat contribuyen a aumentar el riesgo de extinción de especies en Margarita (Sanz 2007).

En las montañas o cerros, actualmente convertidos en fragmentos de bosque aislados (Figura 1), se encuentran evidencias de actividad agrícola pasada y presente, con árboles frutales cultivados en conucos, y también entremezclados con la vegetación autóctona o como parte del bosque secundario (Sanz 2007; Moncada 2007). La cacería, por considerar a los monos plaga de estos cultivos y para el comercio ilegal de fauna, así como el hábitat reducido y fragmentado, son las principales amenazas del mono de Margarita, clasificado En Peligro Crítico (Rodríguez & Rojas-Suárez 1999, 2008; Ceballos 2015), con una población de aproximadamente 500 individuos (Ceballos-Mago, 2010). Actualmente la cacería en los cultivos ha disminuido, pero su captura para el tráfico ilegal ha aumentado (Ceballos-Mago *et al.* 2010). Otras amenazas potenciales para estos monos son la competencia, transmisión de enfermedades e hibridación (con otras especies de monos capuchinos), dada las liberaciones ilegales de monos en cautiverio o el escape de los mismos (Martínez *et al*. 2000; Ceballos-Mago *et al*. 2010). Estudios de genética de conservación, actualmente en progreso, nos permitirán explorar la potencial amenaza de hibridación y endogamia, así como aclarar el estado taxonómico y origen de este capuchino (Ceballos-Mago 2010; Gamero *et al*. en prensa; Ceballos-Mago *et al*. en prensa).

Márquez y Sanz (1991) sugirieron que si bien los monos de Margarita utilizan diferentes tipos de bosque, la presencia de bosques húmedos eran imprescindibles para ellos, dado que solo habían sido observados en cerros con dichos bosques. Sin embargo, en el año 2007 estos monos fueron vistos en un cerro de la isla (Taguantar) que no presenta bosques húmedos y donde dominan los matorrales secos (Ceballos-Mago 2010). Aunque no habían sido reportados formalmente, los pobladores conocen de la presencia de los monos en cerro Taguantar desde hace al menos 60 años. Este reporte en matorrales secos implica que este capuchino tiene una flexibilidad ecológica mayor de la que se pensaba para Margarita,

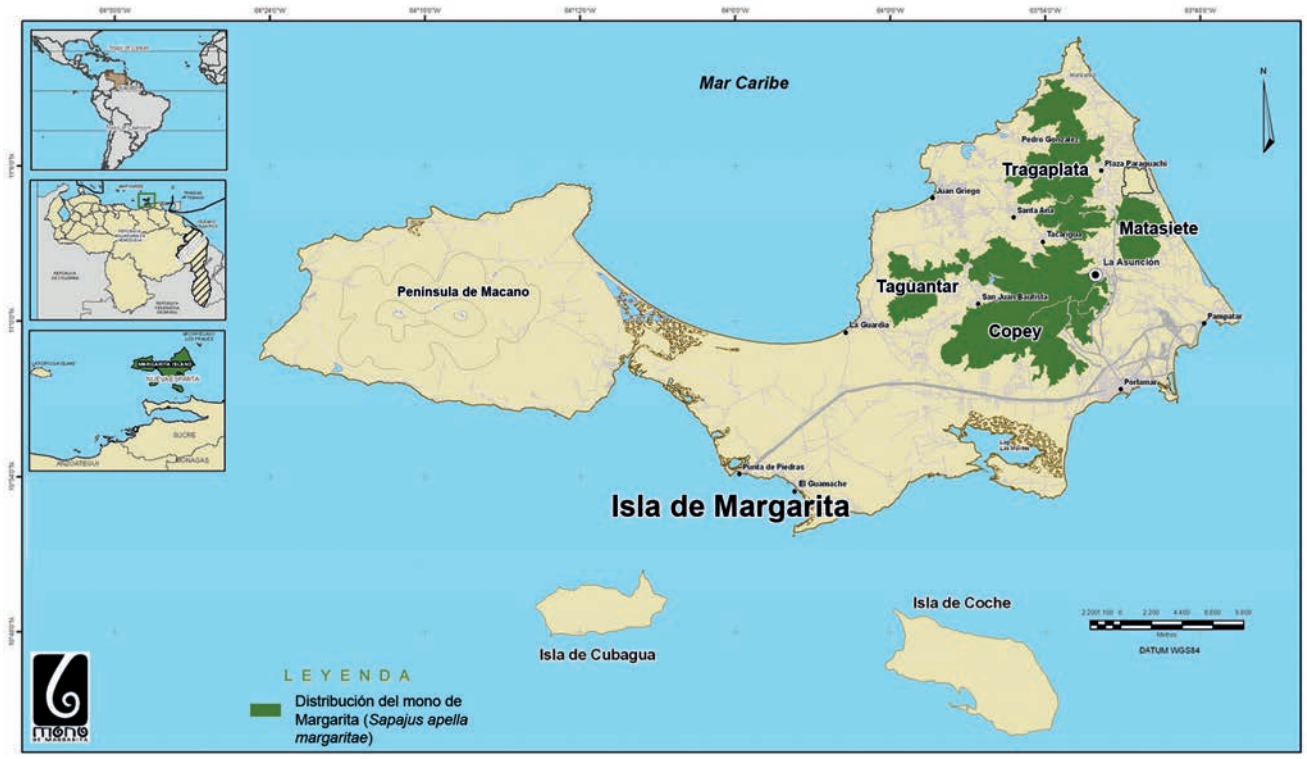


Figura 1. Isla de Margarita y distribución del mono de Margarita en cuatro fragmentos de bosque de la isla: Copey (Parque Nacional Cerro El Copey), Matasiete (parte del Monumento Natural Cerros Matasiete y Guayamurí), Tragaplata y Taguantar (áreas no protegidas).

pero consistente con la flexibilidad ecológica reconocida para monos capuchinos (Fragaszy *et al*. 2004). Sin embargo, los monos de Margarita prefieren el bosque siempreverde cuando está disponible (Ceballos-Mago & Chivers 2013).

En su mayoría, los monos de Margarita son muy elusivos por su histórica presión de cacería (Márquez & Sanz 1991; Ceballos-Mago 2010). La habituación implica riesgos para los primates sujetos a dicha presión, porque pierden temor al hombre (Williamson & Feistner 2003). Por esta razón, en las etapas iniciales del estudio, se evitó habituarlos, dada la imposibilidad de garantizar su seguridad (Ceballos-Mago 2010). Durante estudios sistemáticos para estimar su distribución, densidad y abundancia, se recolectó información tanto de observaciones directas como indirectas (Ceballos-Mago 2010). En este capítulo, se exploran y discuten ambas fuentes de información y se caracterizan algunos aspectos del uso de hábitat de los monos de Margarita. Se reporta el uso del gradiente altitudinal, de los estratos del bosque, las especies consumidas por estos capuchinos y las implicaciones para su conservación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se realizó en la isla de Margarita (Figura 1). Esta isla con 1071 km$^2$ y 400 000 habitantes, está ubicada en el Caribe venezolano (Lat. N 10°56'-11°06'; Long. O 64°10'-64°25') y se encuentra a 23 km de tierra firme (MARNR 1994). Se estudiaron los cuatro fragmentos de bosque que habita el mono de Margarita (Figura 1): Parque Nacional Cerro El Copey (71,3 km$^2$, 930 m s. n. m.), el cerro Matasiete (11,4 km$^2$, 660 m s. n. m.) que es parte del Monumento Natural Cerros Matasiete y Guayamurí, y las áreas no protegidas: cerro Tragaplata (40 km$^2$, 680 m s. n. m.) y cerro Taguantar (13 km$^2$, 500 m s. n. m.) (Ceballos-Mago 2010, 2011). La temperatura media en Margarita es de 27° C y la precipitación total anual es de

734 mm, la temporada de lluvias ocurre principalmente entre noviembre y enero con un periodo secundario que puede ocurrir entre junio y agosto y esos períodos alternan con dos estaciones secas (Márquez & Sanz 1991; MARNR 1994).

## Recolección y análisis de datos

Cuando se estudia especies elusivas y amenazadas, como el mono de Margarita, los métodos indirectos, como el registro de señales (por ejemplo heces, pelos, huellas, restos de alimentos), son una opción valiosa (Ross & Reeve 2003; Ceballos-Mago *et al.* en prensa). Estos métodos han sido usados con éxito para estudios de otros mamíferos (Gruber *et al.* 2008). Los primatólogos solo recientemente han incorporado técnicas alternativas, como, por ejemplo, el registro de vocalizaciones, que han sido usadas por muchas décadas para otros vertebrados (Geissmann 2003). Las observaciones indirectas pueden ser de gran utilidad en estudios de capuchinos, considerando que entre las prioridades de investigación para este grupo, está estudiar los taxa menos conocidos e identificar los recursos consumidos para entender la flexibilidad y preferencias por especie (Lynch Alfaro *et al*. 2014).

Se recolectaron datos sobre el uso del hábitat tanto en recorridos sistemáticos en transectas lineales, como de manera *ad libitum* y a través de entrevistas con pobladores con su previa autorización. Se realizaron registros *ad libitum* desde febrero 2005 hasta abril 2008 y el estudio sistemático en transectas entre noviembre 2006 y abril 2008. Mediante las observaciones *ad libitum* se hicieron registros ocasionales tanto de observaciones directas de monos alimentándose, como de sus rastros, complementando la información obtenida en las transectas. Limitaciones logísticas en el cerro Taguantar (confirmación tardía de presencia de monos en este cerro, inseguridad del área, no disponibilidad de los cazadores o personas de la localidad a participar en los censos) impidieron alcanzar el mismo esfuerzo de muestreo en dicho cerro, comparado con los otros tres cerros estudiados. En los recorridos en transectas, se realizó el muestreo de distancias (Buckland *et al*. 2001). Se recorrió un total de 102 km en 122 transectas, ubicadas según un diseño aleatorio estratificado (Quinn & Keough 2002). La estratificación fue realizada de acuerdo con los dos tipos más contrastantes de la vegetación (siempreverde y seco), haciendo un esfuerzo de muestreo similar para ambos, con 50,8 km de recorridos en transectas para bosque siempreverde y 51,2 km para bosque seco. Se recolectaron datos de forma sistemática a lo largo de las transectas, registrando cada encuentro con monos de Margarita o sus rastros. Las observaciones directas de monos alimentándose, permitieron la familiarización con sus rastros por lo cual se pudo determinar con seguridad que todos los rastros registrados en este estudio fueron de monos. Por cada individuo o grupo que se encontró, se registró la altitud, la altura en el árbol, las especies consumidas (si estaban alimentándose); se caracterizaron los dormideros observados y se registraron los rastros encontrados. Estos últimos consistieron en restos consumidos de frutas de cultivos, de hojas de bromelias y de palmas, y de la médula de ramas. Se utilizó un GPS Garmin Vista C para registrar las coordenadas de cada evento. En el caso del rastro «hojas de bromelias consumidas», se siguió un criterio para definir unidades o eventos: las hojas encontradas en un diámetro de 5 m se consideraron como una unidad de consumo de bromelia independiente de la siguiente, sobre la transecta. Con los demás rastros se siguió el mismo criterio cuando fue necesario. Los participantes en los censos recibieron información sobre los principios y supuestos del método de transectas lineales, con el fin de reducir la variabilidad entre observadores.

Para explorar el uso del gradiente altitudinal, este se dividió en categorías cada 100 m s. n. m., agrupando los datos por categoría para hacer comparaciones. Para determinar el uso de los estratos del bosque, de los datos tanto de transectas como *ad libitum,* se emplearon aquellos donde el estrato pudo ser determinado antes que los monos reaccionaran a nuestra presencia. Los rastros de ramas de las que consumieron la médula, que son dejadas en las copas de los árboles, o los de bromelias y palmas permitieron determinar la altura a la que la planta fue consumida. Se especificó la altura en el árbol en la que los monos o sus rastros fueron detectados o si estaban en el suelo del bosque. Posteriormente para los análisis se usaron tanto las alturas registradas, como su agrupación por estrato, definidos como estrato inferior (0-10 m), estrato medio (10-20 m) y superior (>20 m). Para explorar tanto si existían indicios de preferencia por el uso de alguno de los estratos del bosque por parte de los monos, y, a su vez, si el tipo de datos incluidos arrojaba diferencias en los resultados, se analizó la frecuencia de observaciones

(eventos), a partir de dos condiciones: (a) observaciones directamente de los monos o (b) agrupando datos para incluir tanto las observaciones directas de monos, como las indirectas (rastros). Se utilizó la estadística descriptiva y, para comparar las frecuencias observadas con las frecuencias esperadas, se realizó la prueba de chi-cuadrado. Los análisis fueron pruebas de dos colas, con el nivel de significación de $p < 0,05$.

## RESULTADOS

Durante el periodo de estudio se observó a los monos directamente en 112 oportunidades. La mayoría de estas (n=84) fueron encuentros *ad libitum* (*ad*) y los restantes (n=28) durante recorridos en transectas (tr). De los 112 encuentros, 48 ocurrieron en Copey (*ad*=40, tr=8), 24 en Tragaplata (*ad*=17, tr=7), 14 en Matasiete (*ad*=10, tr=4) y ocho en Taguantar (*ad*=6, tr=8). Se registraron 412 rastros, 265 en transectas y 147 *ad libitum*.

### Gradiente altitudinal

Si solo se consideran las observaciones directas de monos tanto en transectas como *ad libitum*, estos se detectaron entre los 54 y los 668 m s. n. m. Si se incorporan los resultados de las detecciones de rastros y de las entrevistas a fuentes consideradas confiables, existieron reportes desde los 8 a los 847 m s. n. m. para toda el área de distribución (cuatro fragmentos de bosque). Las diferencias en la frecuencia de encuentros con monos capuchinos de Margarita o sus rastros en el gradiente altitudinal para toda el área de distribución (0 a 900 m s. n. m.), fueron estadísticamente significativas ($X^2$=209,04; $p<0,001$). Dado que estas diferencias podrían estar asociadas con el esfuerzo de muestreo, se seleccionó el gradiente de 100 a 500 m s. n. m. donde no existieron diferencias significativas en el esfuerzo de muestreo ($X^2$=2,6; p=0,46), y se comparó igualmente en dicho gradiente (cada 100 m) la frecuencia de encuentros con los capuchinos. Para este gradiente de 100 a 500 m s. n. m., también se encontraron diferencias estadísticamente significativas para la frecuencia de encuentro de capuchinos o sus rastros ($X^2$=8,69, $p<0,05$). En ambos casos existió un mayor porcentaje de encuentros entre 300 y 500 m s. n. m.

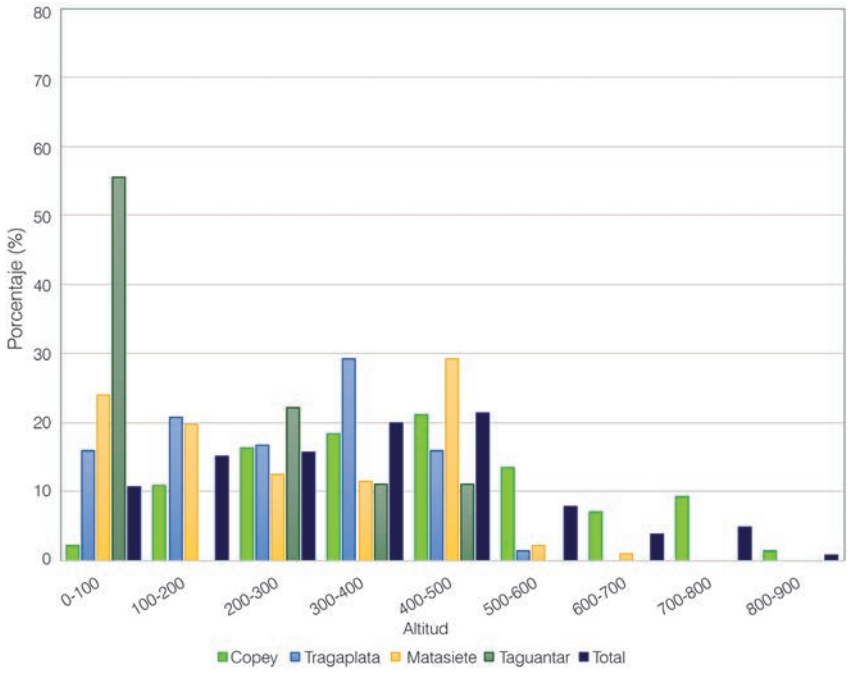


Figura 2. Uso del gradiente altitudinal por los monos de Margarita. Porcentaje de encuentros a cada altura. Se dividió el gradiente en categorías cada 100 m s. n. m.

(Figura 2). Para cada fragmento de bosque, los límites altitudinales registrados hasta ahora son: Copey entre 42-847 m s. n. m., Tragaplata 63-555 m s. n. m., Matasiete 47-630 m s. n. m. y Taguantar 8-335 m s. n. m. (Figura 2). Taguantar es donde se han reportado a menor altura del gradiente altitudinal.

### Estratos del bosque

Los monos de Margarita utilizan una variedad de estratos, desde el suelo hasta el dosel del bosque. Para ambas condiciones consideradas (a: solo observaciones directas, n=58 eventos y b: observaciones directas e indirectas, n=126 eventos), los monos de Margarita usaron con mayor frecuencia el estrato inferior (0-10 m, a=57 %, b=66 %), seguido del estrato medio (10-20 m, a=40 %, b=28 %). Las diferencias en la frecuencia de uso entre los 3 estratos considerados fueron estadísticamente significativas para

ambas condiciones, observación directa ($X^2$=25,9; p<0,01) y observación directa e indirectas ($X^2$=68,71; p<0,01). Usando observaciones indirectas (rastros) se detectó el uso del suelo del bosque en una frecuencia mucho más alta (n=36 de 68 rastros detectados), comparado con las detecciones en el suelo a partir solo de observaciones directas (n=1 de 58 observaciones directas). Se encontraron 3 áreas usadas como dormideros, que tienen en común el estar ubicadas en bosques de galería y, en los 3 casos, se observó a los monos en la copa de los árboles emergentes. Los 3 dormideros fueron observados en el Parque Nacional Cerro El Copey.

Tabla 1. (a) Porcentaje de reglones consumidos por los monos de Margarita de acuerdo con las señales encontradas en los recorridos de transectas lineales.

| (a) Renglón | Eventos | Porcentaje % | Renglón | % |
|---|---|---|---|---|
| Base de hojas | 147 | 54,0 | Bromelias | 93,2 |
| | | | Palmas | 6,8 |
| Frutos | 57 | 21,5 | Mangos (*Mangifera indica*) | 26,3 |
| | | | Cocos (*Cocos nucifera*) | 21,1 |
| | | | Nísperos *(Manilkara sapota)* | 17,5 |
| | | | Naranjas *(Citrus sinensis)* | 15,8 |
| | | | Maíz (*Zea mays*) | 14,0 |
| | | | Mamey (*Mammea americana*) | 3,5 |
| | | | Aguacate (*Persea americana*) | 1,8 |
| Médula | 46 | 18,9 | *Protium tenuifolium* | 45,7 |
| | | | No identificada | 43,5 |
| | | | *Clusia flava* | 4,4 |
| | | | *Cupania americana* | 2,2 |
| | | | *Ficus* sp. | 2,2 |
| | | | *Melicoccus bijugatus* | 2,2 |
| Hojas | 5 | 1,9 | *Anthurium* sp. | |
| Cactus | 2 | 0,8 | Specie no identificada | 100 |
| Semillas | 2 | 0,8 | *Hymenaea courbaril* | 100 |
| No identificado | 6 | 2,3 | | 100 |
| Total | 265 | 100 | | |

## Especies consumidas

Considerando solo las observaciones sistemáticas de rastros realizadas durante los recorridos en transectas, se encontró un total de 265 eventos de rastros de recursos consumidos por los monos de Margarita. En 250 de estos eventos donde se registró con detalle el tipo la información sobre cada uno, se detectaron 77,2 % en bosque siempreverde y 22,8 % en bosque seco. En todos los fragmentos de bosque (exceptuando Taguantar) se detectaron rastros de bases de hojas de bromelias y de palmas, frutos y médula de ramas. Los recursos consumidos por los monos de Margarita de acuerdo con todos los rastros detectados en las transectas se agrupan en: base de hojas, frutos, médula, hojas, cactus y semillas (Tabla 1a). El porcentaje más alto corresponde a la categoría «base de las hojas», representada principalmente por bromelias de diferentes especies, pero incluye también palmas. Los frutos y la médula de ramas fueron igualmente consumidas en altos porcentajes. *Protiun tenuifolium* (Burseraceae) fue la especie más importante en la categoría médula.

El consumo del fruto y médula de copey (*Clusia major*), médula de mango (*Mangifera indica*) y el fruto de Icaco (*Chrysobalanus icaco)* solo se registraron en observaciones *ad libitum*. Durante este estudio se añadieron 16 especies a la lista de las consumidas por monos de Margarita (Tabla 1b), iniciada por Sanz y Márquez (1994). Se añadió también el consumo de partes estructurales adicionales de la planta para especies previamente reportadas como parte de su dieta. Seis de las especies añadidas fueron bromelias. Los pobladores reportaron el consumo de yuca (*Manihot aipi*) en los conucos y el consumo de ardillas (*Sciurus granatensis nesaeus*), pero estos reportes no han sido confirmados.

Se encontraron particularidades en la forma de consumo de las naranjas (*Citrus sinensis*) y de los cocos (*Cocos nucifera*). El consumo de naranjas por los monos fue reportado por los agricultores como un problema para sus cultivos, principalmente en el cerro Tragaplata. Se encontraron rastros de naranja con una perforación central, por donde introducen sus dedos para obtener la pulpa. Con respecto a los cocos, se observó directamente a los monos usando los dientes y las manos para abrirlos (Figura 3a), así como rastros de cocos manipulados por monos (Figura 3b y 3c). Se registró con detalle lo observado en 27 «encuentros de cocos abiertos por monos». Los monos de Margarita tienen por lo menos 2 maneras de abrir los

Tabla 1. (b) Especies de plantas consumidas por los monos de Margarita de acuerdo a Sanz & Márquez (1994) y a este estudio (*).

| (**b**) Familia | Especie | Sanz & Márquez (1994) | | Este estudio | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Parte | Fuente | Parte | Fuente |
| Anacardiaceae | *Mangifera indica* | frutos (ma, in), méd. | O, R, L | frutos (ma, in), méd | O, R, L |
| Araceae | *Anthurium huegelii* | base foliar | O, R | | |
| Araceae | *Anthurium* sp* | | | hojas | R |
| Araceae | *Philodendrom acutatum* | méd, inflor (ma). | R | | |
| Arecaceae | *Cocos nucifera** | | | frutos | O, R, L |
| Arecaceae | *Acromia aculeata* | frutos (ma) | R | | |
| Arecaceae | *Bactris setulosa* | méd | R | méd, base foliar | R |
| Arecaceae | *Coccothrinax barbadensis* | frutos (ma), inflor. | O, L | base foliar | R |
| Bromeliaceae | *Aechmea fendleri* | base foliar | R | base foliar | R |
| Bromeliaceae | *Vriesea splendens* | inflor, base foliar | R, L | base foliar | R |
| Bromeliaceae | *Aechmea aquilera** | | | base foliar | R |
| Bromeliaceae | *Bromelia humilis** | | | base foliar | R |
| Bromeliaceae | *Guzmania monostachia** | | | base foliar, base de inflor. | R |
| Bromeliaceae | *Guzmania lingulata** | | | base foliar | R |
| Bromeliaceae | cf. *Guzmania lingulata** | | | base de inflor. | R |
| Bromeliaceae | *Tillandsia* sp.* | | | base foliar | R |
| Burseraceae | *Bursera simaruba* | méd | R | | |
| Burseraceae | *Protium tenuifolium ** | | | méd | R |
| Burseraceae | *Protium neglectum* | méd | O, R | | |
| Cactaceae | *Cereus hexagonus* | frutos (ma) | R | | |
| Celastraceae | *Maytenus karsteni* | frutos (in) | R | | |
| Chrysobalanaceae | *Chrysobalanus icaco** | | | frutos (ma) | R, L |
| Clusiaceae | *Mammea americana* | frutos (ma) | R, L | frutos (ma) | O, R, L |
| Clusiaceae | *Clusia* sp. | frutos (ma) | CD, L | frutos (ma) | O, R |
| Clusiaceae | *Clusia flava** | | | méd | R |
| Clusiaceae | *Clusia major** | | | frutos (ma), méd | O, R |
| Euphorbiaceae | *Manihot aipi** | | | raíz | L |
| Fabaceae | *Hymenaea courbaril** | | | semillas | R |
| Graminae | *Olyra* sp. | frutos | CD | | |
| Graminae | *Saccharum officinarum* | méd | L | | |
| Graminae | *Zea mays* | semillas | O, R, L | semillas | R, L |
| Lauraceae | *Ocotea sp.* | méd | O | | |
| Lauraceae | *Persea americana* | frutos (ma, in) | R, L | frutos (ma) | R |
| Mimosaceae | *Calliandra laxa* | semillas | O, R | | |
| Moraceae | *Cecropia peltata* | méd de los pecíolos | O, R | méd | R |
| Moraceae | *Ficus nimphiifolia* | frutos (ma) | R | | |
| Moraceae | *Ficus* sp. | frutos (ma, in) | O, R, L | | |
| Moraceae | *Ficus* sp. | frutos (ma) | R | | |
| Musaceae | *Heliconia bilhai* | méd | R, L | | |
| Myrtaceae | *Psidium guajava* | frutos (ma, in) | R, L | | |
| Passifloraceae | *Passiflora laurifolia* | frutos (ma, in) | R | | |
| Polygonaceae | *Coccoloba latifolia* | méd | O | | |
| Rubiaceae | *Guettarda divaricata* | frutos (ma) | O | | |
| Rubiaceae | *Guettarda scabra* | méd | R | | |
| Rutaceae | *Citrus sinensis** | | | frutos (ma) | R, L |
| Sapindaceae | *Cupania americana* | méd | R | méd | R |
| Sapindaceae | *Melicoccus bijugatus** | | | méd | R |
| Sapotaceae | *Manilkara zapota* | frutos (ma, in) | R, L | frutos (ma, in) | R, L |

Nota: O: observación directa. R: rastro. L: reporte local. CD: contenido digestivo. méd: médula. ma: madura. in: inmadura. inflor: inflorescencia.

Figura 3. Mono de Margarita consumiendo cocos (a). El corte lateral de los cocos (b) fue el rastro de apertura de cocos más común, el corte en un extremo (c) solo se observó en dos localidades en dos fragmentos de bosque (en Tragaplata en cocos grandes y en Copey solo en cocos pequeños).

cocos (Figura 3b y 3c). El corte lateral (Figura 3b) fue la forma más frecuentemente observada (n=23 eventos). El corte en un extremo (Figura 3c) fue encontrado solo en 2 localidades (n=4 eventos), en 2 fragmentos de bosque (Tragaplata y Copey). En 1 de ellos (Copey), todos los cocos con corte en el extremo fueron cocos pequeños y se encontraron junto a cocos grandes con corte lateral (Figura 3b).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### Gradiente altitudinal

Los capuchinos de Margarita se encontraron en un rango altitudinal más amplio que el reportado previamente (entre los 100 y 660 m s. n. m. con eventuales incursiones hasta los 60 m s. n. m. en conucos) por Márquez & Sanz (1991). Estos capuchinos están actualmente entre 8-847 m s. n. m. ocupando áreas tanto protegidas, como fuera del límite de estas. Al moverse hacia cultivos que están fuera de los límites de las áreas protegidas, aumentan las posibilidades de conflicto con pobladores. *Sapajus apella* se encuentran en un amplio rango altitudinal y en hábitats muy diversos, incluyendo ambientes degradados, por lo que se ha hecho referencia a esta especie como generalista de hábitat (Defler 2003; Lynch Alfaro *et al*. 2012a). Por esta razón es de esperarse que los monos de Margarita ocupen los cerros en todo su gradiente. Aunque los capuchinos en Margarita tienen preferencia por los bosques siempreverdes, también usan el bosque y los matorrales secos (Ceballos-Mago & Chivers 2013).

### Estratos del bosque

La preferencia de los monos de Margarita por el estrato inferior y el medio es consistente con lo reportado para *Sapajus,* que parece preferir los estratos bajos comparado con *Cebus* (Siemers 2000; Moura 2004; de Oliveira *et al*. 2014). No obstante, Flesher (2015) reporta una marcada preferencia por el estrato alto en *Sapajus xanthosternos*. El registro de los rastros de mono de Margarita permitió detectar el uso del suelo. Las especies elusivas, como este capuchino, difícilmente se observan en el suelo ante la presencia de humanos. La ausencia de depredadores (diferentes al hombre) en

Margarita puede ser una de las razones por las que estos capuchinos usan el suelo en busca de recursos alimentarios. Los monos capuchinos (*Cebus* y *Sapajus*) no utilizan el suelo con mucha frecuencia, pero en condiciones específicas, tales como los bosques secos y especialmente durante la estación seca, se ha reportado que aumentan el uso del suelo para la búsqueda de alimento (Siemers 2000; Moura 2004).

## Especies consumidas

En este estudio enfocado principalmente en los rastros de alimentación del mono de Margarita, las bromelias tienen el mayor porcentaje de consumo, probablemente por ser un rastro de fácil detección y presente durante todo el año. Los rastros de hojas de bromelias por estar presentes en los cuatro fragmentos de bosque y tanto en bosque seco como en el siempreverde, puede ser monitoreado sistemáticamente (Ceballos-Mago & Chivers 2013). Los monos capuchinos, en general, consumen las bases de hojas de bromelias y la médula de plantas, pero por ser recursos de difícil digestión y bajos en energía, se piensa que los consumen como recurso secundario o de emergencia, cuando los preferidos, como frutos grandes, no están disponibles (Brown *et al*. 1986; Robinson & Janson 1987; Mosdossy *et al*. 2015). El árbol *Protium tenuifolium* pareció ser seleccionado por los monos de Margarita para consumir la médula de sus ramas. En otros estudios ha sido reportado el consumo de los frutos de esta especie por los capuchinos, pero la médula no fue mencionada (Sabbatini *et al*. 2008). Los resultados de Mosdossy *et al.* (2015) en cuanto al consumo de hojas de bromelias y de médula de plantas no son consistentes con el rol de estos como recurso secundario. Dichos autores proponen que en el caso del consumo de médula, el rol no nutricional, por ejemplo medicinal y antiparasitario, podría explicar los casos donde no hay un patrón estacional de consumo. Márquez & Sanz (1991) reportaron un consumo elevado de bromelias y médula por monos de Margarita durante los meses de sequía, lo que pareciera apoyar la hipótesis de consumo de estos recursos como secundarios en Margarita.

Los monos capuchinos en comparación con otros primates neotropicales tienen una dieta mucho más amplia, pero las frutas y los insectos son los principales elementos consumidos (Fragaszy *et al.* 2004). Chivers (1998) los describe como fauni-frugívoros. Prefieren frutos carnosos, pero las nueces de palma y semillas representan también recursos críticos para los capuchinos (Terborgh 1983; Spironello 1991; Galetti & Pedroni 1994). En este sentido, Arecaceae (palmas) es la familia más importante encontrada en la caracterización del bosque nublado en la isla de Margarita (Ceballos-Mago, 2010), con dos especies de palmas consumidas por los capuchinos de Margarita, *Coccothrinax barbadensis* y *Bactris setulosa*. Los monos también consumen la médula y base de las hojas de *B. setulosa*, a pesar de ser una palma espinosa, lo que dificulta su manipulación.

Las especies de plantas en los bosques nublados de Margarita están adaptadas para la dispersión endozoica por las aves (Sugden 1983). Estas especies producen frutos pequeños de color rojo, negro, blanco o púrpura y sin cáscara, a diferencia de los preferidos por los primates: frutos grandes de color anaranjado y amarillo, marrón o verde con cáscara (Janson 1983). Dado que los frutos grandes en el bosque de Margarita son limitados, es muy probable que los capuchinos estén consumiendo un alto porcentaje de frutos de plantaciones, y de los árboles frutales dispersos en el bosque nublado y en los bosques de galería. Tres de las principales familias presentes en el bosque de galería contienen especies frutales consumidas por los capuchinos: Arecaceae (coco, *Cocos nucifera*), Anacardiaceae (mango, *Mangifera indica*) y Clusiaceae (mamey, *Manzana mamey*) (Ceballos-Mago 2010). En los conucos se encuentran también otras especies de frutas (Moncada 2007), pero el consumo de maíz, níspero, mamey, naranjas y yuca, por parte de los monos, es el que principalmente ha ocasionado conflicto con pobladores (Márquez & Sanz 1991; Ceballos-Mago 2010; Sanz *et al*. en prensa).

El uso de plantaciones por los capuchinos también se ha reportado en otros estudios y se ha observado tanto aumento de consumo en los cultivos cuando hay escasez estacional de frutos silvestres carnosos, como su consumo durante todo el año (Fragaszy *et al*. 2004; de Freitas *et al*. 2008; Canale *et al*. 2013). El cacao (*Theobroma cacao*) es comúnmente consumido por capuchinos en otros lugares (Canale *et al*. 2013, Estrada 2006) pero no en Margarita. La caña de azúcar ha sido reportada en la dieta de los monos de Margarita en años anteriores (Sanz & Márquez 1994) y por capuchinos en otros estudios (de Freitas *et al*. 2008). El

consumo de yuca (*Manihot aipi*) no había sido previamente reportada en Margarita, y el aparente incremento reciente de su consumo en nuevos conucos (Obs. personal) debe ser atendido para evitar que aumente el conflicto. Ludwig *et al*. (2006) reportan el consumo de yuca por el capuchino negro (*Sapajus nigritus*) en época de escasez de otros alimentos.

El consumo del fruto grueso y leñoso de *Hymenaea courbaril* (árbol conocido en Venezuela como algarrobo) ha sido reportado también para otros capuchinos. Sus fuertes músculos de la mandíbula les permiten tener acceso a recursos duros como estos frutos de algarrobo (Galetti & Pedroni 1994; de Freitas *et al*. 2008). Con respecto a insectos, se ha observado a los monos retirar la corteza de ramas y consumir insectos (Obs. personal). Sanz y Márquez (1994) por observaciones directas y con el análisis de seis contenidos estomacales de monos cazados por la población local, encontraron restos de Hymenoptera (Formicidae, Vespidae, Anthophoridae), Orthoptera (Acridiidae), Coleoptera (Scolytidae, Scarabidae), Hemiptera (Ligaeidae, Reduviidae), Lepidoptera e Isoptera. Márquez & Sanz (1991) reportan también consumo de una serpiente (*Sibon nebulatus*), encontrada en uno de los estómagos.

En relación con las particularidades en el uso de recursos, la manipulación de las naranjas, abriendo un agujero, se asemeja a la de otros capuchinos que remueven la piel para comerlas (Burgoa & Pacheco 2008). Las diferencias encontradas en la apertura de los cocos, podría ser evidencia de un comportamiento transmitido por aprendizaje social. La tradición ha sido estudiada en otros capuchinos y, más intensamente, en los chimpancés y los orangutanes (Perry *et al.* 2003; van Schaik *et al*. 2003). El aprendizaje de la forma de apertura poco frecuente (Figura 3c) pudo haber ocurrido en un grupo de la isla, y no ha sido transmitido a otros grupos por falta de contacto entre ellos. En vista de que esta forma poco frecuente también ocurrió en otro fragmento de bosque, pero solo en cocos pequeños, es posible que estos hayan sido abiertos por individuos juveniles que exploran diversas formas de apertura durante su proceso de aprendizaje. Dado que hasta ahora no se han encontrado evidencias de movimiento de los monos entre los cuatro fragmentos de bosque en Margarita, se esperaría encontrar diferencias en los comportamientos transmitidos por tradición, como podría ser el caso de estas diferencias observadas en la apertura de cocos.

## Implicaciones para la conservación

Las modificaciones que el hombre ha realizado al paisaje, causando deforestación, fragmentación de hábitat, aumento de zonas urbanas y de áreas cultivadas, implican serias amenazas para la supervivencia de los primates (Chapman & Peres 2001; Mittermeier *et al*. 2009). Las poblaciones de primates no humanos han aumentado su cercanía e interacción con los humanos producto de estas actividades (Fuentes 2006). Los monos capuchinos, tanto *Sapajus* como *Cebus*, caracterizados por una gran flexibilidad en su comportamiento y alta capacidad de aprendizaje, se adaptan mejor que otras especies de primates al impacto humano (Siemers 2000; Fragaszy *et al*. 2004; Sabbatini *et al.* 2008). Sin embargo, su capacidad de adaptación tiene límites. Tanto el mono de Margarita, como el capuchino de pecho amarillo (*Sapajus xanthosternos*), el capuchino rubio (*Sapajus flavius*), el capuchino crestado (*Sapajus robustus*) y el mono kaapori (*Cebus kaapori*) son algunos ejemplos de capuchinos amenazados por impacto antropogénico (Canale *et al*. 2013; de Oliveira *et al*. 2014; Kierulff *et al*. 2015; de Oliveira *et al*. 2015; Ceballos 2015). La capacidad de los capuchinos de usar áreas modificadas también ha generado su conflicto con humanos. Los monos capuchinos han sido reportados no solo consumiendo frutos y tubérculos de cultivos en este estudio en Margarita y en otras localidades (Siemers 2000; Moncada 2007; de Freitas *et al.* 2008; McKinney 2011; Canale *et al*. 2013), sino también por aprovisionamiento (Moura 2004; McKinney 2011); recogiendo alimentos de la basura en áreas naturales protegidas y tomándolos directamente de humanos por ofrecimiento voluntario o por robo y en algunos casos con interacciones agresivas (Siemers 2000; Sabbatini *et al.* 2006, de Freitas *et al.* 2008, Campbell 2013).

Mantener los cultivos fuera del hábitat de los primates y sembrar productos no atractivos para ellos en los bordes de los cultivos más atractivos, son algunas de las sugerencias para mantener a los monos alejados de las áreas cultivadas para evitar el conflicto hombre-primates no-humanos (de Freitas *et al*. 2008). Sin embargo, dado que en la actualidad el acceso a especies cultivadas significa un aporte nutricional importante para muchos primates, deben planificarse con cuidado las decisiones de manejo, como discuten Canale *et al*. (2013) para *Sapajus xanthosternos* y otros primates en el bosque atlántico de Brasil. En este mismo sentido, Estrada (2006) discute el

valor positivo de algunas prácticas agrícolas del Neotrópico en la conservación de primates. En algunas localidades las especies cultivadas que se han diseminado en el bosque, representan un recurso aún más accesible para los monos, comparado con los cultivos por no implicar los riesgos de acercarse a humanos. En estos casos igualmente, se debe planificar con cuidado las decisiones de manejo y reemplazo de recursos cuando se ha considerado la extracción de especies que pueden afectar la dieta de los primates (Canale *et al*. 2013).

En años recientes se ha ampliado en gran medida el conocimiento de los monos capuchinos. En particular para *Sapajus apella*, antes tratado como un solo grupo de monos robustos de muy amplia distribución, su reciente división en diversas especies ha llevado a explorar sus diferencias en uso del hábitat y como las fuerzas ecológicas y su historia evolutiva han contribuido a la diversidad que observamos actualmente (Lynch Alfaro *et al*. 2012b; Wright *et al*. 2015). Estos nuevos aportes permiten también redefinir estrategias de conservación adecuadas a las características y requerimientos ecológicos de cada especie.

Para el caso del mono de Margarita, como ya se ha mencionado, la presión de cacería por considerar a los capuchinos plaga de cultivo, fue probablemente el principal factor que ocasionó la disminución de la población hasta llevarla a la categoría En Peligro Crítico. Dado el abandono de un porcentaje importante de la actividad agrícola en las montañas, el conflicto ha ido disminuyendo. Sin embargo, existen reportes recientes de monos en conucos de casas donde nunca antes habían llegado (Obs. personal). La comunidad de estos lugares, expresa temor a los monos, por lo que esta situación debe atenderse inmediatamente antes que el conflicto aumente y se convierta de nuevo en una amenaza importante para los monos de Margarita. Se requiere un trabajo desde la comunidad, atendiendo sus percepciones. Se requiere también el estudio de otras posibles razones del reciente acercamiento, ademas de la pérdida de temor al hombre, como por ejemplo cambios estacionales en la disponibilidad de recursos del bosque. Como parte de futuras investigaciones en Margarita, tenemos planteado el estudio de los restos de alimentos en las heces de los monos margariteños y el seguimiento de sus grupos. Esto nos permitirá ampliar el conocimiento de su dieta, explorar la importancia de los frutos de cultivo en la misma y hacer comparaciones entre poblaciones por fragmentos de bosque, en especial con Taguantar donde no hay bosque nublado ni frutales. En dicho cerro, los grupos de monos son de menor tamaño (Ceballos-Mago 2010), lo cual puede deberse a restricciones en su dieta o a los altos y crecientes niveles de cacería para el tráfico ilegal (Ceballos-Mago *et al.* 2010). Menos del 50 % del hábitat de los monos margariteños está protegido. Dos fragmentos de bosque ocupados por ellos no están protegidos (Taguantar y Tragaplata) y en las áreas protegidas los monos usan sectores que están por debajo del límite de protección. Esto aumenta su riesgo, por lo que deben ampliarse las áreas protegidas y comunicarlas con corredores ecológicos, como ya ha sido propuesto desde el Instituto Nacional de Parques (Inparques) pero aún no se ha ejecutado (Villarroel 2007; Sanz 2007; Ceballos-Mago 2010).

Los esfuerzos en la conservación del mono Margarita permiten proteger también las demás especies endémicas y los ecosistemas amenazados presentes en el hábitat de este capuchino. Estos esfuerzos son además una contribución para el conocimiento y la conservación de primates del Caribe, los cuales enfrentan actualmente amenazas muy similares.

## AGRADECIMIENTOS

Al personal de Inparques y, especialmente a los guardaparques I. Valera, P. Marcano y M. Gil por su apoyo. A V. Zacarías por su ayuda en el trabajo de campo. A C. E. González por su apoyo con el Sistema de Información Geográfico. Al Dr. Gerardo Aymard por la identificación de plantas. Al Dr. Chivers, supervisor de mi tesis de doctorado, que incluyó este estudio, y a mis compañeros del Wildlife Research Group (University of Cambridge) por su apoyo y comentarios durante el desarrollo de la investigación. A C. Besancon por su apoyo durante la elaboración del manuscrito. A M. Santamaria por sus comentarios al manuscrito. A los editores del libro por su invitación a participar en este proyecto editorial y por sus sugerencias al manuscrito. A la Fundación Vuelta Larga por su apoyo institucional. A las familias Ceballos-Mago, Perera-Morales y Salerno-Phillips por su apoyo logístico. El apoyo financiero fue proporcionado por el Primate Action Fund (CI), Captive Care Grant (IPS), Fondo IEA, Denver Zoological Foundation, Rufford Small Grant, IDEA WILD, Cambridge Overseas Trust, Avrith Grant, Cambridge Philosophical Society y Murray Edwards College.

## BIBLIOGRAFÍA


Brown AD, Chalukian SC, Malmierca LM & OJ Colillas (1986) Habitat structure and feeding behavior of *Cebus apella* (Cebidae) in el Rey National Park, Argentina. En: Taub DM & FA King (eds.) *Current Perspectives in Primate Social Dynamics*. Van Nostrand Reinhold Company. New York, EE. UU. Pp. 137-151.

Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers, DL & L Thomas (2001) *Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press. Oxford, UK. 432 pp.

Burgoa N & LF Pacheco (2008) Densidad de población y uso de hábitat de *Cebus libidinosus* (primates, cebidae) en un bosque yungueño de Bolivia. *Mastozoología Neotropical*, 15(2):273-283.

Canale GR, Kierulff MCM & DJ Chivers (2013) A Critically Endangered Capuchin Monkey (*Sapajus xanthosternos*) Living in a Highly Fragmented Hotspot. En: Marsh LK & CA Chapman (eds.) *Primates in Fragments: Complexity and Resilience*. Springer Press. New York, EE. UU. Pp. 299-311.

Campbell JC (2013) *White-faced Capuchins (*Cebus capucinus*) of Cahuita National Park, Costa Rica: Human Foods and Human Interactions*. Tesis de Maestría. Iowa State University. Ames, Iowa, EE. UU. 67 pp.

Ceballos N (2015) *Cebus apella ssp. margaritae*. IUCN Red List of Threatened Species, Version 2009.2. www.iucnredlist.org. (Consultado el 15-I-2016).

Ceballos-Mago N (2011) *Sapajus apella margaritae*. All the World's Primates Database Website. http://www.alltheworldsprimates.org/Home.aspx (Consultado el 15-XII-2015).

Ceballos-Mago N (2010) *The Margarita capuchin* Cebus apella margaritae*: a critically-endangered monkey in a fragmented habitat on Isla de Margarita, Venezuela*. Tesis Ph.D. University of Cambridge. Cambridge, UK. 165 pp.

Ceballos-Mago N & D Chivers (2013) A Critically-Endangered Capuchin (*Sapajus apella margaritae*) Living in Mountain Forest Fragments on Isla de Margarita, Venezuela. En: Marsh LK & CA Chapman (eds.) *Primates in Fragments: Complexity and Resilience*. Springer Press. New York, EE. UU. Pp. 183-195.

Ceballos-Mago N, González, CE & DJ Chivers (2010) Impact of the pet trade on the Margarita capuchin monkey *Cebus apella margaritae*. *Endangered Species Research* 12:57-68.

Ceballos-Mago N, Gamero E, Rodríguez-Clark KM, Martínez R & M Pernía (en prensa). Métodos de campo para la recolección de muestras genéticas no invasivas de mono de Margarita, *Sapajus apella margaritae*. En: Urbani B & N Ceballos-Mago (eds.) *La Primatología en Venezuela*. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (ACFIMAN) / Editorial Equinoccio, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela.

Chapman CA & C Peres (2001) Primate conservation in the new millennium: the role of scientists. *Evolutionary Anthropology* 10:16-33.

Chivers DJ (1998) Measuring food intake in wild animals: primates. *Proceedings of the Nutrition Society* 57(2):321-332.

Corpotur (2009) *Estadísticas turísticas del Estado Nueva Esparta*. Corporación de Turismo del Estado Nueva Esparta (Corpotur). Dirección de Planificación y Desarrollo. Departamento de Estadísticas Turísticas. Nueva Esparta, Venezuela.

De Freitas CH, Setz EZF, Araújo ARB & N Gobbi (2008) Agricultural crops in the diet of bearded capuchin monkeys, *Cebus libidinosus* Spix (Primates: Cebidae), in forest fragments in southeast Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25(1):32-39.

De Oliveira SG, Lynch Alfaro JW & LM Veiga (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.

De Oliveira MM, Boubli JP & MCM Kierulff (2015) *Sapajus flavius*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T136253A70612549. http://www.iucnredlist.org/details/136253/0 (Consultado el 20-VIII-2016).

Defler TR (2003) *Primates de Colombia*. Serie de Guías Tropicales de Campo. Conservation International. Panamericana Formas e Impresos S.A. Bogotá, Colombia. 543 pp.

Estrada A (2006) Human and Non-Human Primate Co-existence in the Neotropics: a Preliminary View of Some Agricultural Practices as a Complement for Primate Conservation. *Ecological and Environmental Anthropology* 2(2):17-29.

Fajardo L, González V, Nassar JM, Lacabana P, Portillo CA, Carrasquel F & JP Rodríguez (2005) Tropical Dry Forest of Venezuela: Characterisation and Current Conservation Status. *Biotropica* 37(4):531-546.

Flesher KM (2015) The Distribution, Habitat Use, and Conservation Status Of Three Atlantic Forest Monkeys (*Sapajus xanthosternos, Callicebus melanochir, Callithrix* sp.) in an Agroforestry/Forest Mosaic in Southern Bahia, Brazil. *International Journal of Primatology* 36(6):1172-1197.

Fragaszy D, Visalberghi E & L Fedigan (2004) *The Complete Capuchin. The Biology of the Genus Cebus*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 339 pp.

Fuentes A (2006) Human-nonhuman primate interconnections and their relevance to anthropology. *Ecological and Environmental Anthropology* 2(2):1-11.

Galetti M & F Pedroni (1994) Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10:27-39.

Gamero E, Rodríguez-Clark KM, Ceballos-Mago N, Martínez R & M Pernía (en prensa). Protocolo de descontaminación en estudios genéticos de muestras no invasivas de *Sapajus apella margaritae*. En: Urbani B & N Ceballos-Mago (eds.) *La Primatología en Venezuela*. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (ACFIMAN) / Editorial Equinoccio, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela.

Geissmann T (2003) Tape-recording primate vocalisations. En: Setchell JM & DJ Curtis. *Field and Laboratory Methods in Primatology. A Practical Guide*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp 228-238.

González V (2007) La vegetación de la Isla de Margarita y sus interrelaciones con el ambiente físico. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 67(167):131-161.

Gruber B, Reineking B, Calabrese JM, Kranz A, Poledníková K, Poledník L, Klenke R, Valentin A & K Henle (2008) A new method for estimating visitation rates of cryptic animals via repeated surveys of indirect signs. *Journal of Applied Ecology* 45(2):728-735.

Janson CH (1983) Adaptation of fruit morphology to dispersal agent in a Neotropical forest. *Science* 219(4581):187-189.

Janzen D (1988) Tropical dry forests the most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson EO (ed.). *Biodiversity*. The National Academy Press. Washington DC. EE. UU. Pp. 130-137.

Kierulff MCM, Mendes SL & AB Rylands (2015) *Sapajus robustus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e. T42697A70614762. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-1.RLTS.T42697A70614762.en. (Consultado el 20-VIII-2016).

Lynch Alfaro JW, Silva JDSE & AB Rylands (2012a) How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus and Cebus*. *American Journal of Primatology* 74(4):273-286.

Lynch Alfaro JW, Boubli JP, Olson LE, Fiore AD, Wilson B, Gutiérrez-Espeleta GA, Chiou KL, Schulte M, Neitzel S, Ross V, Schwochow D, Nguyen MTT, Farias I, Janson CH & ME Alfaro (2012b) Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography* 39:272-288.

Lynch Alfaro JW, Izar P & RG Ferreira (2014) Capuchin monkey research priorities and urgent issues. *American Journal of Primatology* 76(8):705-720.

Ludwig G, Aguiar LM & Rocha VJ (2006) Comportamento de obtenção de *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae), mandioca, por *Cebus nigritus* (Goldfuss) (Primates, Cebidae) como uma adaptação alimentar em períodos de escassez. *Revista Brasileira de Zoologia* 23(3):888-890.

MARNR Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (1994) *Atlas del Estado Nueva Esparta*. Gráficas Internacional. Porlamar, Nueva Esparta, Venezuela. 104 pp.

Márquez L & V Sanz (1991) *Evaluación de la presencia de Cebus apella margaritae (Hollister, 1914) en la Isla de Margarita*. Tesis de pregrado. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 68 pp.

Martínez R, Moscarella R, Aguilera M & E Márquez (2000) Updated on the status of the Margarita Island capuchin, Cebus apella margaritae. *Neotropical Primates* 8(1):34-35.

McKinney T (2011). The effects of provisioning and crop-raiding on the diet and foraging activities of human-commensal white-faced Capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology* 73(5):439-448.

Mittermeier RA, Wallis J, Rylands AB, Ganzhorn JU, Oates JF, Williamson EA, Palacios E, Heymann EW, Kierulff MCM, Long Yongcheng, Supriatna J, Roos C, Walker S, Cortés-Ortiz L & C Schwitzer (2009) *Primates in Peril: The world's 25 most endangered primates 2008-2010*. IUCN/SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), Conservation International (CI). Arlington, VA, EE. UU. 84 pp.

Moura AC (2004) *The capuchin monkey and the caatinga dry forest: a hard life in a harsh habitat*. PhD thesis. University of Cambridge. Cambridge, UK. 222 pp.

Mosdossy KN, Melin AD & LM Fedigan (2015) Quantifying seasonal fallback on invertebrates, pith, and bromeliad leaves by white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*) in a tropical dry forest. *American Journal of Physical Anthropology* 158:67-77.

Moncada R (2007) *Evaluación del impacto generado por la fauna silvestre sobre los cultivos en conucos en el P. N. Cerro El Copey, Isla de Margarita (edo. Nueva Esparta)*. Tesis de pregrado. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 86 pp.

Narang D, Nelson HP & A Lawrence (2011) Demography and general ecology of an introduced primate - the tufted capuchin (*Cebus apella*) in Chaguaramas, Trinidad. En: Lawrence A & Nelson HP (eds.). *Proceedings of the 1st Research Symposium on Biodiversity in Trinidad and Tobago*. The Department of Life Sciences, The University of the West Indies. St Augustine. St Augustine, Trinidad y Tobago. Pp. 19-29.

Ottocento R, Marquez L, Bodini R & R Cordero (1989) On the presence of *Cebus apella margaritae* on Margarita Island, Northeastern Venezuela. *Primate Conservation* 10:19-21.

Perry S, Panger M, Rose L, Baker M, Gros-Louis J, Jack K, MacKinnon K, Manson J, Fedigan L & K Pyle (2003) Traditions in wild white-faced capuchin monkeys. En: Fragaszy D, Perry S (eds). *The Biology of Traditions. Models and Evidence*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pp. 391-425.

Phillips KA & CL Abercrombie (2003) Distribution and conservation status of the primates of Trinidad. *Primate Conservation* 19:19-22.

Quinn GP & MJ Keough (2002) *Experimental design and data analysis for biologist*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 537 pp.

Robinson JG & CH Janson (1987) Capuchins, squirrel monkeys and atelines. Socioecological convergence with old world primates. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth SM, Wrangham RW & TT Struhsaker (eds.) *Primates Societies*. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. Pp 69-82.

Rodríguez JP (2007) Editorial: Extinción en Margarita. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 67(167):7-9.

Rodríguez JP & F Rojas-Suárez (1999) *Libro rojo de la fauna venezolana* (2.da ed.). Provita. Caracas, Venezuela. 444 pp.

Rodríguez JP & F Rojas-Suárez (2008) *Libro Rojo de la fauna venezolana* (3.ra ed.). Provita. Caracas, Venezuela. 364 pp.

Ross CA & NI Reeve (2003) Survey and census methods: population distribution and density. Field and laboratory methods in primatology. En: Setchell JM & DJ Curtis. *Field and Laboratory Methods in Primatology. A Practical Guide*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 90-109.

Sabbatini G, Stammati M, Tavares MCH & E Visalberghi (2008) Behavioral flexibility of a group of bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the National Park of Brasília (Brazil): consequences of cohabitation with visitors. *Brazilian Journal of Biology* 68(4):685-693.

Sanz V (2007) ¿Son las áreas protegidas de la Isla de Margarita suficientes para mantener su biodiversidad? Análisis espacial del estado de conservación de sus vertebrados amenazados, *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 67(167):111-130.

Sanz V & L Márquez (1994) Conservación del mono capuchino de Margarita (*Cebus apella margaritae*) en la Isla de Margarita, Venezuela. *Neotropical Primates* 2(2):5-8.

Sanz V, Moncada R & LG Morales . Interacción del mono capuchino de Margarita (*Sapajus apella margaritae*) con los cultivos en el Parque Nacional Cerro El Copey. En: Urbani B & N Ceballos-Mago (eds.) *La Primatología en Venezuela*. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (ACFIMAN) / Editorial Equinoccio, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela. (en prensa).

Siemers BM (2000) Seasonal Variation in Food Resource and Forest Strata use by Brown Capuchin Monkeys (*Cebus apella*) in a Disturbed Forest Fragment. *Folia Primatologica* 71:181-184.

Sugden A (1983) Determinants of species composition in some isolated Neotropical cloud forest. En*: Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Special publication Number 2 of the British Ecological Society. Blackwell, Oxford, UK. Pp. 45-56.

Sugden A (1986) The montane vegetation and flora of Margarita Island, Venezuela. *Journal Arnold Arboretum* 67:187-232.

Spironello WR (1991) Importância dos frutos de palmeiras (Palmae) na dieta de um grupo de *Cebus apella* (Cebidae, Primates) na Amazônia Central. *Primatologia Brasil* 3:285-296.

Terborgh J (1983) *Five New World Primates*. Princeton University Press. Princeton, EE. UU. 276 pp.

Van Schaik CP, Ancrenaz M, Borgen W, Galdikas B, Knott CD, Singleton I, Suzuki A, Utami SS & M Merrill (2003) Orangutan Cultures and the Evolution of Material Culture. *Science* 299:102-105.

Villarroel E (2007) *Revisión plan de ordenamiento y reglamento de uso Parque Nacional Cerro el Copey*. Tesis de Maestría. Universidad de Margarita. Isla de Margarita, Venezuela. 190 pp.

Williamson EA & AT Feistner (2003) Habituating primates: processes, techniques, variables and ethics. En: Setchell JM & DJ Curtis (eds). *Field and Laboratory Methods in Primatology. A Practical Guide*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 25-39.

Wright KA, Wright BW, Ford SM, Fragaszy D, Izar P, Norconk M, Masterson T, Hobbs DG, Alfaro ME & JW Lynch Alfaro (2015) The effects of ecology and evolutionary history on robust capuchin morphological diversity. *Molecular phylogenetics and evolution* 82:455-466.

# Consideraciones sobre la distribución y estado de conservación de los primates de la Guayana venezolana

Bernardo Urbani[1]* y Carlos Portillo-Quintero[2]

[1]*Centro de Antropología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela.*

[2]*Department of Natural Resources Management, Texas Tech University, Lubbock, EE. UU.*

*bernardourbani@yahoo.com

**Resumen**

Se presenta una síntesis de las actividades primatológicas realizadas en la Guayana venezolana (estados Bolívar y Amazonas y sur del estado Delta Amacuro), además de información sobre la distribución de los primates de esa región. Para ello, se realizó un análisis con el uso de Sistemas de Información Geográfica (SIG) para evaluar el estado de conservación de los hábitats disponibles para los primates de Guayana. La mayoría del hábitat potencial se encuentra en una condición estable e integra, aunque esto no significa que las especies estén fuera de peligro. En este sentido, diversos factores parecen estar forjando el peligro de supervivencia de estos primates. Estos son la minería, extracción maderera, transformación del bosque para ganadería y agricultura, creación de vías de acceso, además de la incidencia de uso de monos como mascotas. Programas de educación y mejoras de la calidad de vida de los habitantes locales, además de la exploración e investigación son clave para la conservación y conocimiento de la fauna primatológica de la región.

**Abstract**

**Considerations about the distribution and conservation status of the primates of the Venezuelan Guayana**

This study presents a review on the primatological research conducted in the Guayana region of Venezuela (Bolívar state, Amazonas state, and the south of Delta Amacuro state) as well as information about primate distribution of this region. Geographical Information System (GIS) analysis was performed in order to discuss the conservation status of the primates of the Venezuelan Guayana. Most of the potential habitat for primates is still intact; however, this situation does not imply that primate populations are not threatened in the long term. Various anthropogenic factors are introducing pressure on these primate habitats, such as mining, logging, forest transformation into ranching and agricultural lands, roads expansion, and the use of monkeys as pets. Educational programs and improvement of the life quality of local human communities, along with further surveys and scientific research, are keys for the conservation and knowledge of the primatological fauna of the region.

**Palabras clave** Biogeografía, macizo guayanés, platirrinos, Sistemas de Información Geográfica.

**Key words** Biogeography, Geographical Information Systems, Guiana Shield, Platyrrhines.

Urbani B & C Portillo-Quintero (2018) Consideraciones sobre la distribución y estado de conservación de los primates de la Guayana venezolana. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortés-Ortiz (eds.) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 677-689.

## INTRODUCCIÓN

Venezuela está dividida por el río Orinoco, su cuenca es la tercera mayor de América del Sur, la cual determina la geografía de su porción andina, llanera y caribeña al norte, y su porción amazónica-guayanesa al sur. Esto resulta en una gran variedad de ecosistemas que hacen de Venezuela uno de los diez países con mayor biodiversidad en el mundo y sexto en el continente americano (MARN 2000). Además, tiene uno de los mayores sistemas de áreas protegidas o territorio bajo manejo especial de América Latina en términos de área cubierta con relación al tamaño del país, estando un 16 % bajo protección estricta (Rodríguez & Rojas-Suárez 1998; World Wildlife Fund 2001; Bevilacqua *et al*. 2002). Su porción sur es de particular interés al estar marcada por la presencia del Escudo guayanés, y por ser, en general, la menos intervenida del país (Bevilacqua *et al*. 2002), y parte de una de las regiones con mayor diversidad biológica en el mundo (Mittermeier *et al*. 2002). Es en el sur donde se ubican 12 especies de primates diurnos y un primate nocturno (véase Resultados). A pesar de ello, aún es limitado el conocimiento sobre la ecología, comportamiento y conservación de los primates de Venezuela en general, y de la Guayana venezolana en particular (en adelante se referirá solo como la Guayana, que también incluye la porción de la Amazonía venezolana al sur del estado Amazonas, determinado por los ríos Guainía y Negro así como el Brazo de Casiquiare, que recolectan aguas hacia la cuenca del río Amazonas en Brasil; pero que geomorfológicamente forma parte del Macizo guayanés).

Considerando lo anterior, este trabajo tiene como finalidad ofrecer una mirada sobre la primatología en Venezuela, con énfasis en el sur del Orinoco. La primera parte incluye una revisión general sobre los estudios que se han realizado en aquella región desde la segunda mitad del siglo XX al presente. Posteriormente, como parte central de este capítulo, se ofrece un análisis sobre la distribución de los primates de la Guayana con referencia especial al estado de conservación de sus hábitats. Finalmente, se discute en torno a la situación de los primates de la Guayana y se ofrecen sugerencias para estimular los estudios primatológicos en el país y esta región con implicaciones en conservación.

Antes de abordar el centro de este artículo es fundamental proporcionar un recuento de los estudios primatológicos en la Guayana. Es bien conocido que en Venezuela la mayoría de los trabajos sobre ecología y comportamiento de primates se han realizado en los llanos centrales y occidentales. Por ejemplo, en el reconocido Hato Masaguaral se desarrollaron estudios a largo plazo de araguatos (*Alouatta arctoidea*) y monos capuchinos (*Cebus olivaceus*). Sin embargo, es en Guayana donde se marcó un hito de la primatología en Venezuela y América Latina, ya que a finales del siglo XVIII, Alexander von Humboldt observa y describe primates en esta región (Humboldt 1811).

En la década de los ochenta se funda la Sociedad Venezolana de Primatología (SVP) bajo los auspicios de la pionera venezolana y latinoamericana en estudios morfológicos de primates neotropicales, la profesora Roberta Bodini del Instituto de Zoología Tropical de la Universidad Central de Venezuela. R. Bodini había realizado su tesis doctoral sobre la morfología del género *Chiropotes*, utilizando ejemplares que ciertamente fueron recolectados en la Guayana (Bodini 1976). Igualmente, Bodini (1981) estudia la musculatura de *Callicebus lugens*, siendo el único trabajo primatológico para esta especie de la Guayana. Bajo los auspicios de esta asociación, se realizan diversas tesis de pregrado, se publica el *Boletín de la SVP* y se produce un empuje en el interés en tópicos primatológicos dentro de la comunidad científica venezolana. Es en este estimulante marco, donde se destacan novedosos trabajos sobre tópicos morfológicos. Entre ellos, Ottocento (1991) compara aspectos de la morfología craneal con la dieta de *Alouatta, Cebus* y el guayanés *Saimiri*. Por su parte, Ferreira (1987) y Bodini & Ferreira (1986) realizan investigaciones morfológicas con *Aotus* y *Chiropotes* recolectados al sur del Orinoco. Igualmente, Bodini (1983) y Bodini & Pérez-Hernández (1987) publican en torno a la distribución de los primates venezolanos.

En la década de los noventa, Castellanos (1995) realiza su tesis doctoral sobre la ecología y comportamiento de la marimona (*Ateles belzebuth*) en un afluente del río Nichare –cuenca del río Caura–, siendo un estudio pionero para este atélido de la Guayana. Aspectos detallados sobre la dieta y plantas utilizadas por *A. belzebuth* fueron publicados en extenso (Castellanos 1997). Además, Castellanos & Chanin (1996) estu-

dian las preferencias alimentarias, composición de frutos y estacionalidad en relación a la ecología de la marimona. Ciertamente, este estudio es fundamental para comprender un primate centinela que permite inferir sobre el estado de conservación de los bosques de esta región.

Paralelamente, en la Represa de Guri, al noreste de la Guayana, otro atélido tuvo atención en cuanto a aspectos de su biología, En este sentido, la especie de araguatos del norte de la Guayana (*Alouatta macconnelli*) fue estudiada en cuanto a su ecología básica (Homburg 1997), así como en relación a la dispersión de semillas y las huellas genéticas de estas semillas con respecto a potenciales árboles donde fueron obtenidos los frutos (Grafton 2004). Igualmente, se estudió la posible depredación de monos aulladores por un jaguar (Peetz *et al*. 1992). En otra isla de Guri, J. Terborgh y su grupo de investigación (2001) estudiaron las cadenas tróficas de diversos organismos, incluyendo araguatos. En este sitio, también se han realizado otros trabajos sobre este primate, específicamente en torno a su dieta en poblaciones muy densas (López *et al*. 2005) y con respecto al nivel de fósforo y nitrógeno del suelo en sitios donde se depositan continuamente excrementos de monos aulladores (Feeley 2005).

El mono viudo (*Pithecia pithecia*) es sin duda el primate más estudiado en la región de la Represa de Guri, y la Guayana en general. El proyecto dirigido por M. A. Norconk y W. C. Kinzey se enfocó en este género por más de una década. Bajo este proyecto se realizaron investigaciones sobre ecología básica, dieta, comportamiento social, memoria espacial, dispersión de semillas, visión por color, dominancia social, demografía, riesgo de depredación, espacio interindividual y agonismo, selección de sitios de dormida y locomoción; tanto por investigadores extranjeros (Walker 1993; Gleason & Norconk 1995; Norconk 1996; Norconk *et al*. 1996; Gleason 1998; Harrison & Norconk 1999; Brush 2000; Norconk *et al*. 1999; Gleason 2002; Grafton *et al*. 2002; Cunningham 2003) como a través del incentivo de la participación de estudiantes venezolanos (Ceballos 1996; Riveros 1996; Urbani 2002). Por otra parte, Machado (1997) realiza una investigación sobre uso de hábitat en *Cebus olivaceus* de la zona de Guri. Además, la ecología y comportamiento del mono barbudo (*Chiropotes chiropotes*) fue estudiado por Peetz (2001) en Guri. Este pitécido, además se estudió como depredador de semillas en comparación con psitácidos (Norconk *et al*. 1997) y en cuanto a sus estrategias de alimentación (Norconk & Conklin-Brittain, 2016).

En el sur del estado Amazonas, se realizó un reconocimiento de monos chucuto (*Cacajao melanocephalus/hosomi*) (Lehman & Robertson 1994). Igualmente, Kinzey *et al*. (1988) y Urbani (2006) realizaron reconocimientos entre el río Caroní y el río Cuyuní, para determinar el estado de conservación de araguatos, monos capuchinos (*Cebus olivaceus* [se especifica el nombre científico ya que «mono capuchino» es la denominación de *Chiropotes chiropotes* en el Orinoco]) y monos viudos (*Pithecia pithecia*) presentes en la región. Para el grupo de los pitécidos, se publica sobre su distribución y estado de conservación en Venezuela (Lehman *et al.* 2013; Urbani & Portillo-Quintero 2013). Durante los últimos años, B. Urbani realiza una serie de reconocimientos de la fauna primatológica de la Guayana a fin de comprender y completar aspectos de su distribución. Estos trabajos, de forma detallada, se encuentran en preparación. En este sentido, Urbani (Inf. inéd.) confirma la existencia de *Ateles belzebuth y Callicebus lugens* en la cuenca del río Ikabarú, ampliándose el conocimiento de su distribución al extremo suroriental de la Guayana, y descartándose la alegada presencia de *Ateles paniscus* en Venezuela. Igualmente, Urbani (Inf. inéd.) realiza otro reconocimiento en el rombo Atabapo-Orinoco-Casiquiare-Guainía, teniendo entre los resultados, la confirmación de la ausencia de *Lagothrix lagothricha* y *Saguinus inustus* en la Guayana, además de la ausencia de *Chiropotes chiropotes* y *Ateles belzebuth* en ese rombo. Urbani (Inf. ind.) visita la región del Casiquiare y Río Negro, así como el Orinoco Medio. En esta última, concluye un estudio de campo de largo plazo de *Cebus olivaceus*.

Por otra parte, es en Venezuela donde se desarrollan estudios pioneros en el área de la etnoprimatología. En ese sentido, es interesante destacar que el término «etnoprimatología» fue acuñado en un artículo publicado hace dos décadas por Sponsel (1998), y que ha incentivado esta perspectiva primatológica globalmente. L. Sponsel racionaliza sobre este aspecto de la ecología cultural luego de sus investigaciones de campo al sur de la Guayana, y haber realizado una estancia en el Centro de Antropología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC).

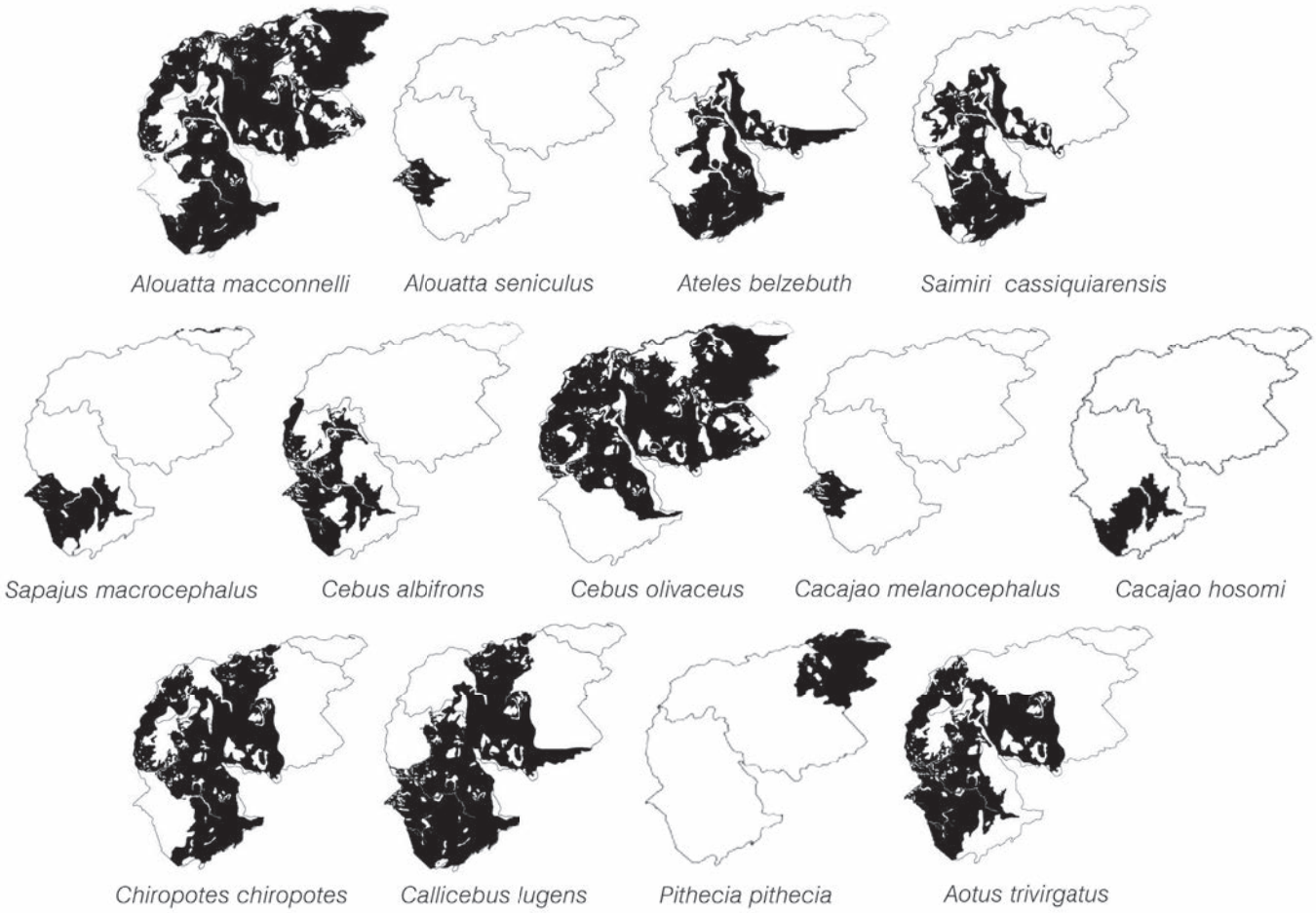

Figura 1. Extensión y distribución geográfica potencial de los primates de la Guayana. Información obtenida por correspondencia entre registros de presencia reportadas (Bodini. 1983; Bodini & Pérez-Hernández 1987; Linares 1998; Handley 1976; Urbani Inf. inéd..) y diversos tipos de cobertura terrestre presentes en el mapa de vegetación de Venezuela para la región de la Guayana (Rodríguez *et al*. 2008). Abajo los dos primates mayormente distribuidos en la Guayana venezolana: *Alouatta macconnelli* (izquierda) y *Cebus olivaceus* (derecha) (Fotografías de B. Urbani, Orinoco Medio).

## MÉTODOS

Para lograr una evaluación general de la distribución y estado de conservación de los hábitats potenciales de los primates de la Guayana y tener una mejor perspectiva sobre las condiciones actuales de conservación de sus hábitats, se llevó a cabo una evaluación de correspondencia espacial entre la distribución geográfica potencial de 13 especies de primates presentes en la Guayana, la distribución actual del sistema de Áreas Naturales Protegidas (ANP) y la distribución espacial del riesgo de perturbación de las ecorregiones de Guayana según las amenazas antrópicas. Para el análisis, conjugamos esta información en un Sistema de Información Geográfica (SIG). La distribución geográfica potencial de cada especie fue obtenida por correspondencia entre las coordenadas geográficas de registros de presencia reportadas en Bodini (1983), Bodini & Pérez-Hernández (1987), Linares (1998) y Handley (1976), así como datos de campo obtenidos en reconocimientos primatológicos realizados por B. Urbani, y los diversos tipos de cobertura terrestre presentes del mapa de vegetación de Venezuela para la región de la Guayana. Esta última capa de información, así como la correspondiente a ANP y la distribución de ecorregiones caracterizadas por su estado de conservación fueron obtenidas del servicio EcoSIG del IVIC (Rodríguez *et al*. 2008).

Mediante un análisis de superposición de capas de información fue posible obtener datos precisos sobre el área total de hábitat potencial para cada especie, así como la proporción estimada bajo los estados de conservación «relativamente estable o intacto» o «amenazado». Esta categorización de riesgo por ecorregión corresponde a las categorías definidas por el proyecto GLC200 realizado por la World Wildlife Fund para las ecorregiones del planeta (Olson *et al*. 2001). Es necesario precisar que se muestran los resultados por especie exclusivamente para la región de Venezuela al sur del río Orinoco. De la misma manera, los resultados se encuentran ordenados según el grado de hábitat potencial bajo protección en el sistema de ANP.

## RESULTADOS

En lo referente a la distribución y estado de conservación de los primates de la Guayana, estos se ubican al sur del río Orinoco, misma que se ubican en los estados Amazonas y Bolívar y el sur del estado Delta Amacuro, ocupando virtualmente casi la mitad del territorio continental de Venezuela (Figura 1, Tabla 1). El conocimiento sobre la distribución real de las especies de primates en la Guayana ha estado limitado a registros de presencia, pero hasta ahora no existen trabajos que profundicen sobre el rango real del estatus de la mayoría de las especies de la región y que tomen en cuenta los requerimientos ecológicos de las especies, la disponibilidad de hábitat en condiciones de conservación óptimas y las amenazas antrópicas en la región. Mediante análisis de la información existente, a saber, la compilada por Bodini (1983), Bodini & Pérez- Hernández (1987), Linares (1998), Handley (1976) y Urbani (Inf. inéd.) se presentan mapas de distribución de cada una de las especies de primates en la Guayana utilizando las coordenadas geográficas de los sitios de observación de primates, recolección de especímenes en museos y en notas o publicaciones científicas. Linares (1998) incluye en sus mapas una delineación del rango potencial de actividad de las especies, basado en la distribución de los registros de presencia. Sin embargo, por lo general, se desconoce el nivel de protección legal y las condiciones de riesgo de perturbación de sus hábitats potenciales. Igualmente, hasta ahora no se había indicado con detalle los tipos de vegetación potencialmente utilizados por los primates de esta región (Tabla 2).

Los resultados cuantitativos se resumen en la Tabla 3. Al menos un 17 % del área habitada por los primates en bosques en llanuras, bosques inundables, en montañas o colinas del territorio guayanés se encuentra bajo régimen de protección estricta. Es también, en principio, un indicador positivo el que un 66 % de los hábitats potenciales se encuentran calificados como regiones «relativamente estables o intactos», donde existe poca o ninguna penetración de vías de acceso u otro tipo de afectación por actividades humanas. El restante 34 % del territorio se encuentra en el estado de conservación «amenazado» que incluye áreas donde se practica

Tabla 1. Denominaciones de los primates de la Guayana (Bodini, 1983; Bodini & Pérez-Hernández, 1987; Linares, 1998; Groves, 2001; Urbani, 2006, Inf. inéd.).

| Especie | Nombres comunes de primates en la Guayana | Sinónimos para ejemplares de la Guayana |
|---|---|---|
| *Aotus trivirgatus* | Mono de noche, mono nocturno. | *Aotus lemurinus* (no aceptado actualmente para la Guayana). |
| *Ateles belzebuth* | Mono araña, coaita, marimona, marimonda. | *Ateles variegatus* (no aceptado actualmente, Urbani 2005). |
| *Alouatta maconnelli* | Araguato, arautá, mono rojo, mono aullador de la Guayana. | *Alouatta seniculus straminea* (no aceptado actualmente). |
| *Alouatta seniculus* | Araguato, mono aullador. | — |
| *Cebus albifrons* | Mono capuchino, mono capuchino cariblanco, mono blanco, mono cariblanco, mono maicero. | Linares (1998) sugiere que la subespecie indicada para el sur de Venezuela es *Cebus albifrons unicolor* (no aceptado actualmente). |
| *Cebus olivaceus* | Mono, mono común, mono corriente, mono carita blanca, mono titi, mono fifí, mono machango, mono gris, mono frontino. | *Cebus nigrivittatus*, en general, no aceptado actualmente. *Cebus fatuellus* para los ejemplares de la cuenca del río Caura (no aceptado actualmente) (Linares 1998). |
| *Saimiri cassiquiarensis* | Titi, mono titi, mono ardilla, mono calavera. | *Saimiri sciureus* (Linares1998). |
| *Sapajus macrocephalus* | Mono capuchino, mono capuchino pardo, mono machín, mono machín negro, mono maicero. | *Cebus apella* (véase argumentación para nueva adopción del nombre del género: Lynch-Alfaro *et al*. 2012). |
| *Cacajao melanocephalus* | Mono chucuto, mono rabo corto, mono feo, mono rabón, mono negro. | Se clasifica como *Cacajao hosomi* (Boubli *et al*. 2008) a las poblaciones ubicadas al sur de la confluencia río Orinoco-Brazo Casiquiare y del Brazo Casiquiare. |
| *Cacajao hosomi* | Mono chucuto, mono rabo corto. | Se sugería como *Cacajao melanocephalus* para las poblaciones ubicadas al sur de Río Orinoco y norte del Brazo Casiquiare. *Cacajao ayresi* (Boubli *et al*. 2008) posiblemente presente en Venezuela. |
| *Callicebus lugens* | Viudita, mono viudita, viuda de luto, mono titi. | *Callicebus torquatus lugens* (no aceptado actualmente). |
| *Chiropotes chiropotes* | Mono capuchino del Orinoco, mono barbudo, mono capuchino lomo amarillo, mono volador. | *Pithecia chiropotes* (no aceptado actualmente). Además, *Chiropotes satanas* y *Chiropotes israelita* (Bonvicino *et al*. 2003). |
| *Pithecia pithecia* | Mono viudo, viejito, mono viuda, viuda, mono negro cariblanco, viudito, mono barbudo cariblanco. | — |

desde la agricultura y la ganadería hasta la minería industrial y donde existen varios niveles de presión por cacería ilegal, extracción de madera y construcción de vías de acceso. Las regiones amenazadas se encuentran especialmente al norte de la región de estudio donde los efectos antropogénicos son mayores, aunque también incluyen la parte suroeste de la región correspondiente a la selva húmeda del Río Negro-Juruá (–el río Juruá se encuentra en Brasil–) donde se reportan procesos de degradación con extracción selectiva de madera y cacería ilegal (Olson *et al*. 2001).

Al evaluar la situación de las especies por separado, encontramos diversos patrones en el estado de conservación de los hábitats de las especies controlados por su posición relativa a las zonas con mayor cercanía o lejanía de las fuentes de perturbación antrópica. Especies como *Aotus trivirgatus*, *Ateles belzebuth*, *Alouatta macconnelli*, *Cebus olivaceus*, *Saimiri cassiquiarensis*, *Callicebus lugens*, *Chiropotes chiropotes* y *Pithecia pithecia* presentan rangos de hábitat potencial con más del 60 % de las áreas en condiciones «relativamente estables» o «intactas». El área restante del hábitat de estas especies presenta una vulnerabilidad importante al estar expuesta, en su mayoría, a las amenazas en la zona norte de la región. Cerca de 30 % de sus hábitats permanecen bajo protección.

Analizar la condición de los hábitats potenciales de *Pithecia pithecia* merece, sin embargo, mayor atención ya que arroja cifras y condiciones contrastantes que podrían opacar las tendencias reales. Según el análisis, el 92 % del hábitat de la especie *Pithecia pithecia* se encuentra en bosques húmedos catalogados como «relativamente estables». Aunque esto indique *a priori* una condición favorable, conocemos que *P. pithecia* enfrenta serias amenazas antrópicas debido a su distribución restringida al noreste de la región de la Guayana (véase discusión).

Al analizar en detalle la distribución geográfica de las *Sapajus macrocephalus* y sus amenazas, observamos cómo la región ocupada por esta especie, al suroeste si-

Tabla 2. Principales tipos de vegetación potencialmente utilizados por los primates de la Guayana. La información fue obtenida por correspondencia entre registros de presencia reportadas (Bodini 1983; Bodini & Pérez-Hernández 1987; Linares 1998; Handley 1976; Urbani Inf. inéd..) y los diversos tipos de cobertura terrestre presentes en el mapa de vegetación de Venezuela para la región de la Guayana (Rodríguez *et al*. 2008).

| Especie | Descripción de la vegetación utilizada por primates de la Guayana |
|---|---|
| *Aotus trivirgatus* | Bosques ombrófilos siempreverdes, parcialmente inundables; caatinga amazónica; complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica. |
| *Ateles belzebuth* | Bosques ombrófilos siempreverdes, parcialmente inundables; bosques ombrófilos siempreverdes, bajos, basimontanos y submontanos; complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica. |
| *Alouatta maconnelli* | Bosques ombrófilos siempreverdes, parcialmente inundables; bosques ombrófilos siempreverdes, bajos, piemontanos, basimontanos y submontanos; sabanas arbustivas y chaparrales, complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica. |
| *Alouatta seniculus* | Complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica. |
| *Cebus albifrons* | Bosques ombrófilos siempreverdes, parcialmente inundables; caatinga amazónica; complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica. |
| *Cebus olivaceus* | Bosques ombrófilos siempreverdes, parcialmente inundables; bosques ombrófilos siempreverdes, bajos, piemontanos, basimontanos y submontanos; sabanas arbustivas y chaparrales; bosques tropofilos medios, semideciduos; complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica. |
| *Saimiri cassiquiarensis* | Bosques ombrófilos siempreverdes, parcialmente inundables; caatinga amazónica; complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica. |
| *Sapajus macrocephalus* | Bosques ombrófilos siempreverdes, parcialmente inundables; caatinga amazónica; complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica. |
| *Cacajao hosomi* | Bosques ombrófilos siempreverdes, parcialmente inundables; caatinga amazónica; complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica. |
| *Cacajao melanocephalus* | Complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica. |
| *Callicebus lugens* | Bosques ombrófilos siempreverdes, parcialmente inundables; Bosques ombrófilos siempreverdes, bajos, piemontanos, basimontanos y submontanos; caatinga amazónica; complejo de bosques de transición entre bosques ombrófilos y caatinga amazónica, bosques riberenos, siempreverdes; bosques ombrófilos bajos, inundados. |
| *Chiropotes chiropotes* | Bosques ombrófilos siempreverdes, parcialmente inundables; bosques ombrófilos siempreverdes, bajos, piemontanos, basimontanos y submontanos; caatinga amazónica, bosques tropófilos bajos deciduos y semideciduos. |
| *Pithecia pithecia* | Bosques ombrófilos altos siempreverdes del sur del delta del Orinoco; bosques ombrófilos altos semideciduos (cuenca del río Cuyuní); bosques ombrófilos piemontanos sub-siempreverdes. |

Tabla 3. Estado de conservación del hábitat potencial de los primates de la Guayana y proporción cubierta por el sistema de Áreas Naturales Protegidas (ANP) de Venezuela.

| | | | Relativamente estable o intacto | | Amenazado | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Especie | Área total (ha) | Total protegido % | % Protegido | % No protegido | % Protegido | % No protegido |
| *Aotus trivirgatus* | 21 142 052 | 13 | 4 | 58 | 9 | 29 |
| *Ateles belzebuth* | 13 172 793 | 30 | 20 | 40 | 10 | 30 |
| *Alouatta macconnelli* | 32 293 759 | 21 | 15 | 57 | 6 | 22 |
| *Alouatta seniculus* | 1 072 600 | 0 | 0 | 0 | 0 | 100 |
| *Cebus albifrons* | 8 041 208 | 22 | 0 | 36 | 22 | 42 |
| *Cebus olivaceus* | 28 149 858 | 16 | 11 | 72 | 5 | 12 |
| *Saimiri cassiquiarensis* | 12 743 866 | 33 | 22 | 47 | 11 | 20 |
| *Sapajus macrocephalus* | 4 980 495 | 28 | 0 | 0 | 28 | 72 |
| *Cacajao hosomi* | 3 661 985 | 45 | 0 | 0 | 45 | 55 |
| *Cacajao melanocephalus* | 1 622 073 | 0 | 0 | 0 | 0 | 100 |
| *Callicebus lugens* | 24 839 904 | 23 | 16 | 53 | 7 | 24 |
| *Chiropotes chiropotes* | 24 176 720 | 23 | 17 | 61 | 6 | 16 |
| *Pithecia pithecia* | 5 387 233 | 0 | 0 | 92 | 0 | 8 |
| Total | 181 178 778 | 17 | 8 | 58 | 8 | 26 |

gue siendo mayoritariamente inaccesible y los bosques permanecen intactos, no existen vías de acceso pavimentadas y las actividades antrópicas, aunque crecientemente perturbadoras, son menores y de pequeña escala (WWF 2001). *S. macrocephalus* cuenta además con un 28 % de su hábitat protegido. Se podría calificar su hábitat bajo un estado de conservación de menor vulnerabilidad al compararse con las amenazas a poblaciones de primates localizadas en la zona norte de la región.

El hábitat de las especies *Cebus albifrons* y *Cacajao hosomi* presenta una condición similar de vulnerabilidad a la de *Sapajus macrocephalus* debido a su distribución geográfica en el suroeste de la región de la Guayana y su posición apartada de los principales frentes de deforestación y perturbación ubicados en la zona norte. El caso de *C. hosomi* destaca por ser la especie con mayor proporción de su área bajo protección estricta (45 %), encontrándose únicamente en la ecorregión de selva húmeda en peligro del Río Negro-Juruá; lo que contrasta con *Cacajao melanocephalus* y *Alouatta seniculus,* los cuales no se hallan en alguna área bajo protección. Por su parte, *Alouatta macconnelli* y *Cebus olivaceus* se distribuyen por casi la totalidad de los ecosistemas de la región. El nivel de protección de su hábitat es mayor al 15 %, con más del 70 % calificado como relativamente estable.

En el ámbito general, se puede considerar que la mayoría del hábitat potencial de actividad de las 13 especies de primates de la Guayana se encuentran en una condición, en principio, estable; pero no fuera de peligro, ya que *in situ* y fuera de un plano detectable por el análisis espacial de SIG, varias amenazas antrópicas están presentes (véase discusión). Las especies *Pithecia pithecia, Alouatta seniculus* y *Cacajao melanocephalus* se encuentran bajo mayor grado de vulnerabilidad. Las amenazas específicas y el estado de conocimiento sobre el estado de sus poblaciones y otros aspectos son abordados en la siguiente sección.

## DISCUSIÓN

Todos los primates de Venezuela se encuentran bajo protección de cacería por la Ley de Protección de Fauna Silvestre; sin embargo, su aplicación es débil o inexistente en algunas ocasiones (Rodríguez & Rojas-Suárez 2003). En cuanto a la situación de conservación de los primates de la Guayana, sin duda, la expansión de actividades humanas como la minería, extracción maderera, expansión agrícola y pecuaria, potencial ampliación del sistema de represas hidroeléctricas, cacería y fragmentación de bosques aunada a la construcción de nuevas carreteras y asentamientos parecen poner en peligro a las poblaciones de primates de la Guayana. Las variaciones y a su vez las especificidades de estas amenazas pueden responder a diferencias en cuanto a explotación de recursos naturales y a diferencias culturales locales. Por su parte, la falta de trabajos de campo tanto de ecología básica como específicos así como de conservación impide un conocimiento cabal del estatus actual de las poblaciones de primates de la Guayana. Si bien existen casos de primates guayaneses que han sido profusamente estudiados como en el caso del mono viudo (*Pithecia pithecia*) bajo el proyecto dirigido por M. A. Norconk y colegas *Ateles belzebuth* por H. Castellanos, *Alouatta macconnelli* por J. Terborgh y colaboradores y *Cebus olivaceus* por M. Machado y B. Urbani (véase referencias en la sinopsis introductoria) también existen en el país, por ejemplo, especies de pitécidos como el mono viudita (*Callicebus lugens*) que son prácticamente desconocidos en términos del conocimiento de su ecología y comportamiento. Pero si sabemos que su área de ocupación está bajo presión directa debido a la expansión de las actividades mineras. Igualmente, en la región cercana al río Orinoco donde se ubica esta especie de pitécido están en aumento las actividades ganaderas (Urbani Inf. inéd.). La parte sur de su distribución está en la ecorregión en peligro de la selva húmeda del Río Negro-Juruá, donde Olson *et al.* (2001) reportan un proceso de conversión de sus tierras. Similarmente, la tala de bosques y despeje para actividades agropecuarias así como su obtención como mascotas parece afectar a poblaciones de un primate considerado naturalmente raro, *Aotus trivirgatus* (Urbani, Inf. inéd.).

La proliferación de minas ilegales de oro y diamante son el principal factor afectando a las poblaciones de monos chucuto (*Cacajao hosomi*) y los ecosistemas donde viven. El efecto de la minería no es solamente en términos de presión directa asociado con la deforestación y la cacería, sino por la presencia de contaminación por mercurio que afecta a todo el ecosistema, incluyendo a sus primates (Lehman & Robertson 1994). Aymard (com.

pers.) indica que este género es cazado como alimento en la región del Brazo del Casiquiare, donde también es mantenido como mascota (Rodríguez & Rojas-Suárez 1995; Urbani Inf. inéd.). Los casos de *Cacajao melanocephalus*, así como *Alouatta seniculus,* son alarmantes ya que se encuentran solamente en el rombo Atabapo-Orinoco-Casiquiare-Guainía que es un área sin protección, sujetos a caza y vulnerables a la conversión de la tierra de arenas blancas para actividades agrícolas (Urbani Inf, inéd.).

El mayor de los pitécidos de Venezuela es el mono barbudo o capuchino del Orinoco (*Chiropotes chiropotes*) y se halla amenazado al ser buscado no solo por su carne sino también por su cola que es utilizada como mopas para limpieza (Rodríguez & Rojas-Suárez 1995; Linares 1998). En el extremo norte de su distribución se encuentra en riesgo debido a la expansión de asentamientos humanos así como de tierras de uso pecuario. Como se menciona en la sección anterior, el caso de *Pithecia pithecia* es particular, al encontrarse afectado por el acelerado incremento de la minería, vialidad en zonas de bosques y actividades de extracción de madera en el noreste del estado Bolívar, particularmente en la sierra de Imataca (Urbani 2006). De hecho, prácticamente todo el área norte de ocupación de *Pithecia pithecia* está cubierto por concesiones madereras, y carece aún de amparo alguno bajo el sistema de ANP como es confirmado por nuestro análisis. Además, en la parte central de su distribución la expansión ganadera se encuentra fragmentando su ambiente, lo cual lo sitúa en una situación de particular vulnerabilidad.

Hacia el norte del estado Bolívar, *Cebus olivaceus* es común, pero es perseguido ya que se le considera perjudicial, al alegarse su entrada en cultivos (Urbani Inf. inéd.). Igualmente, hacia el noreste del estado Bolívar, *C. olivaceus* se ha observado como mascota (Urbani 2006), y parece existir una percepción en esta zona de Venezuela de ser un animal muy tolerante a los cambios ambientales. La región sur del estado Amazonas, donde el panorama parece distinto, es donde se ubican las especies *Sapajus macrocephalus* y *Cebus albifrons* además de otro cébido, *Saimiri cassiquiarensis*. Al localizarse en las cuencas del Alto río Orinoco y del Brazo del Casiquiare (ecorregión Río Negro-Juruá), la presión de minería y de cacería con fines de subsistencia podría afectar las poblaciones de estos tres primates al sur del país a largo plazo. En cualquier caso, tal como indican Rodríguez & Rojas-Suárez (1995) tanto *S. macrocephalus* como *C. albifrons* están fuera de peligro en la clasificación de la Lista Roja de los Mamíferos de Venezuela, o «estable» como sugiere Linares (1998). El caso de *S. cassiquiarensis* es distintivo ya que el desconocimiento de sus poblaciones y ecología al sur de Venezuela es prácticamente absoluto.

La carne de la marimona (*Ateles belzebuth*) es particularmente estimada entre los grupos indígenas (Cormier & Urbani 2008). Este mono es cazado para su consumo en asentamientos criollos e indígenas del río Paragua (Urbani Inf. inéd.). También en el Alto Paragua, los infantes de monos arañas son criados como mascotas (Urbani Inf. inéd.). La presión asociada a la extracción minera ilegal puede jugar un rol perturbador a largo plazo, aunado a la cacería debido a su amplio intervalo de reproducción de crías. Los araguatos (*Alouatta macconnelli*), en general, no están entre los preferidos por cazadores en la mayor parte del noreste de la Guayana (Urbani 2006), pero si son los más abundantes (Bodini 1983), siendo, sin embargo, susceptibles de ser cazados. Poblaciones de monos aulladores se han localizado justo en zonas ganaderas y de concesiones madereras y mineras; haciendo de ellas vulnerables a desaparecer una vez comenzada la explotación.

No existen estudios sistemáticos de densidades de población de los primates de la Guayana. Sin embargo, existe información de tamaño de grupos. Por ejemplo, Bodini (1983) reporta como posible tamaño de grupos de *Saimiri cassiquiarensis* un aproximado de 10 a 30 individuos, y de *Cebus albifrons* de entre 4 y 6 individuos. Castellanos & Chanin (1996) reportan un grupo de *Ateles belzebuth* de 21 individuos en la región del río Nichare. Bodini (1983) indica grupos de cerca de 10 individuos de monos chucuto (*Cacajao melanocephalus/hosomi*) en el estado Amazonas en los alrededores de las poblaciones de San Carlos de Río Negro y San Fernando de Atabapo. Norconk (1996) y Peetz (2001) reportan un rango de 15 a 22 individuos de *Chiropotes chiropotes* en lago Guri. Hay reportes para *Pithecia pithecia* de grupos que tienen entre 5 y 9 individuos en lago Guri y la región del río Cuyuní, respectivamente (Homburg 1997, Urbani 2006).

Linares (1998) sugirió la posible presencia del mono tamarino manos doradas (*Saguinus midas*) al noreste del estado Bolívar. Urbani (2006) realizó un reconocimiento en la zona donde se sugirió su presencia. Se efectuaron reconocimientos a pie, entrevistas y uso de vocalizaciones grabadas de *S. midas* (*playbacks*), sin resultado alguno. Además, en la misma zona del aparente

reporte de tamarinos, ya Ochoa (2000) había colocado trampas con bananas durante más de 10 000 trampas/noche para capturar didélfidos; sin haber hallado ningún primate atrapado. Por otra parte, los reportes de *S. midas* tienen como límite al oeste del río Esequibo en Guyana. Como se indicó en la sinopsis introductoria, luego de reconocimientos primatológicos por B. Urbani (En. prep.), también se descarta la presencia *Ateles paniscus*, *Lagothrix lagothricha* y *Saguinus inustus* en la Guayana. Finalmente, consideramos que *Cacajao ayresi* (Boubli *et al*. 2008) puede estar localizado en Venezuela debido a su ubicación en el Brasil, –sin frontera biogeográfica–, justo al sur del Parque Nacional Serranía La Neblina en el estado Amazonas.

En torno a la situación general de la conservación de los primates de la Guayana, es de indicarse que esta región se encuentra entre aquellas con los índices más bajos del país en términos de calidad de vida, accesos a recursos básicos e ingresos familiares (OCEI 1992). Esto sin duda impulsa el desarrollo de actividades económicas poco sustentables con el ambiente, así como la expansión de la cacería. Igualmente, actividades de lucros relativamente rápidas como la minería ilegal, promueven la expansión de poblaciones humanas a regiones antes inaccesibles, por lo general en condiciones precarias, incrementando las presiones sobre el ambiente y sus primates. En la Guayana han llegado a límites tan distantes como zonas donde tradicionalmente no se habían concentrado asentamientos humanos permanentes, la frontera sur con Brasil y la oriental con Guyana. Mientras, hacia el norte de esta región, alrededor del río Orinoco Medio y Bajo, las actividades ganaderas y madereras están experimentando un constante incremento (Urbani Inf. inéd.). Por otra parte, al norte de los estados Amazonas y Bolívar donde se han declarado áreas para estrictos fines de conservación, estas se encuentran ubicadas cerca de asentamientos humanos y zonas donde hay carreteras, que estimulan nuevos asentamientos.

Para la conservación de los primates del sur de Venezuela no existen planes específicos, pero se ha iniciado la expansión de la exploración científica de la región de la Guayana en las últimas décadas (Cárdenas 1983; Huber 1990) y sin duda un creciente número de instituciones públicas principalmente asociadas a las industrias básicas de la Guayana, así como universidades y organizaciones no gubernamentales ambientalistas se han vinculado a actividades en beneficio de la protección de esta vasta región. Por su parte, iniciativas como el proyecto de ecología de primates de la Guayana dirigido por M. A. Norconk y W. C. Kinzey fue importante para la obtención de información ecológica aplicable para la conservación de cuatro especies de primates del estado Bolívar, a saber, *Alouatta macconnelli*, *Pithecia pithecia, Chiropotes chiropotes* y *Cebus olivaceus*. Este proyecto además fue crucial para formación de nuevos primatólogos al entrenar estudiantes de pregrado y posgrado tanto venezolanos como de otras nacionalidades. Además fue sin duda un claro ejemplo de la posible y fructífera colaboración internacional, al lograrse entonces el apoyo de la compañía pública hidroeléctrica nacional, Electrificación del Caroní (EDELCA).

En torno a la promoción de estudios primatológicos y conservación de primates en la Guayana y Venezuela se proporcionan algunas sugerencias e indican implicaciones de las mismas. En términos reales, las opciones para asegurar la supervivencia de las poblaciones de primates de la Guayana y el resto de Venezuela pasa por el mejoramiento de la calidad de vida de la comunidades humanas locales con servicios de salud y educación dignos y con la coordinación en la realización de actividades económicas alternativas (Wallis & Jaffé 1991; Carrillo & Perera 1995; Perera 1997). Si esto no se logra, prácticamente cualquiera otra acción de carácter conservacionista será inútil a largo plazo.

Por otra parte, es imperativo enfrentar seriamente las redes de corrupción en todos los niveles, para lograr la conservación de las selvas tropicales (Wright *et al*. 2007; PAC 2008) y los primates que allí habitan. Igualmente, se requiere la mayor participación y coordinación de entes públicos y privados como organizaciones no gubernamentales con el fin de lograr una mayor aplicación de planes de conservación de la región (Esteves & Dumith 1998). Sin embargo, en Venezuela existe una amplia cantidad de organizaciones con proyectos en la Guayana. Por otra parte, afortunadamente, entes públicos como la Electrificación del Caroní han colaborado proactivamente en estudios ecológicos, como ocurrió en el pasado con el proyecto arriba indicado. En el mismo orden de ideas, si bien la Guayana es la región donde se concentra la mayor cantidad de áreas protegidas de Venezuela, el estatus de estas áreas debe ser en algunos casos revisado y reforzado a fin de hacerlo más robusto. Además, es fundamental disponer de mayores recursos para ofrecer mejoras en las condiciones laborales de los guardaparques y la cantidad de los mismos, en algunos casos deficitarios en relación con el área que deben resguardar.

Igualmente, debe continuarse con las exploraciones zoológicas y botánicas como forma de obtener información novedosa sobre el estado de conservación de los bosques y fauna de Venezuela, y de manera particular para la Guayana. Por ejemplo, hace pocos años se descubrió una nueva especie de pez (*Aphyocharax yekwanae*) en un reconocimiento realizado en la cuenca del río Caura (Willink *et al*. 2003). Es también fundamental llevar los conocimientos de reportes científicos *sensu estricto* a un plano divulgativo, y de esta manera llegar a toda la población en torno a temas sobre conservación de los recursos naturales de esta región y el país. Es imperativo estimular el crecimiento de la investigación en primatología. Virtualmente más de la mitad de las especies de primates de la Guayana no se conocen plenamente en su biología. Si bien es cierto que hay pocos primatólogos venezolanos, deben también estimularse la elaboración de tesis de pregrado y posgrado sobre tópicos primatológicos, impulsando así potenciales nuevas generaciones de investigadores en esta disciplina.

## CONCLUSIÓN

Para finalizar, es fundamental efectuar, implementar y concretar una continua política de concientización local, regional y nacional estrechamente ligada con el *pensum* educativo y a través de métodos alternativos de difusión del conocimiento (programas radiales, libros informativos para niños y jóvenes, talleres comunitarios, charlas en escuelas y bibliotecas públicas, representaciones teatrales ecológicas, aulas en la selva, entre otras). Estas políticas públicas permitirán lograr acuerdos, iniciativas y decisiones proactivas a nivel de las comunidades en favor de los ecosistemas de Venezuela, y la Guayana en particular. Considerando lo anterior, la *educación* es fundamental para la conservación de esta región y las poblaciones de primates que forman parte importante de su biodiversidad.


### AGRADECIMIENTOS

Se aprecian los comentarios editoriales recibidos así como la comunicación personal de Gerardo Aymard. Este trabajo fue presentado en *el II Congreso Latinoamericano de Primatología y XV Congreso Brasileño de Primatología*, como parte del simposio: «Retos para la conservación de los primates neotropicales en el siglo XXI». Nuestra gratitud para Ernesto Rodríguez-Luna y Domingo Canales-Espinosa (organizadores) por la invitación.


### BIBLIOGRAFÍA


Bevilacqua M, Cárdenas L, Flores AL, Hernández L, Lares E, Mansutti A, Miranda M, Ochoa J, Rodríguez M & E Selig (2002) *The State of Venezuela's Forest: A Case Study of the Guayana Region*. Global Forest Watch.WRI/ACOANA/Universidad Nacional Experimental de Guayana/Provita/Fundación Polar. 132 pp

Bodini R (1976) *Funktionsanalyse der Hüftmuskulatur der Cebidae (Primates, Platyrrhina): ein methodischer und vergleichendfunktioneller Beitrag zur Biomechanik der Hinterextremität der Primaten*. Tesis de doctorado. Univesität Saarbrücken. Alemania.

Bodini R (1981) Musculatura locomotora de la viudita (*Callicebus torquatus*). Sus implicaciones funcionales y filogenéticas. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 41:419-163.Bodini R (1983) Distribución geográfica y conservación de primates sub-humanos en Venezuela. En: Saavedra CJ, Mittermeier RA & I Bastos-Santos I (eds.) *La primatología en Latinoamérica*. WWF/Editora Littera Maciel Ltda, Bairro Cincão (Brazil). Pp. 101-113.

Bodini R & C Ferreira (1986) Revision of the genus *Aotus* in Venezuela. *Primatologia no Brasil* 2:370.

Bodini R & C Ferreira (1991) Morfología de la cápsula glenohumeral y musculatura de *Chiropotes satanas chiropotes*. *Acta Biologica Venezuelica* 13:51-57.Bodini R & R Pérez-Hernández (1987) Distribution of the species and subspecies of cebids in Venezuela. En: Patterson BD & RM Timm RM (eds.). *Studies in Neotropical Mammalogy. Fieldiana*, Zoology ns, 39. Field Museum of Natural History. Chicago, EE. UU. Pp. 231-244.

Bonvicino CR, Boubli JP, Otazu IB, Almeida FC, Nascimento FF, Coura, JR & HN Seuanez (2003) Morphologic, karyotypic, and molecular evidence of a new form of *Chiropotes* (Primates, Pitheciinae). *American Journal of Primatology* 61:123-133.

Boubli JP, Da Silva MNF, Amado MV, Hrbek T, Pontual FB & IP Farias (2008) A taxonomic reassessment of *Cacajao melanocephalus* Humboldt (1811), with the description of two new species. *International Journal of Primatology* 29(3):723-741.

Brush JA (2000) Forest structure and sleeping site selection by a wild white-faced saki group (*Pithecia pithecia*). *American Journal of Primatology* 51(Suppl 1):49.

Cárdenas G (1983) Exploración de la Guayana. Interalúmina. 148 pp.

Carrillo A & MA Perera (1995) *Amazonas: Modernidad en Tradición. Contribuciones al Desarrollo Sustentable en el Estado Amazonas, Venezuela*. SADA-Amazonas/ORPIA/CAIAH/GTZ-Venezuela. 391 pp.

Castellanos HG (1995) *Feeding Behaviour of Ateles belzebuth E. Geoffroy 1806 (Cebidae: Atelinae) in Tawadu Forest, Southern Venezuela*. Tesis de doctorado, University of Exeter.

Castellanos HG (1997) Ecología del comportamiento alimentario del marimona (*Ateles belzebuth* Geoffroy, 1806) en el río Tawadu, Reserva Forestal "El Caura". En: Huber O & J Rosales (eds.). *Ecología de la cuenca del río Caura, Venezuela 2. Estudios Especiales*. *Scientia Guaianae* 7. Pp 309-341.Castellanos HG & P Chanin (1996) Seasonal differences in food choice and patch preference of long-haired spider monkeys (*Ateles belzebuth*). En: Norconk MA, Rosenberger AL & PA Garber PA (eds.) *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press. Nueva York, EE. UU. Pp. 451-466 & 549.

Ceballos N (1996) *Comportamiento Social de una Tropa de Mono Viudo, Pithecia pithecia (Cebidae: Primates), en una Isla del Embalse de Guri (Estado Bolívar)*. Tesis de Pregrado. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 94 pp.

Cormier K & Urbani B (2008) The ethnoprimatology of the spider monkeys (*Ateles* spp.): From past to present. En: Campbell CJ (ed.) *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. Pp. 377-403.

Cunningham E (2003) *The Use of Memory in Pithecia pithecia's Foraging Strategy*. Tesis de Doctorado. City University of New York. New York, EE. UU. 308 pp.

Esteves J & Dumith DA (1998) *Diversidad Biológica en Amazonas: Bases para una Estrategia de Gestión*. SADA-Amazonas/PNUD/Fundación Polar. 143 pp.

Ferreira C (1987) *Aporte al Análisis Biomecánico de la Musculatura Escapular del Mono Capuchino del Orinoco (Chiropotes satanas) (Cebidae: primates)*. Tesis de pregrado. Universidad Central de Venezuela. 102 pp.

Feeley K (2005) The role of clumped defecation in the spatial distribution of soil nutrients and the availability of nutrients for plant uptake. *Journal of Tropical Ecology* 21(1):99-102.

Gleason TM (1998) The ecology of olfactory communication in Venezuelan white-faced sakis. *American Journal of Primatology* 45(2):183.

Gleason T (2002) Predation risk and anti-predator adaptations in white-faced sakis, *Pithecia pithecia*. En: Miller L (ed.) *Eat or Be Eaten: Radation-Sensitive Foraging in Primates*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. Pp. 169-184.

Gleason TM & MA Norconk (1995) Intragroup spacing and agonistic interactions in white-faced sakis. *American Journal of Primatology* 36(2):125.

Grafton BW (2004) *Primates and seed shadows: Mapping seed dispersal by red howler monkeys (Alouatta seniculus) using plant DNA fingerprinting*. Tesis de doctorado. Kent State University. Kent, EE. UU. 129 pp.

Grafton BW, Norconk MA & MA Raghanti (2002) Seed dispersal by the white-faced saki (*Pithecia pithecia*), a neotropical seed predator. *American Journal of Primatology* 57 (Suppl 1):42.

Groves CP (2001) *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press. Washington, EE. UU.

Handley (1976) Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Sciences Bulletin, Biological Series* 20:1-91.

Harrison AL & MA Norconk (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(1):60.

Homburg I (1997) Ökologie in Sozialverhalten einer Gruppe von Weißgesicht-sakis. *(Pithecia pithecia pithecia Linnaeus 1766) im Estado Bolívar, Venezuela*. Tesis de doctorado. Univesität Bielefed. Alemania.

Huber O (1990) Estado actual de los conocimientos sobre flora y vegetación de la región Guayana, Venezuela. En: Weibezahn FH, *Álvarez H &* WMJR Lewis (eds.) *El Río Orinoco como Ecosistema-The Orinoco River as an Ecosystem*. EDELCA/Fondo Editorial Acta Científica Venezolana/CAVN/Universidad Simón Bolívar. Pp. 337-386.

Humboldt A Von (1811) *Recuel d'Observations de Zoologie et d'Anatomie Comparées, fait dans l'Ocean Atlantique, et dans la Mer du Nouveau Continent et dans la Mer du Sud pedant les Aneés 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803*. Levraut Schoell. viii + 368pp.

Kinzey WG, Norconk MA & E Alvarez-Cordero (1988) Primate survey of eastern Bolívar, Venezuela. *Primate Conservation* 9:66-70.

Lehman SM & KL Robertson (1994) Preliminary survey of *Cacajao melanocephalus melanocephalus* in southern Venezuela. *International Journal of Primatology* 15:927-934.

Lehman SM, Vié JC, Norconk MA, Portillo-Quintero C & B Urbani (2013) The Guiana Shield: Venezuela and the Guyanas. En: Barnett A, Veiga L, Ferrari S & MA Norconk MA (eds.) Evolutionary *Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. Pp. 311-319.

Linares O (1998) *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela/BP-Venezuela. Caracas, Venezuela. 691 pp.

López GO, Terborgh J & N Ceballos (2005) Food selection by a hyperdense population of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Journal of Tropical Ecology* 21(4):445-450.

Lynch Alfaro JW, De Sousa E Silva Jr J & AB Rylands (2012) How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology* 74:273-286.

Machado M (1997) *Utilización de hábitats por Cebus nigrivittatus (Cebidae: Primates) en un bosque adyacente al cerro "María Luisa" (Campamento Guri, Edo. Bolívar)*. Tesis de Pregrado. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 99 pp.

MARN (2000) Primer Informe de país para la Convención sobre Diversidad Biológica. Ministerio del Ambiente y los Recur-

sos Naturales. http://www.cbd.int/countries/?country=ve (Consultado el 1-VIII-2013).

Mittermeier R, Mittermeier CG, Robles Gil P, Pilgrim J, Da Fonseca GAB, Brooks T & WR Konstant (2002). Wilderness: Earth's Last Wild Places. CEMEX, Agrupación Serra Madre. Chicago, EE. UU. 576 pp

Norconk MA (1996) Seasonal variation in the diets of white-faced and bearded sakis (*Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*) in Guri Lake, Venezuela. En: Norconk MA, RosenbergerAL & PA Garber (eds.) *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press. Nueva York, EE. UU. Pp. 403-423.

Norconk MA & NL Conklin-Brittain (2016) Bearded saki feeding strategies on an island in Lago Guri, Venezuela. A*merican Journal of Primatology* 78:507-522.

Norconk MA, Sussman RW & J Phillips-Conroy (1996) Primates of Guayana shield forests: Venezuela and the Guianas. En: Norconk MA, Rosenberger AL & PA Garber (eds.) *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press. Nueva York, EE. UU. Pp. 69-83.

Norconk MA, Wertis CA & WG Kinzey (1997) Seed predation by monkeys and macaws in eastern Venezuela: preliminary findings. *Primates* 38(2):177-184.

Norconk MA, Gleason TM & AL Harrison AL (1999) Feeding rates and social dominance among white-faced saki females. *American Journal of Physical Anthropology* (Suppl 28):212.

OCEI (Oficina Central de Estadística e Información) (1992) *Censo Indígena de Venezuela*, Tomo I. Taller Gráfico de la OCEI. 535 pp.

Ochoa J (2000) Efectos de la extracción de maderas sobre la diversidad de mamíferos pequeños en bosques de tierras bajas de la Guayana venezolana. *Biotropica* 32:146-164.

Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC,D'amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF,Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P & KR Kassem (2001) Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *BioScience* 51: 933-938.

Ottocento R (1991) *Craniometría y Dieta en Tres Especies de Cébidos (Alouatta, Cebus, Saimiri) (Primates: Cebidae)*. Tesis de Pregrado, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 116 pp.

PAC (PARTNERSHIP AFRICA CANADA) (2008) Venezuela shames Kimberley. En: Other Facets Newsletter: News and Views on the Internacional Effort to end conflict diamonds. 27:1. http:// www.pacweb.org. (Consultado el 1-VIII-2013).

Peetz A (2001) Ecology and social organization of the bearded saki *Chiropotes satanas chiropotes* (Primates: Pitheciinae) in Venezuela. *Ecotropical Monographs* 1:1-170.

Peetz A, Norconk MA & WG Kinzey (1992) Predation by jaguar on howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Venezuela. *American Journal of Primatology* 28(3):223-228.

Perera MA (1997) Salud y Ambiente. *Contribuciones al Conocimiento de la Antropología Médica y Ecología Cultural en Venezuela*. FACES-Universidad Central de Venezuela.

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 pregrado. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

Rodríguez JP & F Rojas-Suárez (1995) *Libro rojo de la fauna venezolana*. Provita/Fundación Polar/Wildlife Conservation Society/Profauna (MARNR)/UICN. Caracas, Venezuela.

Rodríguez JP & F Rojas-Suárez (1998) Las Áreas Protegidas Estrictas y la Conservación de la Fauna Venezolana Amenazada. *Acta Científica Venezolana* 49:173-178.

Rodríguez JP & F Rojas-Suárez (2003) *Libro rojo de la fauna venezolana*. 2 ed. Provita/Fundación Polar/Wildlife Conservation Society/Profauna (MARNR)/UICN. Caracas, Venezuela.

Rodríguez JP, Zambrano-Martínez S, Lazo R, Oliveira-Miranda MA, Solórzano LA & F Rojas-Suárez F (2008) *Cartografía Digital Básica de las Áreas Naturales Protegidas de Venezuela: Parques Nacionales, Monumentos Naturales, Refugios de Fauna, Reservas de Fauna y Reservas de Biósfera*. Versión 2.0 en-línea. Centro Internacional de Ecología Tropical (CIET), Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Conservación Internacional Venezuela, UNESCO y Oficina Nacional de Diversidad Biológica del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. http://ecosig.ivic.ve. (Consultado el 1-VIII-2013).

Sponsel L (1998) The human niche in Amazonia: Explorations in ethnoprimatology En: Kinzey WG (ed.) *New World Primates: Ecology, Evolution, and Behavior*. Aldine de Gruyter. New York, EE. UU. ,Pp. 143-165. Terborgh J, Lopez L, Nunez VP, Rao M, Shahabuddin G, Orihuela G, Riveros M, Ascanio R, Adler GH, Lambert TD & L Balbas (2001) Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294(5548):1923-1926.

Urbani B (2002) A field observation on color selection by New World sympatric primates, *Pithecia pithecia* and *Alouatta seniculus*. *Primates* 43:95-101.

Urbani B (2006) A survey of primate populations in northeastern Venezuelan Guayana. *Primate Conservation* 20:47-52.

Urbani B & C Portillo-Quintero (2013) Venezuela: Conservation fact sheet. En: Barnett A, Veiga L, Ferrari S & MA Norconk (eds.) *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. Pp. 386-390.

Walker S (1993) *Positional adaptations and ecology of the Pitheciinae*. Tesis de Doctorado. City University of New York. New York, EE. UU.

Wallis MC & K Jaffé (1991) *Un futuro para la Orinoquia-Amazonia*. Caracas, Venezuela. 152 pp.

Willink PW, Chernoff B, Machado-Allison A, Provenzano F & P Petry (2003) *Aphyocharax yekwanae*, a new species of bloodfin tetra (Teleostei: Characiformes: Characidae) from the Guyana Shield of Venezuela. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 14(1):1-8.

Wright SJ, Sanchez-Azofeifa GA, Portillo-Quintero C & D Davies (2007) Poverty and corruption compromise tropical forest reserves. *Ecological Applications* 17(5):1259-1266.

WWF-WORLD WILDLIFE FUND (2001) Scientific Report: Negro-Branco Moist Forests. http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial/nt/nt0143_full.html. (Consultado el 1-VIII-2013).

# Autores


**Agostini, Ilaria**
agostini.ilaria@gmail.com

Licenciada en Ciencias Biológicas, Universidad «La Sapienza» de Roma, Italia. Doctora en Ciencias Ecológicas, Universidad «La Sapienza» de Roma, Italia. Posdoctorado, Instituto de Biología Subtropical (IBS), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) - Universidad Nacional de Misiones (UNaM), Argentina. Investigadora Asistente, IBS, CONICET - UNaM, Argentina. Dirección: Instituto de Biología Subtropical - Nodo Iguazú, Calle Bertoni 85, C. P. 3370 Puerto Iguazú, Misiones, Argentina.

**Aguirre, Luis F.**
laguirre@fcyt.umss.edu.bo

Licenciado en Biología, Universidad Mayor de San Andrés (UMSA), Bolivia. Magister en Ciencias en Ecología y Conservación, UMSA, Bolivia. Doctor en Ciencias Biológicas, Universidad de Amberes, Bélgica. Docente Investigador, Centro de Biodiversidad y Genética, Universidad Mayor de San Simón (UMSS), Bolivia. Dirección: Facultad de Ciencias y Tecnología, Universidad Mayor de San Simón, Calle Sucre frente Parque La Torre, Campus Universitario, Cochabamba, Bolivia.

**Albuja, Luis**
l_albuja@htmail.com

Licenciado en Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE), Ecuador. Magister en Gestión y Conservación de la Biodiversidad, Universidad Internacional de Andalucía, España. Doctor en Biología, Universidad Central del Ecuador (UCE), Ecuador. Exprofesor, investigador y actualmente Investigador Asociado, Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional (EPN), Ecuador. Dirección: Ladrón de Guevara E-11 253, PO box 17-01-2759, Quito, Ecuador.

**Alfonso-Cortes, Felipe**
felipe.alfonso.cortes@gmail.com

Biólogo, Pontificia Universidad Javeriana, Colombia. Fundador e Investigador, Proyecto Washu, Ecuador. Dirección: Avenida Eloy Alfaro, Lote 147, Edificio Portezuelo III, Quito, Ecuador.

**Anaya-Huertas, Celina**
celanahue@hotmail.com

Licenciada en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México. Doctora en Psicología (Psicobiología), Universidad Complutense de Madrid (UCM), España. Dirección: Facultad de Psicología, Universidad de Negocios ISEC, Mier y Pesado 210, Col. Del Valle, C. P. 03100, Ciudad de México, México.

**Ancízar, Julio**
julio.ancizar@cigb.edu.cu

Doctor en Medicina Veterinaria, Universidad Agraria de la Habana, Cuba. Magister en Anatomía Patológica, Instituto de Medicina Veterinaria, Dirección de Bioterio, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Andresen, Ellen**
andresen@cieco.unam.mx

Biólogo, Universidad Nacional Agraria «La Molina», Perú. Magister, Universidad de Duke, Estados Unidos. Doctora, Universidad de Florida, Estados Unidos. Investigadora Titular, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México. Dirección: antigua carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex Hacienda San José de la Huerta, Morelia, Michoacán, C. P. 58190, México.

**Antúnez, Miguel**
mfauna@wcs.org

Biólogo y Magister en Ecología y Desarrollo Sostenible, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana (UNAP), Perú. Investigador Principal de Fauna Silvestre, Wildlife Conservation Society - Programa Perú. Miembro de la Sociedad Peruana de Mastozoología, Perú. Dirección: Putumayo 342, Iquitos, Perú.

**Araguillin, Edison**
araguillinedison@yahoo.com

Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad Central del Ecuador (UCE), Ecuador. Magister en Espacios Naturales Protegidos, Universidad Autónoma de Madrid (UAM), España. Biólogo, Gobierno Autónomo Descentralizado Provincial de Imbabura, Ecuador. Dirección: Gobierno Autónomo Descentralizado Provincial de Imbabura, Calle Bolívar y Oviedo, Ibarra, Ecuador.

**Arístide, Leandro**
leandroaristi@gmail.com

Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires (UBA), Argentina. Estudiante de Doctorado, División de Antropología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Dirección: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 60 y 122, Edificio Anexo del Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

**Aureli, Filippo**
faureli@uv.mx

Licenciado en Biología, Universidad «La Sapienza» de Roma, Italia. Doctor en Biología, Universidad de Utrecht, Holanda. Profesor Investigador, Universidad Veracruzana, México. Dirección: Avenida Dr. Castelazo Ayala s/n, Col. Industrial Animas, Ap. 566, Xalapa, 91190, Veracruz, México.

**Ayala, Marta**
marta.ayala@cigb.edu.cu

Licenciada en Bioquímica, Universidad de La Habana (UH), Cuba. Doctora en Ciencias Biológicas, UH, Cuba. Investigadora Titular, Proyecto Inmunoterapia del Cáncer, Laboratorio Inmunoterapia del Cáncer, Departamento Farmacéuticos, Dirección de Investigaciones Biomédicas, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Vicedirectora, CIGB, Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Barbosa Caselli, Christini**
ccaselli@gmail.com

Bióloga, Universidad Estatal Paulista «Julio de Mesquita Filho» (UNESP), Brasil. Magister y Doctora en Ecología, Universidad Estatal de Campinas (Unicamp), Brasil. Investigadora Postdoctoral, Universidad Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Brasil. Dirección: Universidad Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.

**Barnett, Adrian Ashton**
adrian.barnett1.biology@gmail.com

BA (Hons) em Zoology, Universidade de Oxford, Reino Unido. Diploma em Ecologia, Universidade de Bangor, Reino Unido. Doctor em Primatologia, Universidade de Roehampton, Reino Unido. Endereço: Grupo de Pesquisas de Mamiferos da Amazonia, Coordinação de Biodiversidade, Insituto Nacional de Pesquisas da Amazonas, Av. Bem-Te-Vil, 19, CEP: 69067-001, Petrópolis, Manaus, AM, Brasil.

**Barr, Sara**
sara.sauim@gmail.com

Bacharel em Biologia, Lund University, Suécia. Mestre em Biologia da Conservação, Lund University, Suécia. Pesquisadora Científica, AstraZeneca, Suécia. Endereço: Pepparedsleden 1, 431 50 Mölndal, Suécia.

**Baulu, Jean**
j.baulu@gmail.com

Bachelor of Art, Université de Montréal, Canada. Bachelor of Science, McGill University, Canada. Bachelor of Science, University of Georgia, USA. Associate in Research, Department of Psychiatry, Yale University, Field Studies in Puerto Rico and St. Kitts (1972-1979). Director, Head and Program Leader, Barbados Primate Research Center and Wildlife Reserve, Barbados. Address: Barbados Primate Research Center and Wildlife Reserve, Farley Hill, St. Peter, Barbados BB26018.

**Bello, Raúl**
perbello25@gmail.com
rbello@kawaycenterperu.org

Licenciado en Biología, Universidad Nacional Mayor de San Marcos (UNMSM), Perú. Candidato a Maestría en Conservación de Recursos Forestales, Universidad Nacional Agraria la Molina (UNALM), Perú. Director del «Programa de rehabilitación y reintroducción de monos arañas en el sureste de la Amazonia peruana», Perú. Director de la ONG Kawsay Center y Especialista del Centro de Rescate de Taricaya, Perú. Dirección: Calle La Esparceta 115, Departamento 701, Valle Hermoso-Surco Lima, Perú.

**Bequet Romero, Mónica**
monica.bequet@cigb.edu.cu

Licenciada en Bioquímica, Universidad de La Habana (UH), Cuba. Doctora en Ciencias Biológicas, UH, Cuba. Investigador Auxiliar, Laboratorio Inmunoterapia del Cáncer, Departamento Farmacéuticos, Dirección de Investigaciones Biomédicas, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Bicca-Marques, Júlio César**
jcbicca@pucrs.br; jmarques@uiuc.edu

Bachelor of Art in Biology, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Brazil. Specialist in Primatology and Master in Ecology, Universidade de Brasília (UnB), Brazil. Doctor in Anthropology, University of Illinois at Urbana-Champaign (UIUC), Estados Unidos. Professor, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Brazil. Address: Laboratório de Primatologia, Escola de Ciências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Av. Ipiranga 6681 Pd. 12A, Porto Alegre, RS 90619-900, Brazil.

**Bodmer, Richard Ernest**
r.bodmer@kent.ac.uk

Biólogo y Magister en Zoología, Universidad de Illinois, Estados Unidos. Doctor, Universidad de Cambridge, Inglaterra. Profesor, Durrell Institute of Conservation and Ecology (DICE), Universidad de Kent, Reino Unido. Presidente e Investigador, Fundación Latinoamericana para el Trópico Amazónico (Fundamazonia), Perú. Dirección: Malecón Tarapacá 332, Iquitos, Perú.

**Bowler, Mark**
marktbowler@icloud.com

Biólogo, Universidad de Nottingham, Inglaterra. Doctor, Durrell Institute of Conservation and Ecology (DICE), Universidad de Kent, Reino Unido. Postdoctoral Fellow, Biología del Comportamiento, San Diego Zoo Global, Instituto de Investigación para la Conservación. Investigador Principal, Proyecto Mono Uakari Rojo. Dirección: San Diego Zoo Global, Estados Unidos.

**Canales-Espinosa, Domingo**
dcanales@uv.mx

Licenciado en Medicina Veterinaria, Universidad Veracruzana, México. Magister en Neuroetología, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, México. Investigador Titular, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, México. Director General del Área Académica Biológico-Agropecuaria, Universidad Veracruzana, México. Dirección: Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

**Cárdenas, Sasha**
sashacaho@gmail.com

Bióloga, Universidad de los Andes, Colombia. Dirección: Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Universidad de los Andes, carrera 1 N° 18A-12, oficina 201, Bogotá, Colombia.

**Carretero-Pinzón, Xyomara**
xcarretero@gmail.com

Bióloga y Magister en Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Javeriana, Colombia. Estudiante de Doctorado en Ecología y Evolución, Universidad de Queensland, Australia. Dirección: ARC Centre of Excellence for Environmental Decisions, School of Geography, Planning and Environmental Management, The University of Queensland, Chamberlain Building, Level 4, St. Lucia Campus, Brisbane, QLD 4072, Australia.

**Cartes, José Luis**
jlcartes@gmail.com

Licenciado en Biología, Universidad Nacional de Asunción (UNA), Paraguay. Magister en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional de Córdoba (UNC), Argentina. Coordinador del Proyecto Promesa Chaco, Guyra Paraguay, Paraguay. Investigador Independiente, Programa Nacional de Incentivos a Investigadores (PRONII), categorizado Cat. I, Paraguay. Expresidente, Asociación Paraguaya de Mastozoología, Paraguay. Dirección: Dr. Benigno Ferreira 6014, C. P. 1860, Asunción, Paraguay.

**Castro, Jeisson D.**
jedcas@asoprimatologicacolombiana.org
jedcastrosa@unal.edu.co

Biólogo, Universidad Nacional de Colombia (UNal), Colombia. Vicepresidente, Asociación Primátológica Colombiana (APC), Colombia. Dirección: Calle 146 N° 12A-40, apartamento 1204, Bogotá, Colombia.

**Castro, Jorge**
jorge.castro@cigb.edu.cu

Doctor en Medicina Veterinaria y Zootécnia, Universidad Agraria de La Habana, Cuba. Magister en Fisiología Animal, Universidad de la Habana (UH), Cuba. Investigador Agregado. Director del Bioterio, Dirección de Bioterio, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Ceballos-Mago, Natalia**
nataliaceballos@gmail.com

Licenciada en Biología, Universidad Central de Venezuela (UCV), Venezuela. Magister y Doctora, Universidad de Cambridge, Reino Unido. Directora, Proyecto Mono de Margarita, Venezuela. Investigadora Asociada, Fundación Vuelta Larga, Venezuela. Dirección: Calle 4, Transversal 41, Res. La Barraca, Piso 1, Apto 1A, Montalbán 2, Caracas 1020, Venezuela.

**Cervera, Laura**
laura.cervera24@gmail.com
laura.cervera@uleam.edu.ec

Licenciada en Biología, Universidad de Barcelona (UB), España. Magister en Conservación de Primates, Universidad Oxford Brookes, Reino Unido. Investigadora, Departamento Central de Investigación, Universidad Laica Eloy Alfaro de Manabí (ULEAM), Ecuador. Dirección: Ciudadela Universitaria, Vía San Mateo, Manta, Manabí, Ecuador.

**Chinchilla-Carmona, Misael**
chinchillacm@ucimed.com

Licenciado en Microbiología, Parasitología y Química Clínica, Universidad de Costa Rica (UCR), Costa Rica. Magister en Parasitología, UCR, Costa Rica. Doctor en Patología, énfasis en Parasitología, Universidad de Kansas (KU), Estados Unidos. Profesor Emérito, UCR, Costa Rica. Rector (9 años), Universidad de Ciencias Médicas (UCIMED), Costa Rica. Decano de la Facultad de Microbiología (8 años), UCR, Costa Rica. Miembro Academia Nacional de Ciencias, Costa Rica. Fundador y primer Director, Centro de Investigaciones Tropicales, UCR, Costa Rica. Director de Investigación, UCIMED, Costa Rica. Dirección: Universidad de Ciencias Médicas, Mata Redonda, San José, Costa Rica.

**Coelho, Luís Francisco Mello**
coelholf@yahoo.com.br

Bacharel em Ecologia, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Brasil. Mestre em Biologia Vegetal, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Brasil. Doutor em Biologia Comparada, Universidade do Estado de São Paulo (USP), Brasil. Analista Ambiental, Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental, Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF), Brasil. Endereço: Rodovia BR 407, km 12 Lote 543 - Projeto de Irrigação Nilo Coelho - s/n C1, CEP: 56300-000, Petrolina, PE, Brasil.

**Corte, Sylvia**
monos@fcien.edu.uy

Licenciada en Ciencias Biológicas, Universidad de la República, Uruguay. Magister en Zoología, Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), Universidad de la República, Uruguay. Profesor Asistente de Etología, Instituto de Biología, Universidad de la República, Uruguay. Dirección: Iguá 4225, 6.to N, C. P. 11400, Montevideo, Uruguay.

**Cortés Ortiz, Liliana**
lcortes@umich.edu

Licenciada en Biología y Maestra en Neuroetología, Universidad Veracruzana, México. Doctora en Ciencias Biológicas, Universidad de East Anglia, Reino Unido. Vicepresidente para el Neotrópico (Mesoamérica) del Grupo Especialista en Primates de la UICN. Profesor Investigador Asociado de la Universidad de Michigan. Dirección: Alexander G. Ruthven Museums Building, 1109 Geddes Ave., Ann Arbor, MI 48109, EE. UU.

**Cosme, Karelia**
karelia.cosme@cigb.edu.cu

Doctora en Medicina Veterinaria, Universidad de la Habana (UH), Cuba. Doctora en Ciencias Veterinarias, Universidad Agraria de la Habana, Cuba. Investigador y Profesor Titular. Especialista de Tercer Grado en Epizootiología, Dirección de Bioterio, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Coyohua-Fuentes, Alejandro**
oaslas_28@hotmail.com

Licenciado en Biología, Universidad Veracruzana, México. Técnico de Campo, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, México. Dirección: Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

**Cunha, Rogério Grassetto Teixeira da**
rogeriograssetto@gmail.com

Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad de São Paulo, Brasil. Magister en Ciencias Biológicas (Biología/Genética), Universidad de São Paulo, Brasil. Doctor en Psicología Experimental, Universidad de St. Andrews, Escocia. Profesor, Universidad Federal de Alfenas (UNIFAL-MG), Brasil. Miembro de la actual gestión de la Sociedad Brasileña de Etología, Brasil. Dirección: Instituto de Ciencias de la Naturaleza, UNIFAL-MG, Alfenas, MG, Brasil.

**de la Torre, Stella**
sdelatorrre@usfq.edu.ec

Doctora en Zoología, Universidad de Wisconsin-Madison, Estados Unidos. Profesora y Decana del Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad San Francisco de Quito (USFQ), Ecuador. Dirección: Universidad San Francisco de Quito, Avenida Interoceánica y Jardines del Este, Cumbayá, Quito, Ecuador.

**De Luna, Ana Gabriela**
gabrieladeluna@proyectoprimates.org

Bióloga, Universidad de los Andes, Colombia. Magister en Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Colombia. Magister en Biología de la Conservación, Universidad Complutense de Madrid, España. Estudiante de Doctorado, Universidad Complutense de Madrid, España. Codirectora, Fundación Proyecto Primates, Colombia. Dirección: Carrera 11ª, Nº 91-55, oficina 202, Bogotá, Colombia.

**de Thoisy, Benoit**
benoit@kwata.net

Doctor in Veterianry Medicine, University of Toulouse, France. Doctor in Sciences, University of Paris 7, France. Currently, Head of Kwata NGO, Cayenne, French Guiana. Address: Association Kwata, BP 672, F-97300 Cayenne Cedex, French Guiana.

**Di Bitetti, Mario Santiago**
dibitetti@yahoo.com.ar

Licenciado en Biología, Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina. Doctor en Ecología y Evolución, Universidad Estatal de Nueva York en Stony Brook, Estados Unidos. Posdoctorado (CONICET), Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán (UNT), Argentina. Profesor Adjunto, Universidad Nacional de Misiones (UNaM), Argentina. Investigador Independiente, Instituto de Biología Subtropical (IBS), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) - Universidad Nacional de Misiones (UNaM), Argentina. Dirección: Calle Bertoni 85, C. P. 3370 Puerto Iguazú, Misiones, Argentina.

**Di Fiore, Anthony**
anthony.difiore@austin.utexas.edu

Biólogo, Universidad Cornell, Estados Unidos. Doctor en Antropología, Universidad de California en Davis, Estados Unidos. Profesor (Director de Departamento), Universidad de Texas en Austin, Estados Unidos. Director, Fundación Proyecto Primates, Colombia. Dirección: 2201 Speedway Stop, C3200 SAC 5.150 Austin, TX 78712, Estados Unidos.

**Dias, Pedro Américo Duarte**
paddias@hotmail.com

Licenciado y Magister en Antropología, Universidad de Lisboa, Portugal. Doctor en Psicología, Universidad Autónoma de Madrid (UAM), España. Investigador Titular, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, México. Investigador Nacional, Sistema Nacional de Investigadores, México. Dirección: Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

**Escate, Wendy**
wendyeskt@hotmail.com

Bachiller en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional San Luis Gonzaga de Ica (UNICA), Perú. Encargada del Área de Comportamiento y Bienestar Animal, Centro de Rescate Taricaya, Perú. Dirección: Casilla postal N° 62, Puerto Maldonado, Perú.

**Fernandes Silveira, Gustavo André**
gustavoandrefs@hotmail.com

Bacharel em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Brasil. Membro do escritório Fernandes Silveira Associados na área de legislação ambiental, Brasil. Endereço: Rua Teca Sales, 3594. CEP: 59065-360, Candelária, Natal, RN, Brasil.

**Fernández, Vanina Alejandra**
vanifer@gmail.com

Doctora en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires (UBA), Argentina. Becaria postdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Grupo de Genética y Ecología en Conservación y Biodiversidad (GECoBi), División de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (MACN), Argentina. Dirección: Avenida Ángel Gallardo 470, C. P. 1405 Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

**Fernández-Duque, Eduardo**
eduardo.fernandez-duque@yale.edu

Licenciado en Biología, Universidad Nacional de Buenos Aires, Argentina. Magister y Doctor en Comportamiento Animal, Universidad de California en Davis, Estados Unidos. Postdoctorados en el National Zoological Park, Smithsonian Institution; David Rockefeller Center, Harvard University; y Sociedad Zoológica de San Diego, Estados Unidos. Profesor Invitado, Universidad Nacional de Formosa, Argentina. Profesor de Antropología, Universidad Yale, Estados Unidos. Dirección: 10 Sachem Street, New Haven, CT 06511, Estados Unidos.

**Ferreira, Renata G.**
rgferreira@ymail.com

Bachelor in Biological Sciences, University of Pernambuco, Brazil. Doctor in Biological Anthropology, University of Cambridge, UK. Professor, Department of Phisiology, Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Brazil. Address: Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Departamento de Fisiologia, Pos graduação em Psicobiologia, Avenida Senador Salgado Filho, 3000 Lagoa Nova II 59072970 - Natal, RN Caixa-Postal: 1511, Brazil.

**Fuentes Salcedo, Nathalia**
n.nathalia.fuentes@gmail.com

Licenciada en Biología, Universidad Central del Ecuador (UCE), Ecuador. Fundadora e Investigadora, Proyecto Washu, Ecuador. Dirección: Avenida Eloy Alfaro, Lote 147, Edificio Portezuelo III, Quito, Ecuador.

**García de la Chica, Alba**
alba.delachica@gmail.com

Licenciada en Psicología, Universidad Autónoma de Madrid (UAM), España. Máster Oficial de Primatología, Universidad de Barcelona, España. Candidata a Doctorado en Antropología Biológica, Universidad de Barcelona, España. Dirección: Proyecto Mirikiná, Fundación ECO, Formosa, Argentina.

**Gavilondo, Jorge V.**
jorge.gavilondo@cigb.edu.cu

Licenciado en Biología, Universidad de La Habana (UH), Cuba. Doctor en Oncología Experimental, Instituto Nacional de Oncología y Radiobiología, Ministerio de Salud, Cuba. Investigador Titular, Laboratorio Inmunoterapia del Cáncer, Departamento Farmacéuticos, Dirección de Investigaciones Biomédicas Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Gennuso, María Sol**
solgennuso@hotmail.com

Licenciada en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina. Becaria doctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Estación Biológica Corrientes (EBCo) del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (MACN), Argentina. Dirección: Ruta Pvcial. 8 km 7 s/n. Corrientes, Argentina.

**Goffard-Meier, Denisse A.**
denisse.goffard@gmail.com

Licenciada en Biología, Universidad Mayor de San Simón (UMSS), Bolivia. Magister en Ciencias en Ecología, Universidad de Basel, Suiza. Investigadora Asociada, Centro de Biodiversidad y Genética, UMSS, Bolivia. Dirección: Riedmattstrasse 4, 4313 Möhlin, Suiza.

**González-Brítez, Nilsa**
gbritez.nilsa@gmail.com

Licenciada en Biología, Universidad Nacional de Asunción (UNA), Paraguay. Magister en Parasitología Médica, Instituto de Medicina Tropical, Universidad Central de Venezuela (UCV), Venezuela. Doctora en Parasitología Médica, Instituto de Medicina Tropical, UCV, Venezuela. Docente Investigadora, Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Salud, UNA, Paraguay. Dirección: Laboratorio de Medicina Tropical, Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Salud, Universidad Nacional de Asunción (IICS-UNA), Campus Universitario, San Lorenzo, Paraguay. C. P. 2300.

**González-Martínez, Janis**
janis.gonzalez@upr.edu

Licenciado en Biología, Universidad de Puerto Rico (UPR), Puerto Rico. Doctor en Biología Ambiental, Poblacional y de Organismos, Universidad de Colorado en Boulder, Estados Unidos. Investigador Asociado, Caribbean Primate Research Center, Universidad de Puerto Rico-Recinto de Ciencias Médicas. Dirección: PO box 1053, Sabana Seca, PR 00952-1053.

**Gordo, Marcelo**
projetosauim@gmail.com

Bacharel em Biologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Brasil. Mestre em Biologia (Ecologia), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Brasil. Doutorado em Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Brasil. Professor adjunto, Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Brasil. Endereço: Avenida General Rodrigo Octávio Jordão Ramos, 6.200, Japiim, CEP: 69077-000, Manaus, AM, Brasil.

**Guzmán Caro, Diana C.**
guzman@asoprimatologicacolombiana.org
di.guzmanc@gmail.com

Bióloga, Universidad de los Andes, Colombia. Magister en Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Colombia. Presidenta, Asociación Primatológica Colombiana (APC), Colombia. Dirección: Calle 146 N° 12A-40, apartamento 1204, Bogotá, Colombia.

**Hermes Calderón, María Susana**
mshermes@orcondeco.org

Bióloga, manejadora de vida silvestre y educadora popular ambiental. Presidenta y Fundadora de la Organización para la Conservación de la Naturaleza y Desarrollo Comunitario (ORCONDECO), Guatemala. Dirección: ORCONDECO, Alta Verapaz, Guatemala.

**Holzmann, Ingrid**
holzmanningrid@yahoo.com.ar

Licenciada en Biología, Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina. Doctora en Ciencias Naturales, UNLP, Argentina. Posdoctorado, Instituto de Biología Subtropical (IBS), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) - Universidad Nacional de Misiones (UNaM), Argentina. Investigadora Asistente, Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) - Universidad Nacional de Salta (UNSa), Argentina. Dirección: Avenida Rivadavia 14, C. P. 4405 Rosario de Lerma, Salta, Argentina.

**Izar, Patrícia**
patrizar@usp.br

Bachelor in Biological Sciences, University of São Paulo (USP), Brazil. Doctor in Experimental Psychology, USP, Brazil. Professor, Department of Experimental Psychology, USP, Brazil. Address: University of São Paulo, Psychology Institute, Department of Experimental Psychology, Av. Prof. Mello Moraes, 1721, CEP: 05508-030, Brazil.

**Jerusalinsky, Leandro**
leandro.jerusalinsky@icmbio.gov.br

Biólogo e Mestre em Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Brasil. Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal da Paraíba (UFPB), Brasil. Coordenador, Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Primatas Brasileiros (CPB), Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), Brasil. Vicepresidente para Brasil e Guianas, Primate Specialist Group (PSG/IUCN). Secretário da Sociedade Latino-Americana de Primatologia. Endereço: Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Primatas Brasileiros, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Praça Antenor Navarro 05, João Pessoa/PB, CEP: 58010-480, Brasil.

**Kowalewski, Martin**
martinkow@gmail.com

Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires, Argentina. Magister en Ecología y Evolución, Universidad Estatal de Nueva York Stony Brook, Estados Unidos. Doctor en Antropología, Universidad de Illinois, Urbana-Champaign, Estados Unidos. Investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina. Director, Estación Biológica Corrientes (EBCo) del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (MACN), Argentina. Presidente, Sociedad Latinoamericana de Primatología (SLAPrim). Presidente, Asociación de Antropología Biológica Argentina (AABA). Dirección: Estación Biológica Corrientes, Museo Argentino de Ciencias Naturales BR - CONICET, San Cayetano, 3400, Corrientes, Argentina

**Lagroteria, Diogo**
diogo.fauna@gmail.com

Bacharel em Medicina Veterinária, Universidade Federal do Paraná (UFPR), Brasil. Especialização em Conservação de Espécies Ameaçadas, University of Kent (UK), Reino Unido. Analista Ambiental, Centro Nacional de Pesquisa e Conservação da Biodiversidade Amazônica, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (CEPAM/ICMBio), Brasil. Endereço: Avenida General Rodrigo Octávio Jordão Ramos, 6.200, Japiim, CEP: 69077-000, Manaus, AM, Brasil.

**Lamdan, Humberto**
humberto.lamdan@gmail.com

Licenciado en Microbiología, Universidad de La Habana (UH), Cuba. Doctor en Ciencias Biológicas, UH, Cuba. Investigador Agregado, Laboratorio Inmunoterapia del Cáncer, Departamento Farmacéuticos, Dirección de Investigaciones Biomédicas, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Link, Andrés**
a.link74@uniandes.edu.co

Biólogo e Ingeniero Industrial, Universidad de los Andes, Colombia. Doctor en Antropología, Universidad de New York, Estados Unidos. Profesor Asistente, Departamento de Ciencias Biológicas y Facultad de Administración, Universidad de los Andes, Colombia. Director, Fundación Proyecto Primates, Colombia. Dirección: Universidad de los Andes, Calle 21 Nº 1-20, oficina 935, código postal 111711, Bogotá, Colombia.

**Luna-Celino, Vanessa**
vlunacelino@gmail.com

Titulada en Biología, Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM), Perú. Coordinadora de Ciencia, Estación Biológica Villa Carmen, Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica (ACCA), Perú. Dirección: César Vallejo k-6, Urb. Santa Mónica, Wanchaq, Cusco, Perú.

**Maldonado, Angela M**
lllugens@gmail.com
amaldonado@entropika.org

Administradora de Empresas, Universidad Nacional Abierta y a Distancia (UNAD), Colombia. Magister en Conservación de Primates, Universidad Oxford Brookes, Inglaterra. Doctora en Antropología y Conservación, Universidad Oxford Brookes, Inglaterra. Directora Científica, Fundación Entropika, Colombia. Dirección: Calle 18 Nº 7B-23, Leticia Amazonias, Colombia.

**Mayor, Pedro Gines**
mayorpedro@hotmail.com

Licenciado Veterinario, Universidad Autónoma de Barcelona (UAB), España. Doctor, UAB, España. Diplomado en Manejo de Fauna ex situ; Magister en Producción Animal; Magister en Gestión Pública y Desarrollo Sostenible. Profesor Titular, Departamento Sanidad y Anatomía Animal, UAB, España. Investigador y Miembro Fundador, YAVACUS, Perú. Dirección: Yavarí. Conservación y Uso Sostenible (YAVACUS), Perú.

**Mendes Oliveira, Ana Cristina**
cris.mastozoologia@gmail.com
cris@ufpa.br

Bacharel em Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Brasil. Doutora em Desenvolvimento Sustentável, Universidade Federal do Pará (UFPA), Brasil. Posdoutorado em Enviromental Science, Universidade de East Anglia, Reino Unido. Professora, UFPA, Brasil. Endereço: Laboratorio de Ecologia e Zoologia de Vertebrados, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém Pará, Brasil.

**Monteiro Neto, Benedito Domingos**
beneditoneto.monteiro@hotmail.com

Licenciado em Biologia, Centro Universitário do Norte (UNINORTE), Brasil. Mestre em Diversidade Biológica, Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Brasil. Pesquisador, Projeto Sauim-de-Coleira, DB/ICB, Universidade Federal do Amazonas, Brasil. Endereço: Avenida General Rodrigo Octávio Jordão Ramos, 6.200, Japiim, CEP: 69077-000, Manaus, AM, Brasil.

**Montes-Rojas, Andrés**
af.montes@uniandes.edu.co

Biólogo, Universidad del Tolima, Colombia. Estudiante de Maestría, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Colombia. Investigador, Fundación Proyecto Primates, Colombia. Dirección: Carrera 11ª, Nº 91-55, oficina 202, Bogotá, Colombia.

**Morales Hernández, Karenina**
kareninamorales@yahoo.com

Bachelor of Art in Biology, University of El Salvador (UES), El Salvador. Master of Science in Primate Conservation, School of Social Sciences and Law, Oxford Brookes University, UK. Funder and General Coordinator, Mammalogy Working Group of El Salvador and Primates - El Salvador. Address: Apartado postal 43, Santa Ana, El Salvador.

**Morelos-Juárez, Citlalli**
c.morelos-juarez@sussex.ac.uk

Licenciada en Biología, Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM), México. Magister en Biodiversidad y Conservación, Universidad de Leeds, Reino Unido. Doctora en Biología, Universidad de Sussex, Reino Unido. Coordinadora de la Reserva Tesoro Escondido, Fundación Cambugán, Ecuador. Dirección: JMS 5B1 School of Life Sciences, University of Sussex, Falmer, Brighton, UK, BN1 9QG.

**Moreno, Pablo**
morencard@hotmail.com
pablo.moreno@epn.edu.ec

Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad Central del Ecuador (UCE), Ecuador. Encargado de la Sección de Mastozoología, Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional (EPN), Ecuador. Dirección: Ladrón de Guevara E-11 253, PO box 17-01-2759, Quito, Ecuador.

**Morera, Yanelys**
yanelys.morera@cigb.edu.cu

Licenciada en Microbiología, Universidad de La Habana (UH), Cuba. Doctora en Ciencias Biológicas, UH, Cuba. Investigador Titular. Especialista Principal, Proyecto Inmunoterapia del Cáncer, Laboratorio Inmunoterapia del Cáncer, Departamento Farmacéuticos, Dirección de Investigaciones Biomédicas, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Mudry, Marta Dolores**
martamudry@yahoo.com.ar

Licenciada en Ciencias Biológicas con orientación en Zoología, Universidad de Buenos Aires (UBA), Argentina. Doctora en Ciencias Biológicas, UBA, Argentina. Investigadora en la Carrera Científica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICET), Argentina. Investigadora Principal, CONICET, Argentina. Profesora Titular, UBA, Argentina. Directora del Grupo de Investigación en Biología Evolutiva (GIBE), Argentina. Dirección: Laboratorios 43 y 46, Departamento de Ecología, Genética y Evolución (DEGE), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (FCEyN-UBA), Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEBA-CONICET), Intendente Güiraldes 2160, Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4.to piso, C1428EGA, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

**Nieves, Mariela**
mnieves@ege.fcen.uba.ar

Licenciada en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires (UBA), Argentina. Doctora en Ciencias Biológicas, UBA, Argentina. Docente Investigadora, UBA, Argentina. Investigadora en la Carrera Científica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICET), Argentina. Dirección: Grupo de Investigación en Biología Evolutiva (GIBE), Departamento de Ecología, Genética y Evolución (DEGE), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (FCEyN-UBA), Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEBA-CONICET), Intendente Güiraldes 2160, Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4.to piso, C1428EGA, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

**Novo, Nelson M.**
nelsonovo@gmail.com

Centro Nacional Patagónico- CONICET. Boulevard Brown 2915, (9120) Puerto Madryn, Provincia de Chubut, Argentina & Facultad de Ciencias Naturales, Sede Trelew. Universidad Nacional de la Patagonia «San Juan Bosco». Puerto Madryn, Provincia de Chubut, Argentina.

**Pacheco Hass, Gabriela**
gabriela.hass@gmail.com

Bachelor of Art in Biology, Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS), Brazil. Specialist in Wildlife Diversity and Conservation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Brazil. Masters and currently Ph.D. student in Zoology, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Brazil. Address: Laboratório de Primatologia, Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS 90619-900, Brazil.

**Pavé, Romina**
rominaepave@yahoo.com.ar

Doctora en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Litoral (UNL), Argentina. Becaria Postdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Instituto Nacional de Limnología (INALI), Argentina. Dirección: Ciudad Universitaria, C. P. 3000 Santa Fe, Argentina.

**Pavel, Tomanek**

BSc, Biologia e MSc, Ecologia Universidade Tzecha de Ciencias da Vida-Praha. Ph.D. (em progresso), Etologia, Universidade Tzecha de Ciencias da Vida-Praga, Praha, Republica Tzechia. Endereço: Dept. de Comportamento Animal e Etologia Veterinario, Universidade Tzecha de Ciencias da Vida-Praga; 961/129, 165 00 Praha-Suchdol, Republica Tzechia.

**Payaguaje, Alfredo**

Líder Organización Indígena Secoya del Ecuador (OISE), Ecuador. Dirección: San Pablo de Catetsiaya, Sucumbíos, Ecuador.

**Payaguaje, Hernán**
airoseme@yahoo.es

Licenciado en Gestión para el Desarrollo Local, Universidad Politécnica Salesiana (UPS), Ecuador. Líder Organización Indígena Secoya del Ecuador (OISE), Ecuador. Dirección: San Pablo de Catetsiaya, Sucumbíos, Ecuador.

**Peck, Mika**
m.r.peck@sussex.ac.uk.

Licenciado en Ciencias del Ambiente. Magister en Ingeniería de Recursos Acuáticos. Doctor en Ecología Acuática. Lecturer en Biología, Departamento de Evolución, Comportamiento y Ambiente, Universidad de Sussex, Reino Unido. Dirección: JMS 5D24 School of Life Sciences, University of Sussex, Falmer, Brighton UK BN1 9QG.

**Peréz, Lincidio**
lincidio.perez@cigb.edu.cu

Licenciado en Biología, Universidad de La Habana (UH), Cuba. Doctor en Ciencias Biológicas, UH, Cuba. Investigador Titular, Laboratorio Inmunoterapia del Cáncer, Departamento Farmacéuticos, Dirección de Investigaciones Biomédicas, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Pérez-Peña, Pedro E.**
pedro.wildlife@gmail.com
pperez@iiap.org.pe

Biólogo, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana (UNAP), Perú. Magister en Conservación y Comercio Internacional de Vida Silvestre, Durrell Institute of Conservation and Ecology (DICE), Universidad de Kent, Reino Unido. Doctor en Ecología Amazónica, UNAP, Perú. Investigador, Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) y YAVACUS, Perú. Dirección: Avenida José Abelardo Quiñones, km 2.5, Iquitos, Perú.

**Perez, S. Ivan**
ivanperezmorea@gmail.com

Licenciado en Antropología, Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina. Doctor en Ciencias Naturales, UNLP, Argentina. Posdoctorado, Instituto de Biología, Universidade Estadual de Campinas, Brasil. Profesor Adjunto e Investigador Independiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), División de Antropología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), UNLP, Argentina. Dirección: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 60 y 122, Edificio Anexo del Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

**Pérez-Rueda, M. Amparo**
amparoperezrueda@gmail.com

Licenciada en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Nordeste, Argentina. Estudiante de Doctorado en Biología, Universidad Nacional del Nordeste, Argentina. Becaria Doctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Estación Biológica Corrientes (EBCo) del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (MACN), Argentina. Dirección: Ruta provincial 8 s/n, C. P. 3401 San Cayetano, Corrientes, Argentina.

**Pinto, Liliam Patricia**
liliam.pinto1@gmail.com

Licenciada em Ciências Biológicas, Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), Brasil. Mestre em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Brasil. Doutora em Ecologia, UNICAMP, Brasil. Endereço: Postgraduate Ecology Course, Institute of Biology, Campinas State University, Campinas, São Paulo, Brazil.

**Ponce-Santizo, Gabriela**
gponce@wcs.org

Bióloga, Universidad del Valle de Guatemala (UVG), Guatemala. Magister en Ciencias Biológicas, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México. Coordinadora Técnica, Departamento de Investigaciones Biológicas, Wildlife Conservation Society - Programa para Guatemala, Guatemala. Dirección: Avenida 15 de Marzo, Casa Nº 3, Ciudad Flores, Petén, Guatemala. 17001.

**Porter, Leila M.**
lmporter@niu.edu

Bachelor of Art in Biology, Brandeis University, USA. Doctor in Physical Anthropology, Stony Brook University, USA. Postdoctoral, Brookfield Zoo, USA. Lecturer, University of Washington, USA. Professor, Northern Illinois University, USA. Address: Department of Anthropology, Northern Illinois University, DeKalb, IL, USA, 60115.

**Portillo-Quintero, Carlos**
carlos.portillo@ttu.edu

Licenciado en Biología, Universidad del Zulia. Doctor en Ciencias de la Tierra y Atmosféricas, Universidad de Alberta, Canadá. Postdoctorado, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) y Universidad de Alberta. Profesor asistente, Texas Tech University, Estados Unidos. Dirección: Laboratorio de Tecnologías Geoespaciales. Departamento de Manejo de Recursos Naturales. Texas Tech University. Box 42125, Lubbock, TX, EE. UU.

**Prates, Helissandra Mattjie †**

Bachelor of Art in Biology, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Brazil. Master of Science in Zoology, PUCRS, Brazil. Helissandra passed away prematurely at the age of 39 in March 2015, victim of a cerebral aneurysm.

**Puente Pérez, Pedro**
pedro.puente@cigb.edu.cu

Doctor en Medicina Veterinaria, Universidad Agraria de la Habana, Cuba. Especialista Principal, Grupo de Experimentación en Animales, Dirección de Bioterio, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Puertas, Pablo Eloy**
pablopuertas@fundamazonia.org
pepuertas@gmail.com

Biólogo, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana (UNAP), Perú. Magister en Ecología y Conservación de la Vida Silvestre, Universidad de Florida, Estados Unidos. Coordinador de Conservación e Investigador, Fundación Latinoamericana para el Trópico Amazónico (Fundamazonia), Perú. Dirección: Malecón Tarapacá 332, Iquitos, Perú.

**Ramírez-Amaya, Sebastian**
ramirezamayas@gmail.com

Biólogo, Universidad de los Andes, Colombia. Investigador, Fundación Proyecto Primates, Colombia. Dirección: Carrera 11ª, No 91-55, oficina 202, Bogotá, Colombia.

**Ramos-Fernández, Gabriel**
ramosfer@alumni.upenn.edu

Licenciado en Investigación Biomédica Básica, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México. Doctor en Biología, Universidad de Pennsylvania, Estados Unidos. Profesor Investigador, Instituto Politécnico Nacional (IPN), México. Profesor Visitante, Centro de Ciencias de la Complejidad, UNAM, México. Dirección: Centro de Ciencias de la Complejidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Mario de la Cueva 20, Col. Insurgentes Cuicuilco, Ciudad de México, 04510, México.

**Rangel-Negrín, Ariadna**
ari_rangel@hotmail.com

Licenciada en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México. Doctora en Biología, Universidad Autónoma de Barcelona (UAB), España. Investigadora Titular, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, México. Investigadora Nacional, Sistema Nacional de Investigadores, México. Dirección: Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

**Raño, Mariana**
marianarano@gmail.com

Licenciada en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires (UBA), Argentina. Doctora en Ciencias Biológicas, UBA, Argentina. Becaria postdoctoral, Estación Biológica Corrientes (EBCo) del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (MACN), Argentina. Investigadora postdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina. Dirección: Ruta Pvcial. 8 km 7 s/n. Corrientes, Argentina.

**Raseira, Marcelo**
mraseira@gmail.com

Bacharel em Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Brasil. Especialização em MBA Gestão de Pessoas por Competências e Coaching, Instituto de Pós-Graduação e Graduação (IPOG), Brasil. Mestre em Oceanografia Biológica, Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Brasil. Analista Ambiental, Centro Nacional de Pesquisa e Conservação da Biodiversidade Amazônica, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (CEPAM/ICMBio), Brasil. Endereço: Avenida General Rodrigo Octávio Jordão Ramos, 6.200, Japiim, CEP: 69077-000, Manaus, AM, Brasil.

**Rehg, Jennifer A.**
jrehg@siue.edu

Bachelor of Art in Anthropology, Washington University in St. Louis, USA. Doctor in Anthropology, University of Illinois Urbana-Champaign, USA. Professor, Southern Illinois University Edwardsville, USA. Address: Department of Anthropology, Southern Illinois University Edwardsville, PO box 1451, Edwardsville, IL, USA, 62025.

**Resende, Briseida D.**
briusp@uol.com.br

Bachelor in Biological Sciences, University of São Paulo (USP), Brazil. Doctor in Experimental Psychology, USP, Brazil. Professor, Department of Experimental Psychology, USP, Brazil. Address: University of São Paulo, Psychology Institute, Department of Experimental Psychology. Av. Prof. Mello Moraes, 1721, CEP: 05508-030, Brazil.

**Riveros, María Soledad**
riveros23@gmail.com

Bióloga, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana (UNAP), Perú. Estudios de Postgrado en Conservación de Medio Ambiente y Evaluación del Impacto Ambiental, Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM), Perú. Investigadora Principal, Manejo de Fauna Silvestre Amazónica, YAVACUS, Perú. Dirección: Yavarí. Conservación y Uso Sostenible (YAVACUS), Perú.

**Rocatti, Guido**
guidorocatti@gmail.com

Licenciado en Antropología, Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina. Estudiante de Doctorado, División de Antropología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), UNLP, Argentina. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Dirección: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 60 y 122, Edificio Anexo del Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

**Rodrigues de Melo, Fabiano**
fabiano_melo@ufg.br.

Biólogo e Mestre em Genética e Melhoramento, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Brasil. Doutor em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Brasil. Pósdoutor em Antropologia, University of Wisconsin-Madison, Estados Unidos. Professor Associado II, Instituto de BioCiências, Universidade Federal de Goiás - Regional Jataí, Brasil. Orientador de pósgraduação em três programas (UFG e UNEMAT), Brasil. Ex-Presidente da Sociedade Brasileira de Primatologia. Vicepresidente para Brasil e Guianas, Primate Specialist Group (PSG/IUCN). Endereço: Instituto de BioCiências, Universidade Federal de Goiás (UFG, Jataí), Br364, km 195, Jataí/GO, CEP: 75801-615, Brasil.

**Rodríguez-Vargas, Ariel R.**
ariel.rodriguez@unachi.ac.pa

Licenciado en Biología con especialización en Zoología, Universidad de Panamá (UP), Panamá. Magister en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Instituto para la Conservación y Manejo de la Vida Silvestre, Universidad Nacional de Costa Rica (UNA), Costa Rica. Doctor en Ciencias Naturales, Universidad Philipps Marburg, Alemania. Investigador, Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Universidad Autónoma de Chiriquí (UNACHI), Panamá. Dirección: Campus Central Andrés Bello, VIP, UNACHI, David, Prov. Chiriquí, Panamá.

**Röhe, Fabio**
fabiorohe@gmail.com.

Bacharel em Ecologia, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Brasil. Mestre em Biologia (Ecologia), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Brasil. Doutorando em Biologia Evolutiva, INPA, Brasil. Endereço: Avenida André Araújo, 2.936, Petrópolis, CEP: 69067-375, Manaus, AM, Brasil.

**Romano, Valéria**
romanodepaula@gmail.com

Bióloga y Magister en Ecología y Recursos Naturales, Universidad Estatal del Norte Fluminense (UENF), Brasil. Estudiante de Doctorado en Ecología y Comportamiento Animal, Departamento de Ecología, Fisiología y Etología (DEPE-IPHC), vinculado al CNRS-Universidad de Estrasburgo, Francia. Dirección: Centro Nacional para la Investigación Científica (CNRS), Departamento de Ecología, Psicología y Etología, Estrasburgo, Francia.

**Rosales-Meda, Marta Marleny**
mrosalesmeda@orcondeco.org

Bióloga, manejadora de vida silvestre y educadora popular ambiental. Miembro del Grupo de Especialistas de Primates, Comisión de Supervivencia de Especies (SSC), Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Directora Ejecutiva y Fundadora, Organización para la Conservación de la Naturaleza y Desarrollo Comunitario (ORCONDECO), Guatemala. Dirección: ORCONDECO, Alta Verapaz, Guatemala.

**Rosemberg, Fernando**
junglenando@hotmail.com

Director de Proyectos y Gerente General de la Reserva Ecológica Taricaya, Perú. Dueño y representante legal del Centro de Rescate Taricaya, Perú. Dirección: Casilla postal N° 62, Puerto Maldonado, Perú.

**Ruck, Lourdes**
lruck@sernanp.gob.pe

Bióloga, Universidad Nacional de la Amazonia Peruana (UNAP), Perú. Magister en Ecología y Conservación de la Biodiversidad, Universidad Federal de Mato Grosso (UFMT), Brasil. Especialista, Unidad Operativa de Manejo de Recursos Naturales, Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SERNANP), Perú. Dirección: Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SERNANP), Perú.

**Ruiz-Miranda, Carlos R.**
cruizmiranda@gmail.com

Etólogo. Licenciado en Biología, Universidad de Tulane de Louisiana, Estados Unidos. Doctor en Comportamiento Animal, Universidad de California en Davis, Estados Unidos. Investigador, Parque Zoológico Nacional, Instituto Smithsonian (1992-1997). Profesor Asociado, Universidad Estatal del Norte Fluminense (UENF), Brasil. Investigador y Presidente, Asociación Titi-León-Dorado. Representante de Mesoamérica y América del Sur, Grupo Especialista en Reintroducción de la Comisión de Supervivencia de Especies (RSG/SSC), Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Director del SERCAS (Sector etología, reintroducción y conservación de animales salvajes), UENF, Brasil. Dirección: Laboratorio de Ciencias Ambientales, Centro de Biociencias y Biotecnología, UENF, Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil.

**Rumiz, Dámian I.**
confauna@scbbs.net

Licenciado en Ecología y Conservación, Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina. Doctor en Ciencias Naturales, UNLP, Argentina. Doctor of Philosophy Wildlife and Range Sciences, Universidad de Florida, Estados Unidos. Editor Científico, Fundación Simón I. Patiño - Centro de Ecología - Difusión. Dirección: Fundación Simón I. Patiño y Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Santa Cruz 20, Bolivia.

**Sánchez, Javier**
javier.sanchez@cigb.edu.cu

Licenciado en Bioquímica, Universidad de La Habana (UH), Cuba. Investigador, Laboratorio Inmunoterapia del Cáncer, Departamento Farmacéuticos, Dirección de Investigaciones Biomédicas, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Sánchez-Porras, Ronald**
ronald.rsr@gmail.com

Bachiller en Biología, Universidad de Costa Rica (UCR), Costa Rica. Magister en Manejo de Fauna Silvestre, Instituto de Investigaciones en Conservación de la Vida Silvestre (ICOMVIS), Universidad Nacional de Costa Rica (UNA), Costa Rica. Investigador, Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica. Director del Posgrado en Desarrollo Sostenible y Profesor Investigador, Universidad de Costa Rica - Sede de Occidente, Costa Rica. Dirección: Sección de Biología, Sede de Occidente, Universidad de Costa Rica, Alajuela, Costa Rica.

**Sánchez-Porras, Rónald**
ronald.rsr@gmail.com

Bachiller en Biología, Universidad de Costa Rica (UCR), Costa Rica. Magister en Manejo de Fauna Silvestre, Instituto de Investigaciones en Conservación de la Vida Silvestre (ICOMVIS), Universidad Nacional de Costa Rica (UNA), Costa Rica. Investigador, Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica. Director del Posgrado en Desarrollo Sostenible y Profesor Investigador, Universidad de Costa Rica - Sede de Occidente, Costa Rica. Dirección: Sección de Biología, Sede de Occidente, Universidad de Costa Rica, Alajuela, Costa Rica.

**Santos, Laynara**
laynara.sds@gmail.com

Licenciada em Química, Universidade do Estado do Amazonas (UEA), Brasil. Mestre em Ciências do Ambiente e Sustentabilidade na Amazônia, Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Brasil. Pesquisadora, Projeto Sauim-de-Coleira, DB/ICB, Universidade Federal do Amazonas, Brasil. Endereço: Avenida General Rodrigo Octávio Jordão Ramos, 6.200, Japiim, CEP: 69077-000, Manaus, AM, Brasil.

**Schaffner, Colleen M.**
cschaffner@uv.mx

Licenciada en Psicología, Universidad George Washington, Estados Unidos. Magister en Comportamiento Animal, Universidad Bucknell, Estados Unidos. Doctora en Psicobiología, Universidad de Nebraska, Estados Unidos. Profesor Investigador, Universidad Veracruzana, México. Dirección: Avenida Dr. Castelazo Ayala s/n, Col. Industrial Animas, Ap. 566, Xalapa, 91190, Veracruz, México.

**Serio-Silva, Juan Carlos**
juan.serio@inecol.mx

Licenciado en Biología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Veracruzana-Córdoba, México. Magister en Neuroetología, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana-Xalapa, México. Doctor en Ecología y Manejo de Recursos Naturales, Instituto de Ecología A.C. (INECOL), México. Dirección: Red Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología A.C., Carretera Antigua a Coatepec, Nº 351, El Haya, Xalapa 91070, Veracruz, México.

**Setz, Eleonore Zulnara Freire**
setz@unicamp.br; ezfsetz@gmail.com

Bacharel em Biologia - mod. med., Universidade Federal de São Paulo (UNIFESP), Brasil. Mestre em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Brasil. Doutora en Ciencias - Ecologia, UNICAMP, Brasil. Endereço: Laboratorio de Ecologia e Comportamento de Mamíferos (LAMA), Depto. Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, R. Monteiro Lobato 255, CEP: 13083-862, Campinas, SP, Brasil.

**Solano, Daniela**
dsolano@fundacionsaimiri.org

Magister en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Investigaciones en Conservación de la Vida Silvestre (ICOMVIS), Universidad Nacional de Costa Rica (UNA), Costa Rica. Fundadora y Directora, Fundación Saimiri de Costa Rica, Costa Rica. Dirección: Fundación Saimiri de Costa Rica, península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

**Solórzano, María Fernanda**
mfersolorzano@gmail.com

Licenciada en Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad Central del Ecuador (UCE), Ecuador. Consultora Ambiental Independiente.

**Spaan, Denise**
denisespaan@hotmail.com

Licenciada en Zoología Universidad de Leeds, Reino Unido. Magister en Conservación de Primates, Universidad Oxford Brookes, Reino Unido. Estudiante de Doctorado, Universidad Veracruzana, Instituto de Neuroetología, México. Dirección: Universidad Veracruzana, Instituto de Neuroetología, Avenida Dr. Luis Castelazo s/n Col. Industrial Animas C. P. 91190 Xalapa, Veracruz, México.

**Spehar, Stephanie**
spehars@uwosh.edu

Licenciada en Antropología, Universidad Estatal de California, Estados Unidos. Magister y Doctora en Antropología, Universidad de New York, Estados Unidos. Profesora, Programa en Antropología, Universidad de Wisconsin - Oshkosh, Estados Unidos. Dirección: 800 Algoma Blvd., Oshkosh, WI 54901, USA.

**Soares da Silva, Rafaela Fátima**
bio.rafaela@gmail.com

Bióloga, Universidad Federal de Mato Grosso (UFMT), Brasil. Mestre em Ecologia, Universidade Federal do Pará (UFPA) - Museu Paraense Emílio Goeldi, Brasil. Investigador, ECOBiv (Ecologia e Conservação de Bivalves) - UFMT. Endereço: Rua Fernando Correa da Costa, 2367, Boa Esperança, CEP: 78060-900, Cuiabá, MT, Brasil.

**Soares de Castro, Carla Soraia**
csscastro9@gmail.com

Bacharel em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Brasil. Doutora em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), Brasil. Pós doutoramento, Universidade de Lisboa, Portugal. Professora doutora no Departamento de Engenharia e Meio Ambiente, Universidade Federal da Paraíba (UFPB), Brasil. Endereço: Avenida Santa Elizabete, 160, CEP: 580270-000, Rio Tinto, PB, Brasil.

**Stevenson, Pablo R.**
pstevens@uniandes.edu.co

Biólogo, Universidad de los Andes, Colombia. Doctor en Ciencias Antropológicas, Universidad de Stony Brook, Estados Unidos. Profesor Asociado del Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Colombia. Director, Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena, Colombia. Dirección: Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Universidad de los Andes, carrera 1 N° 18A-12, oficina 201, Bogotá, Colombia.

**Stone, Anita I.**
astone@callutheran.edu

Bachelor of Art in Biology, Oberlin College, USA. Doctor in Ecology and Evolutionary Biology, University of Illinois at Urbana-Champaign, USA. Postdoctoral fellow, Department of Psychology, University of California, Davis, USA. Assistant Professor, California Lutheran University, USA. Address: Department of Biology, California Lutheran University, 60 West Olsen Road, Thousand Oaks, CA, USA, 91360.

**Suárez Alba, José**
jose.alba@cigb.edu.cu

Especialista en Citohistopalología, Facultad Carlos J Finlay, Cuba. Jefe de Laboratorio Anatomía Patológica, Dirección de Bioterio, Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB), Cuba. Dirección: La Habana, Apartado 10600, Cuba.

**Tapia, Andrea**
atapia@student.unimelb.edu.au

Licenciada en Biología, Universidad San Francisco de Quito (USFQ), Ecuador. Estudiante de Maestría, Universidad de Melbourne, Australia. Dirección: Office of Environmental Programs, The University of Melbourne, Parkville, Victoria 3010, Melbourne, Australia.

**Tejedor, Marcelo F.**
tejedor@cenpat-conicet.gob.ar

Centro Nacional Patagónico-CONICET. Boulevard Brown 2915, (9120) Puerto Madryn, Provincia de Chubut, Argentina & Facultad de Ciencias Naturales, Sede Trelew. Universidad Nacional de la Patagonia «San Juan Bosco». Trelew, Provincia de Chubut, Argentina.

**Thompson, Jeffrey J.**
jthompson.inta@gmail.com

Licenciado en Biología Ambiental y Forestal, State University of New York (SUNY) College of Environmental Science and Forestry, Estados Unidos. Magister en Biología, Universidad de Puerto Rico - Río Piedras, Puerto Rico. Doctor en Recursos Naturales y Forestales, Universidad de Georgia, Estados Unidos. Investigador Asociado, Asociación Guyra Paraguay, Paraguay. Dirección: Asociación Guyra Paraguay, Av. Cnel. Cabrera 166, Parque Ecológico Capital Verde, Viñas Cué, C.C:132, Asunción, Paraguay.

**Timson, Stuart**
stuarttimson@projects-abroad.org

Licenciado en Biología, Universidad de Oxford (OXON), Inglaterra. Magister en Biología, OXON, Inglaterra. Director de Conservación, Projects Abroad. Dirección: Avenida 26 de Diciembre 472, Puerto Maldonado, Perú.

**Tirira, Diego G.**
diego_tirira@yahoo.com

Licenciado en Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE), Ecuador. Magister en Conservación de Especies, Universidad Internacional de Andalucía, España. Magister en Biología de la Conservación, PUCE, Ecuador. Estudios de doctorado sobre distribución y conservación de primates, Universidad de Salamanca, España. Investigador Asociado, Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), Ecuador. Director Ejecutivo, Fundación Mamíferos y Conservación, Ecuador. Miembro fundador y primer presidente (2010-2016), Asociación Ecuatoriana de Mastozoología, Ecuador. Dirección: Fundación Mamíferos y Conservación, Urbanización Hacienda Capelo, Los Cipreses y Calle I, casa 165, Rumiñahui, Ecuador.

**Todd M, Lucy**

B.Sc., Zoologia, Universidade de Aberdeen, Escocia. M.Sc. (Dist) em Primatologia, Universidade de Roehampton, Reino Unido. Diploma de pos-graduação em Gestação Ecologia, Universidade de Mancherster, Reino Unido. Centre for Research in Evolutionary Anthropology, Department of Life Sciences, University of Roehampton, Londres, Reino Unido,

**Tropea, Ana Liza**
anatropea@ege.fcen.uba.ar

Licenciada en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires (UBA), Argentina. Magister en Cuaternario y Prehistoria, Museúm National d'Histoire Naturelle (MNHN), París. Doctora en Ciencias Biológicas, UBA, Argentina. Docente Investigadora, UBA, Argentina. Dirección: Grupo de Investigación en Biología Evolutiva (GIBE), Departamento de Ecología, Genética y Evolución (DEGE), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (FCEyN-UBA), Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEBA-CONICET), Intendente Güiraldes 2160, Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4.to piso, C1428EGA, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

**Urbani, Bernardo**
bernardourbani@yahoo.com

Antropólogo, Universidad Central de Venezuela. Maestría y doctorado en antropología –primatología–, Universidad de Illinois, Urbana-Champaign, EE. UU. Postdoctorado, Universidad Aristóteles de Grecia. Investigador visitante, Universidad de Harvard y Universidad Nacional Autónoma de México. Investigador asociado, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Dirección: Apartado 66755, Caracas 1061A, Venezuela.

**Valerio-Campos, Idalia**
valerioci@ucimed.com
valerioci@gmail.com

Licenciada en Microbiología y Química Clínica, Universidad de Costa Rica (UCR), Costa Rica. Especialista en Parasitología, UCR, Costa Rica. Directora de la Cátedra de Parasitología, Universidad de Ciencias Médicas (UCIMED), Costa Rica. Investigadora, Laboratorio de Investigación Básica, UCIMED, Costa Rica. Dirección: Universidad de Ciencias Médicas, Laboratorio de Investigación Básica/Cátedra de Parasitología, San José, Costa Rica. Apartado 638-1007 Centro Colón, Costa Rica.

**Vanegas, Juan C.**
vanegaspj@ucimed.com

Licenciado en Matemáticas y Física, Universidad Tecnológica de los Llanos (UNILLANOS), Colombia. Egresado del Programa de Bioestadística, Universidad de Chile, Chile. Magister en Estadística, Universidad de Costa Rica (UCR), Costa Rica. Estadístico, Universidad de Ciencias Médicas (UCIMED), Costa Rica. Dirección: Departamento de Investigación, Cátedra de Parasitología, Universidad de Ciencias Médicas, San José, Costa Rica.

**Vargas, Sergio A.**
sergiovartro@gmail.com

Biólogo, Universidad de los Andes, Colombia. Magister en Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Colombia. Dirección: Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Universidad de los Andes, carrera 1 N° 18A-12, oficina 201, Bogotá, Colombia.

**Veiga, Liza Maria †**

Bacharel em Economia e Negócios, Universidade de Cardiff, Reino Unido. Mestre em Ambiente e Desenvolvimento Internacional, Universidade de East Anglia, Reino Unido. Doutora em Primatologia, Universidade Federal do Pará (UFPA), Brasil. Posdoutorado em Mastozoologia, Universidade Federal do Pará (UFPA) - Museu Paraense Emilio Goeldi, Brasil. Liza morreu em outubro 2012.

**Velilla, Marianela**
marianelavelilla@yahoo.com

Licenciada en Biología, Universidad Nacional de Asunción (UNA), Paraguay. Magister en Ecología de Vida Silvestre y Conservación, Universidad de Florida (UF), Estados Unidos. Posgrado en Gestión y Conservación de Biodiversidad en los Trópicos, Universidad CEU San Pablo, España. Posgrado en Herramientas Económicas para la Conservación, Universidad de Stanford, Estados Unidos. Gerente del Programa de Conservación de Especies, Asociación Guyra Paraguay, Paraguay. Dirección: Asociación Guyra Paraguay, Av. Cnel. Cabrera 166, Parque Ecológico Capital Verde, Viñas Cué, C.C:132, Asunción, Paraguay.

**Vick, Laura G.**
lgvick@gmail.com

Licenciada en Educación, Universidad de Carolina del Norte, Estados Unidos. Magister en Antropología, Universidad de Carolina del Norte, Estados Unidos. Doctora en Antropología, Universidad de Carolina del Norte, Estados Unidos. Profesora Emerita, William Peace University, Estados Unidos. Dirección: 15 E. Peace Street, Raleigh, 27603, North Carolina, Estados Unidos.

**Vidal-García, Francisca**
frany01@gmail.com

Licenciada en Biología, Tecnológico de Estudios Superiores de Huixquilucan (TESH), México. Magister y Doctora en Ciencias, Instituto de Ecología A.C. (INECOL), México. Dirección: Red Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología A.C., Carretera Antigua a Coatepec, Nº 351, El Haya, Xalapa 91070, Veracruz, México.

**Williams-Guillén, Kimberly**
kim@pasopacifico.org
kimwg@umich.edu

Licenciada en Antropología, University de California - Santa Cruz, Estados Unidos. Magister y Doctora en Antropología, Universidad de New York, Estados Unidos. Postdoctorado, Escuela de Recursos Naturales y Medio Ambiente, Universidad de Michigan, Estados Unidos. Directora de Investigaciones, Paso Pacífico, Nicaragua. Investigadora Asociada, Escuela de Recursos Naturales y Medio Ambiente, Universidad de Michigan, Estados Unidos. Dirección: PO Box 1244, Ventura, CA 93002, USA.

**Yépez, Pablo**
pyepez@equitableorigin.org

Licenciado en Ciencias de la Educación, Escuela Politécnica del Ejército (ESPE), Ecuador. Dirección: Calle del Cuarzo, F19, Urb. Las Peñas, Tumbaco, Quito, Ecuador.

**Zapata-Ríos, Galo**
gzapata@wcs.org

Doctor en Ecología y Conservación de Vida Silvestre, Universidad de Florida, Estados Unidos. Director Científico, Wildlife Conservation Society - Programa para Ecuador, Ecuador. Dirección: Gobierno Autónomo Descentralizado Provincial de Imbabura, Calle Bolívar y Oviedo, Ibarra, Ecuador.

**Zunino, Gabriel E.**
gezunino@gmail.com

Doctor en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires (UBA), Argentina. Docente Investigador, Universidad Nacional de General Sarmiento, Argentina. Dirección: Juan M. Gutiérrez 1150, C. P. 1613 Los Polvorines, Buenos Aires, Argentina.

Cincuenta trabajos y más de un centenar y medio de primatólogos latinoamericanos y de otras latitudes participan en este nuevo proyecto editorial que muestra un panorama actualizado de los avances de la primatología en la región. Escriben autores de diversos contextos académicos: ecólogos, biólogos, antropólogos, psicólogos, veterinarios, entre otros. En este volumen se incluyen capítulos de diferentes tópicos, desde estudios de conservación hasta cognición y vocalización, y se destaca la biología de un vasto número de primates neotropicales y del Viejo Mundo. Más aún, los manuscritos están en su mayoría escritos en español y portugués con el fin de permitir a jóvenes estudiantes adentrarse en el mundo de la primatología latinoamericana sin confrontar barreras idiomáticas. Al final del libro, se incluye una lista con breves biografías académicas de cada uno de los contribuyentes de este volumen editado por Ediciones IVIC, augurando que servirá como foro para la comunicación de primatólogos latinoamericanos y de estudiantes interesados en iniciar sus investigaciones en esta disciplina. Este libro es el reflejo de la más variada diversidad de intereses primatológicos de América Latina.

IVIC
INSTITUTO VENEZOLANO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

Con el auspicio de
SLAPrim
Sociedad Latinoamericana de Primatología

ISBN: 978-980-261-186-7

Gobierno Bolivariano de Venezuela
Ministerio del Poder Popular para Educación Universitaria, Ciencia y Tecnología

1817 - 2017 ZAMORA UNIÓN CÍVICO MILITAR