

LA PRIMATOLOGÍA EN LATINOAMÉRICA 2 A PRIMATOLOGIA NA AMERICA LATINA 2

Tomo I Argentina-Colombia



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 Bior

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 I Argentina - Colombia**

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: Federico Pardo.

Mono araña pardo (albino) (*Ateles hybridus*).

Magdalena, Colombia. <http://www.federicopardo.com>

Depósito legal: DC20188000816

ISBN: 978-980-261-185-0

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 I Argentina-Colombia*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. 356 pp.

Para un artículo:

Holzmann I, Agostini I & M Di Bitetti (2018) Sintopía de *Alouatta caraya* y *Alouatta guariba* en Argentina. 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 I Argentina-Colombia*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 69-82.

La Primatología en Latinoamérica 2

A Primatologia na America Latina 2

Tomo I **Argentina-Colombia**

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	
To m o 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 (<i>Aotus azarae</i>) en la Argentina: veinte años de aportes científicos del Proyecto Mirikiná	57
Alba García de la Chica y Eduardo Fernández-Duque	
Sintopía de <i>Alouatta caraya</i> y <i>Alouatta guariba</i> en Argentina	69
Ingrid Holzmann, Ilaria Agostini y Mario Di Bitetti	
Ecología alimentaria de <i>Alouatta caraya</i> 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 <i>Alouatta caraya</i> en el noreste de Argentina	95
Romina Pavé, Gabriel E. Zunino, Martín Kowalewski y M. Amparo Pérez-Rueda	
Abrazos entre machos de <i>Alouatta caraya</i> como ejemplo de comportamientos afiliativos	109
Martín 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

Tom o 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 (<i>Saimiri oerstedii oerstedii</i>) 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 Ancizar, Humberto Lamdan, Karelía Cosme, Lincidio Pérez, Jorge V Gavilondo y Marta Ayala	

Ecuador

Aspectos taxonómicos y ecológicos del capuchino ecuatoriano <i>Cebus albifrons aequatorialis</i> (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 (<i>Ateles fusciceps fusciceps</i>) 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 <i>Cebuella pygmaea</i> en Ecuador	453
Stella de la Torre, Pablo Yépez, Alfredo Payaguaje y Hernán Payaguaje	

El Salvador

Potential feeding resources for the spider monkeys (<i>Ateles geoffroyi</i>) of El Salvador	463
Karenina Morales Hernández	

Guatemala

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

Estado de conservación de <i>Alouatta pigra</i> y <i>Ateles geoffroyi</i> 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 hamadriades (*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

Dedicatoria

A Ana María y Lucía por tanto amor.

A toda la familia...

Bernardo Urbani

Para Mariana R y Bruno K, por cada día.

A mis padres por seguir.

A Latinoamérica, porque

todavía se respira lucha.

Martín Kowalewski

Para Alice, minha pequena e amada primata.

Rogério Grassetto Teixeira da Cunha

A los bosques y a los monos.

Stella de la Torre

A mi madre por su ejemplo,

a Tommy y Paloma por su amor y

a Tom por su apoyo incondicional.

Liliana Cortés-Ortiz

In memoriam

Liza Maria Veiga (1963-2012) y Ademar Faria Coimbra-Filho (1924-2016)

Ambos, espíritus jóvenes de la primatología latinoamericana...

Apresentação

A integração dos primatologistas latino-americanos

O livro “A Primatologia na América Latina 2” representa o esforço de um grupo de primatologistas liderados pelo Professor Bernardo Urbani, do “Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas” com os pesquisadores Martín Kowalewski da Argentina, Rogério Grassetto Teixeira da Cunha do Brasil, Stella de la Torre do Equador e Liliana Cortés-Ortiz do México.

Assim como no primeiro volume, a finalidade deste livro é permitir que primatologistas latino-americanos publiquem seus trabalhos, para conhecimento mútuo. Estou certo de que a série, agora no segundo volume, será um sucesso, do mesmo modo que foi a série intitulada “A Primatologia no Brasil”, iniciada em 1984 e publicada como Anais de Congressos Brasileiros de Primatologia, de dois em dois anos.

Como é sabido, a América Latina tem o privilégio de possuir o maior número de primatas no mundo, em destaque Brasil e Colômbia. Por esse motivo, seus primatas têm sido objeto de interesse desde tempos pré-históricos até os dias de hoje. As pessoas neles interessadas passaram a ser chamadas de primatologistas quando seus estudos foram transformados no que se chama de Primatologia.

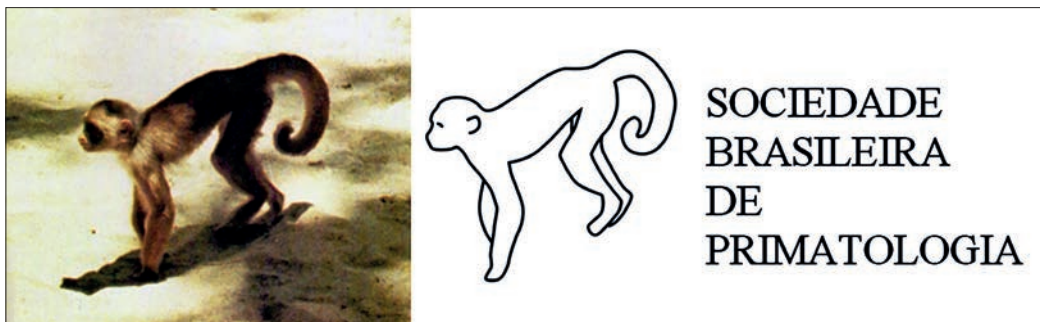
A Primatologia não é necessariamente um ramo da Ciência exclusivo de país habitat. Relativamente há pouco tempo ela passou a ser exercida neles. Foram cientistas de países que não têm primatas que a desenvolveram. Inicialmente na Europa, depois nos Estados Unidos da América. Até mesmo na América Latina, como no Chile e em Cuba. Mais algumas déca-

das e entraram em cena os zoólogos e médicos que estudavam os parasitos externos e internos bem como doenças dos primatas, no campo ou no laboratório. Na metade do século XX várias categorias de pessoas estavam interessadas em primatas do continente, dentro e fora de países hábitats. Entretanto, praticamente todas sem contato umas com as outras.

Aparentemente o principal início da união entre os interessados em primatas na América Latina ocorreu com a fundação da Sociedade Brasileira de Primatologia em 1979 (SBPr) durante um Congresso de Genética em São Paulo. Quando a SBPr foi fundada já existiam numerosas atividades em Primatologia no Brasil mas isoladas do que ocorria na América Latina. Quatro anos depois de fundada a Sociedade, como seu 3º Presidente, atuei como agente catalisador para reunir primatologistas da América Latina com o 1º Congresso Brasileiro de Primatologia (30 Jan - 04 Fev, 1983 Belo Horizonte, Minas Gerais). Além dos brasileiros, foram convidados primatologistas do “Centro Argentino de Primates” (CAPRIM) liderados por Orestes Colillas. Nesse Congresso foi adotado como símbolo da Primatologia Brasileira o contorno de alegre macaquinho (*Cebus* sp.) que saltitava no minizoo do Hotel Tropical em Manaus (Figura 1).

Esse Congresso foi também a base do próximo passo para a integração dos primatologistas latino-americanos. Nele apresentei um trabalho intitulado: *Treinamento de pessoal em primatologia*. Para sair do planejamento para

Figura 1. Macaco-prego em minizoo do Hotel Tropical. Manaus, Amazonas e a logomarca da Sociedade Brasileira de Primatologia (Fotografia: M. Thiago de Mello, 1983).



ATA DE FUNDAÇÃO DA
SOCIEDADE LATINO AMERICANA DE PRIMATOLOGIA

Aos vinte dias do mês de novembro de mil novecentos e oitenta e seis, na cidade de Águas de Lindóia, Estado de São Paulo, Brasil, durante a Reunião Científica Regional sobre Animais de Laboratório, promovida pelo ICLAS e pela Escola Paulista de Medicina, as pessoas abaixo assinadas se reuniram para tratar idéias e respeito da fundação da Sociedade Latino Americana de Primatologia. O assunto já fora objeto de consulta por escrito feita pelo Secretário para as Américas da "International Primatological Society", Professor Milton Thiago de Mello, por designação de um grupo de primatologistas reunidos na cidade de Göttingen, Alemanha Ocidental, durante o 11º Congresso da "International Primatological Society", em julho de 1986. Foram recebidas centenas de respostas de pessoas de toda América Latina e outras regiões, conforme relação anexa, concordando com a iniciativa de se fundar a Sociedade. Usou da palavra o Professor Milton Thiago de Mello (Brasil), que explicou os antecedentes do assunto e o propósito da reunião. Seguiram-se com a palavra os doutores Orestes Colilla (Argentina), Jaime Umaña (Colômbia), Alfonso Escajadillo (Peru), Stephen Potkay (Argentina), Martha de Oliveira Guerra (Brasil), Francisco Ruiz (México) e Rita Arenas (México). Após comentários de caráter mais enérgico cordialidade, os presentes declararam, por unanimidade e aclamação, formalmente fundada a SOCIEDADE LATINO AMERICANA DE PRIMATOLOGIA. Também foram feitas e aprovadas as seguintes sugestões para o funcionamento e a operacionalidade iniciais da Sociedade:

- Deverá ser enviada correspondência a todas as pessoas que já tinham se manifestado favoráveis à fundação da Sociedade e outras interessadas no assunto, comunicando a fundação da Sociedade e solicitando ratificação dessa decisão. Essas pessoas, cujas respostas forem recebidas até seis meses a contar da data da presente Ata, serão consideradas Sócios Fundadores, juntamente com as que assinarem a presente Ata durante o mesmo período.
- A sociedade providenciará a publicação de um periódico, tendo sido sugerido e aprovado que o mesmo seja uma transformação do atual "Boletín Primatológico Argentino" que terá o nome de "Boletín Primatológico Latino Americano".
- A sociedade promoverá a realização do 1º Congresso Latino Americano de Primatologia, junto com o 12º Congresso da "International Primatological Society", em julho de 1988, em Brasília.
- Dentre as atividades da sociedade deverá ser dada prioridade aos programas de treinamento de pessoal em Primatologia, sob a forma de cursos de vários níveis e de treinamento em serviço. A Sociedade deverá providenciar a organização de um Diretório de

o fazejamento, menos de um ano depois organizei o "1º Curso de Especialização em Primatologia" (Outubro de 1983). Seguiram-se mais 12 com duração e localização diversas principalmente na Amazônia, até 2007. Dos 130 graduados que passaram por eles, a maioria veterinários, biólogos e psicólogos (16 profissões), 21 foram de países latino-americanos (Argentina, Colômbia, México, Paraguai, Peru e Uruguai). Os relatórios dos participantes constituem acervo magnífico de observações **reais**, não virtuais, dos primatas *in situ* e *ex-situ* ao longo de 25 anos. Por sua vez, a partir do 2º Congresso Brasileiro de Primatologia (Campinas - São Paulo, 30 Jan - 04 Fev 1985)

o número de participantes latino-americanos também foi grande, de diversos países (Argentina, Colômbia, Peru e Venezuela).

Os cursos e os Congressos Brasileiros fizeram tão grande aproximação dos primatologistas latino-americanos que em julho de 1986 durante o Congresso da *International Primatological Society - IPS*, em Göttingen, Alemanha, propus que se fundasse a Sociedade Latino Americana de Primatologia, o que foi aceito com entusiasmo por centenas de congressistas e outras pessoas com adesão num simples formulário. A fundação formal da SLAPr concretizou-se durante o *Regional Scientific Meeting on Laboratory Animals, ICLAS (International*

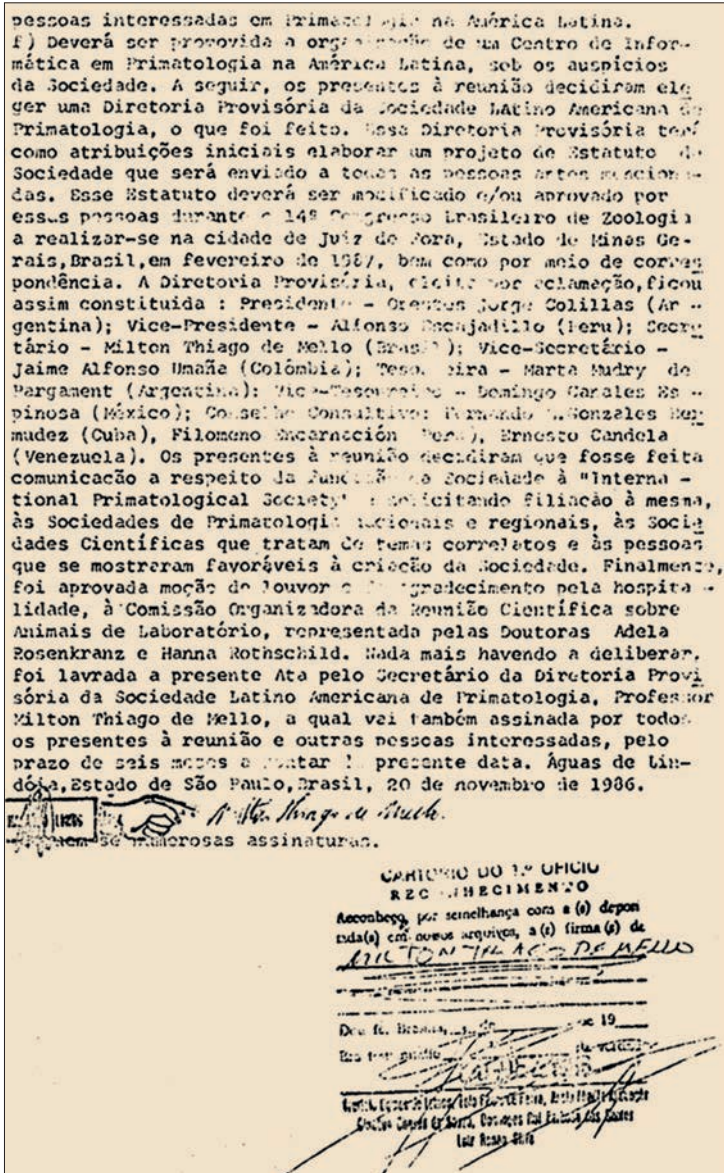


Figura 2. Cópia da Ata de Fundação da Sociedade Latino Americana de Primatologia (SLAPr), 20 de novembro de 1986.

Council on Laboratory Animals Science), em 20 de novembro de 1986 na cidade de Águas de Lindóia, São Paulo, com assinatura de Ata, pelos Congressistas e pelos alunos do 4º Curso de Especialização em Primatologia que participavam do Encontro (*Meeting*) (Figura 2). Em julho de 1988 realizou-se em Brasília, o XII Congresso da “IPS” quando mais uma vez tornou-se efetivo o conagraçamento dos prima-

tologistas latino-americanos, com a SLAPrim em funcionamento. Também, provavelmente um dos fatores mais importantes para a união dos primatologistas latino-americanos foi o aparecimento da revista *Neotropical Primates*. Então e agora, o que tem caracterizado as atividades da SLAPrim é o entusiasmo e a grande cordialidade entre os membros.

Milton Thiago de Mello

Presidente, *Academia Brasileira de Medicina Veterinária*

Sócio Honorário, *Sociedade Brasileira de Primatologia*

Presidente Honorário, *Sociedade Latino Americana de Primatologia*

Brasília, Brasil.

Introducción

La primatología en Latinoamérica: una introducción

Estamos muy honrados como editores de presentar la obra *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatology in America Latina 2*, con capítulos primatológicos de excelente calidad. La primera edición de *La primatología en Latinoamérica* (Figura 1) ocurrió en 1989 cuando, luego de concluido el IX Congreso Latinoamericano de Zoología en Arequipa (Perú) celebrado en 1983, Carlos Saavedra, Russell Mittermeier e Ilmar Bastos-Santos convocaron a más de una treintena de investigadores para

escribir sobre primates neotropicales en 25 interesantes capítulos. Hoy, alrededor de 30 años después, 50 trabajos y más de un centenar y medio de primatólogos latinoamericanos y de otras latitudes participan en este nuevo proyecto editorial, que al igual que entonces, muestra un panorama actualizado de los avances de la primatología en esta región. Estos son 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 incluimos una lista con breves biografías académicas de cada uno de los contribuyentes de este volumen editado, augurando que servirá como foro para la comunicación de primatólogos latinoamericanos y de estudiantes interesados en iniciar sus investigaciones en esta disciplina. Por ello, sin más dilación, revisaremos sinópticamente los capítulos aquí incluidos, esperando que el lector note la diversidad de intereses primatológicos de la región.

Este volumen editado se organiza en orden alfabético en dos tomos (*Tomo I Argentina-Colombia* y *Tomo II Costa Rica-Venezuela*) de los países latinoamericanos aquí incluidos. Por ello, con Argentina se abren las contribuciones, y ciertamente comprender el panorama paleoprimatológico del neotrópico es la forma ideal de iniciar este recorrido por la primatología en Latinoamérica. Marcelo Tejedor y Nelson Novo presentan una revisión completa de la historia evolutiva de los primates neotropicales sobre la base de un detallado análisis anatómico y biogeográfico del registro fósil de este grupo. Si bien varios aspectos de las relaciones filogené-

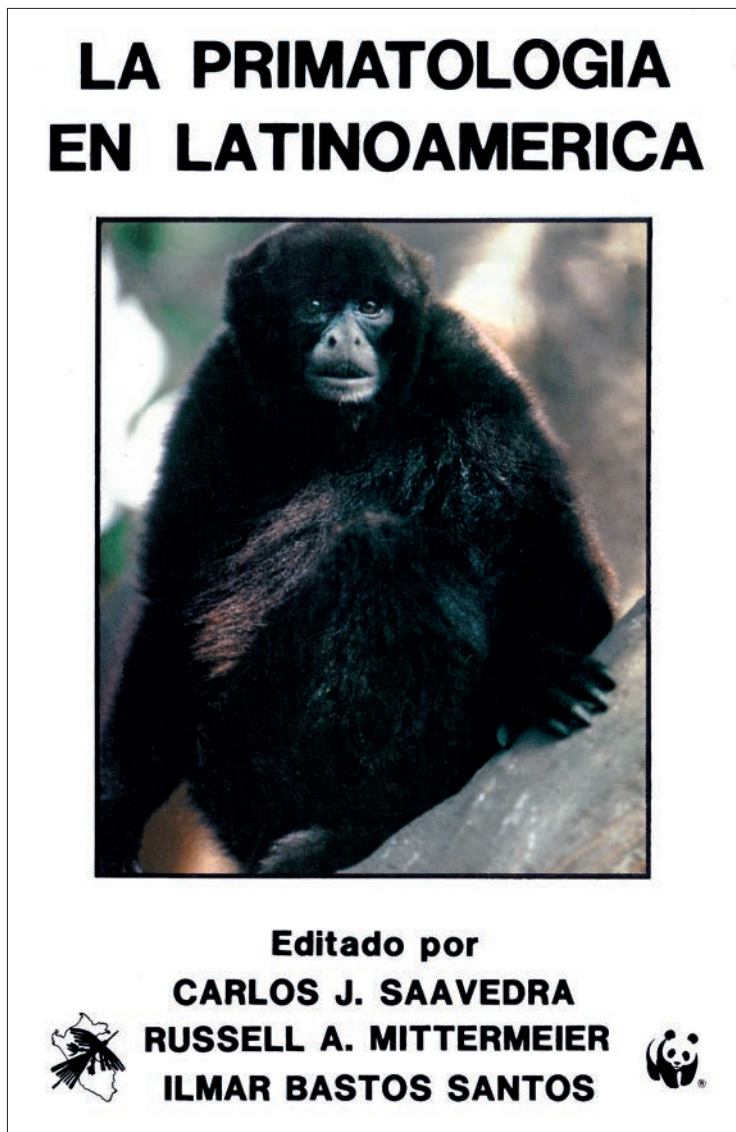


Figura 1. Portada de *La primatología en Latinoamérica* (1989).

ticas de los primates neotropicales no han sido resueltos, la revisión que presentan los autores es un aporte importante para entender los procesos evolutivos de origen y diversificación de este grupo. Los siguen Guido Rocatti, Leandro Aristide y S. Iván Perez quienes comparan las filogenias de los primates platirrininos inferidas a partir de datos moleculares y de variaciones morfométricas de la mandíbula en 19 especies. Concluyen que la filogenia obtenida a partir de datos moleculares es más robusta que aquella resultante del análisis de datos morfométricos y que para obtener resultados confiables, sólidos y reales, es necesario analizar múltiples caracteres independientes. Por su parte, Mariela Nieves y colaboradoras hacen una revisión de la historia de la primatología en Argentina. Concluyen que la diversidad de estudios primatológicos en la actualidad evidencia el desarrollo de esta disciplina a lo largo del tiempo; sin embargo, los estudios sobre la evolución de los primates son todavía escasos.

Cumplidos 20 años de investigación de *Aotus azarae* del proyecto Mirikiná en el Chaco argentino, Alba García de la Chica y Eduardo Fernández-Duque describen las relaciones de pareja y de cuidado de las crías en esta especie de primate monógamo y con esta información analizan tres hipótesis sobre la evolución de la monogamia. En el mismo país, Ingrid Holzmann y coautores revisan la dieta, uso del espacio y patrones de actividad de dos especies sintópicas de *Alouatta* en el noroccidente de Argentina para evaluar su grado de competencia interespecífica. Concluyen que las dos especies muestran un solapamiento considerable y sugieren que la diferenciación de sus nichos no se da a lo largo de estos ejes ecológicos. Presentan, además, información sobre el comportamiento vocal, registros de híbridos interespecíficos, análisis de viabilidad poblacional y recomendaciones para la conservación de las dos especies.

Por parte del grupo de trabajo de monos aulladores negros y dorados de la provincia argentina de Corrientes, Romina Pavé y colaboradores analizan el desarrollo ontogenético del comportamiento en infantes de *A. caraya* en grupos silvestres del noroeste de Argentina. Los

autores concluyen que las interacciones afiliativas predominan en el repertorio comportamental de los infantes y que los cambios que se registran a lo largo del tiempo están relacionados con el proceso de independencia de las crías. Por otra parte, Vanina Fernández y Martín Kowalewski plantean un análisis de tiempos de alimentación y biomasa consumida en dos grupos de *A. caraya* en Argentina, los autores evalúan los métodos usados para inferir las estrategias de alimentación en primates e indican que la composición dietaria real solo puede calcularse a partir de la biomasa ingerida. Resaltan, además, la necesidad usar modelos estadísticos que representen la complejidad del comportamiento alimenticio de los primates. Finalmente Martín Kowalewski junto con Mariana Raño y María Sol Genusso describen el comportamiento de abrazos entre machos para los monos aulladores negros y dorados. Sugieren que los abrazos entre machos se dan principalmente en momentos de tensión grupal y sugieren que los mismos pueden aliviar la tensión intergrupal, reforzar lazos sociales y evitar eventos agresivos.

Para la isla de Barbados, Jean Baulu analiza la presencia de monos verdes (*Chlorocebus abaeus*) como consecuencia de introducciones de individuos traídos de África durante el siglo XVII. El rápido crecimiento de la población de monos implicó un conflicto con los pobladores locales, que se mantuvo por cientos de años. En este capítulo Baulu presenta una estrategia de manejo que ha permitido el control de esta población y al mismo tiempo ha aportado un beneficio económico y un manejo humanitario de los animales. El autor concluye que este tipo de estrategia puede servir como modelo para otros países que enfrentan problemas similares.

Dos contribuciones se presentan para Bolivia. Denisse Goffard-Meier y colaboradores muestran un trabajo donde revisan toda la información disponible para *Alouatta sara* en Bolivia. Este aullador es uno de los primates del género con menor cantidad de datos sobre comportamiento y distribución. Esta revisión aporta datos originales e identifica vacíos de investigación necesarios para establecer el estatus de conservación de la especie. En general se su-

giere realizar investigaciones orientadas a determinar la distribución de la especie, comprender su socioecología y establecer sitios a largo plazo en áreas protegidas y no protegidas para comprender su adaptabilidad a cambios antropogénicos. En un segundo capítulo, Leila Porter y Jennifer Rehg investigan costos y beneficios para *Callimico goeldii* de formar grupos mixtos con *Saguinus labiatus* y *Leontocebus weddelli*. Para ello hacen un análisis donde se tienen en cuenta factores tales como estacionalidad, tipo de hábitat, patrones de actividad y dieta en sitios localizados en el noreste de Bolivia y el oeste de Brasil. Con una rica base de datos sugieren que para *Callimico* los beneficios de formar grupos mixtos serían expandir su nicho dietario a las partes altas del dosel, –y así localizar más frutos–. En los momentos del año cuando *Callimico* se alimenta con mayor frecuencia de hongos de los estratos más bajos estos grupos mixtos tienden a desaparecer.

Brasil es ciertamente la nación latinoamericana con mayor producción de estudios primatológicos. Un ejemplo de esta realidad es la variedad de tópicos, especies y regiones de este país tratadas en este libro. En este sentido, en su capítulo, Leandro Jerusalinsky y Fabiano Rodrigues de Melo nos refieren a la gran diversidad de primates del Brasil, siendo de hecho, la mayor del mundo. Los autores destacan las adversidades que confrontan los primates brasileños. Sin embargo, nos indican que la mayoría de aquellos que se encuentran en situación de peligro se hallan en zonas bajo protección. Jerusalinsky y Rodrigues de Melo plantean los retos de conservación para el futuro, y proponen la necesidad de desarrollar planes de acción viables y efectivos para los primates de esta nación. A nivel local, el equipo de Proyecto Sauim-de-Coleira describe a un primate endémico de la región de la ciudad de Manaus en la Amazonía brasileña. Esta especie, *Saguinus bicolor*, está en peligro debido a su distribución coincidente con la de esta urbe. Los autores plantean medidas para contrarrestar los efectos negativos de la acción antrópica. Es por ello, que en este capítulo proponen una red de corredores urbanos, apoyados por las comunidades de la ciudad.

Abordando investigaciones ecológicas en la Amazonía brasileña, Liliam Patricia Pinto y colaboradores presentan una extensa revisión sobre la alimentación de los cuxius (*Chiropotes albinasus*) del oriente esta región. Los autores encontraron que sapotáceas y moráceas tienen particular rol en la dieta de esta especie de primate. Además registran que este primate presenta un amplio espectro de alimentos como invertebrados, semillas inmaduras y flores. Igualmente, en una comprehensiva revisión, Adrian Barnett compila el estado del conocimiento sobre el uacari de espalda dorada (*Cacajao ouakary*). Si bien indica que la morfología mandibular es determinante para este género, también nos plantea la amplia variabilidad alimentaria de este grupo. Para la especie, confirma el hecho de que es típicamente habitante de igapós, pero indica que también puede ocupar otros tipos de hábitats, a excepción de las varzéas. El autor sugiere que futuros estudios deben dar luces sobre su distribución.

Referente a cébidos brasileños, en un capítulo sobre la ecología de forrajeo por parte del mono ardilla (*Saimiri collinsi*) en el este de la Amazonia brasileña, Anita Stone halla que las hembras comen más que los machos en la época de lluvia y menos en la de sequía. Esta variabilidad, la explica como respuesta al hecho que las hembras son dominantes en este género y a la inversión reproductiva requerida por parte de estas. Mientras, Patrícia Izar y colaboradoras abordan un tópico de especial interés primatológico: el uso de herramientas en monos capuchinos (género *Sapajus*) del Brasil. Las autoras evalúan cómo factores sociales, cognitivos y ecológicos permiten entender el uso de herramientas en este grupo. En este sentido, hallan que este no parece estar determinado por condiciones ecológicas particulares sino por aspectos cognitivos.

En su investigación al noreste del Brasil, Gustavo André Fernandes Silveira y Carla Soaraia Soares de Castro encuentran que los titíes (*Callithrix jacchus*) presentan una dieta basada principalmente de exudados. Los autores indican que no existió variación particular en la dieta entre diferentes períodos estacionales y que ello nos permite comprender la ocupación

de esta especie en varios tipos de bosque como la caatinga. Al sur del Brasil, Helissandra Prates y Júlio César Bicca-Marques plantean que a pesar de lo limitado del espacio donde realizan su estudio (0,7 hectáreas), los monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) son conservadores en algunos aspectos de su comportamiento, como el rango del uso del espacio diario. Los monos aulladores logran lidiar con lo limitado del espacio, sin presentar un comportamiento de movimiento anormal. Las investigaciones provenientes del Brasil cierran con una contribución de Christini Barbosa Caselli y sus colaboradores quienes presentan una revisión novedosa sobre la comunicación en primates neotropicales. Para ello, contrastan más de medio siglo de investigaciones sobre la vocalización de los platirrininos. Si bien la mayoría de los estudios son de carácter experimental, los autores indican cómo abordar nuevos trabajos de campo y sugieren someter a prueba nuevas líneas de investigación como la relación entre cognición y vocalización.

Otra nación con un auge en trabajos primatológicos es sin duda, Colombia, de donde hay cuatro capítulos. Diana Guzmán-Caro y colaboradores presentan una revisión de las actividades relacionadas a las investigaciones primatológicas en este país durante los últimos 50 años. Uno de los resultados más interesantes en este capítulo es que a pesar de la numerosa producción existe muy poca o ninguna información sobre las poblaciones de al menos $\frac{2}{3}$ de las especies presentes, y se desconoce el estado de las comunidades de primates de gran parte del territorio nacional. Se recomienda entonces reorientar los temas de investigación sobre nuevas regiones y especies «target» en el país que en muchos casos están en riesgo de extinción. Por su parte, Andrés Link y colaboradores presentan datos demográficos en una población de *Ateles hybridus* en el Magdalena Medio. Se presentan resultados de estudios poblacionales sobre tres grupos de monos arañas durante 7 años, que indican cambios frecuentes en su composición grupal, debido a la alta mortalidad de adultos y juveniles y a varios eventos de desintegración de los grupos sociales, sugiriendo que esta diná-

mica obedece a los pequeños fragmentos donde están confinados. Este capítulo arriba a la conclusión de la necesidad de aumentar las áreas protegidas y conectividad de bosques en el país, o al menos tratar de controlar los procesos acelerados de fragmentación de hábitat.

Dos estudios de caso sobre conservación de poblaciones de primates silvestres de Colombia están presentes en este libro. Por un lado, Xyomara Carretero-Pinzón evalúa en su capítulo los efectos de las variables de paisaje sobre la riqueza de primates en Colombia. De esta manera puede explorar de manera innovadora el efecto de la degradación del hábitat sobre los primates de Colombia, específicamente de los Llanos Orientales. Los resultados sugieren que las variables a considerar de importancia para explicar la riqueza de especies son variables a la escala del sitio, contexto del fragmento como tipo de matriz y presencia/ausencia de cercas vivas y paisaje. Las recomendaciones entonces para conservar especies son incrementar la conectividad y las áreas forestadas. Por otro lado, Angela Maldonado describe la situación de *Aotus* sp. en la frontera de Colombia y Perú, donde por muchos años fueron extraídos de la vida silvestre monos nocturnos para estudios de malaria. Como otras especies, que carecen de investigaciones en la región tanto *Aotus nancymaae* como *A. vociferans* están clasificados por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como «bajo riesgo-preocupación menor», abriendo dudas sobre la verdadera situación de estas especies no solo en el ámbito regional sino de poblaciones locales. En este caso se presentan datos de densidades poblacionales para ambas especies en 10 sitios distribuidos a lo largo de la frontera de Colombia y Perú. Los resultados indican una alta variabilidad poblacional y se sugiere la implementación de herramientas legales para controlar el uso de estas especies en estudios biomédicos.

Con Costa Rica comienza el *Tomo II (Costa Rica-Venezuela)*, nación biodiversa cuya primatofauna ha sido ampliamente estudiada. Aquí se presentan varias contribuciones de autores costarricenses. El grupo liderado por Misael Chinchilla-Carmona analiza aspectos morfo-

métricos, por un lado, de 75 monos carablanca (*Cebus imitator*) y 40 monos ardilla (*Saimiri oerstedii*) y, por otro, de 75 monos araña (*Ateles geoffroyi*), muchos capturados en su hábitat silvestre y otros de cautiverio, de hasta seis regiones geográficas de Costa Rica. Se analizó el peso, longitud del cuerpo, cola, pata delantera y la trasera derecha y los perímetros de cuello, pecho y cintura, para explorar diferencias entre poblaciones y entre ambientes silvestres y cautiverio. Estos datos sirven como base para explorar diferencias morfométricas debido a condiciones ambientales y fuentes de alimentación. Desde el suroriente de Costa Rica, Daniela Solano-Rojas evalúa la composición y estructura florística de las áreas de bosque secundario en los alrededores del Parque Nacional Corcovado en la península de Osa, para determinar su importancia para sostener poblaciones viables de *Saimiri oerstedii oerstedii*. Los estudios de vegetación estuvieron acompañados de encuestas para explorar presencia/ausencia de monos ardilla. Donde se identificó la presencia del mismo, se realizaron pesquisas intensivas de vegetación. Los resultados sugieren que es importante conservar los bosques secundarios y su conectividad fuera de áreas protegidas, patrón que se observa en otros lugares de América Latina y para otras especies de primates neotropicales.

Desde Cuba, Yanelys Morera y su grupo de colaboradores, reportan la aplicación de la CIGB-247, una vacuna con efectos anti-tumorales y anti-metastásicos en *Cercopithecus aethiops sabaues* en la evaluación de la seguridad e inmunogenicidad del CIGB-247. Estas investigaciones demostraron 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. Este es un primer paso antes de llevar la vacuna a humanos, y evidencia la utilidad de los primates no humanos para el avance de las investigaciones biomédicas. Sin embargo, los autores llaman la atención a la continuidad y evaluación exhaustiva en el uso de primates no humanos como modelos biomédicos.

En el Ecuador, las investigaciones primatólogicas están en aumento por una activa comu-

nidad interesada en investigación de primates; muestra de ello son las contribuciones en este volumen. Luis Albuja y colaboradores realizan una investigación sobre el capuchino ecuatoriano, *Cebus aequatorialis aequatorialis*, una subespecie poco estudiada. Aunque algunos autores lo consideran una especie distinta a las otras formas de *C. albifrons*, no existen datos suficientes para definir su situación taxonómica. Aquí los autores integran información morfológica, ecológica y poblacional publicada para este taxón y la complementan y analizan con información inédita obtenida para esta especie en la costa ecuatoriana como parte de distintos estudios. Encontraron que la mayoría de las áreas en donde existe este taxón son muy pequeñas y están aisladas. Asimismo, por primera vez reportan 30 especies de plantas que forman parte de la dieta de este primate y proporcionan evidencia morfológica que sugiere diferencias con la otra subespecie de capuchino que habita en Ecuador. Los autores concluyen que es necesario realizar investigaciones de campo que permitan determinar el estado actual de las poblaciones de *C. a. aequatorialis*, así como trabajos moleculares que ayuden a esclarecer la posición taxonómica de este primate. Además, Diego Tirira revisa a las cuatro especies pertenecientes a la familia Callitrichidae que están presentes en Ecuador, de los cuales aún se desconocen los límites de su distribución en este país. En este capítulo, el autor hace una revisión histórica de los registros que existen sobre estos cuatro primates, desde manuscritos coloniales, registros de colecciones científicas, y trabajos no publicados, hasta las publicaciones más actuales, con el fin de determinar los posibles límites de la distribución de estas especies. Los resultados muestran que todavía existe un gran vacío de información sobre los límites de distribución para todas las especies, pero particularmente para *Leontocebus lagotus*. Además, se evidencia la posible presencia de *Callimico* en Ecuador. El autor concluye que todavía es necesario realizar trabajo de campo y recolectas científicas en un número de localidades importantes para cada especie, para poder tener un buen entendimiento de los límites de distribución y rangos altitudina-

les para cada especie, así como realizar estudios que permitan determinar la identidad taxonómica de algunas poblaciones.

Desde las selvas de la costa ecuatoriana, Citlali Morelos-Juárez y colaboradores destacan que en Ecuador, el mono araña de cabeza negra es una especie considerada como altamente amenazada, principalmente como consecuencia de la gran pérdida de su hábitat y de sus necesidades ecológicas que requieren grandes extensiones de bosque para desplazarse y alimentarse. En este trabajo, los autores hacen una revisión sobre pesquisas recientes que permite integrar la información existente sobre la distribución actual de esta especie, su dieta y el conflicto con la explotación maderera y otras amenazas dentro de su rango de distribución. Reportan que muchos de los avistamientos han ocurrido en sitios no protegidos y comentan que en algunos sitios en los que se encontraba la especie es posible que ya esté localmente extinta. Además, aproximadamente la mitad de especies de árboles que son parte de la dieta del mono araña también es extraída como fuente de madera, por lo que hay un fuerte conflicto para asegurar la supervivencia de esta especie en áreas de explotación maderera. Los autores concluyen que es necesario proponer estrategias de conservación que incluyan la participación de comunidades locales para asegurar la persistencia de la especie a largo plazo. Finalmente, Stella de la Torre y colaboradores indican que el leoncillo es un primate que presenta una alta especialización en su hábitat, dieta y sistema de reproducción. Sin embargo, pocos son los estudios que proveen información ecológica y conductual de múltiples grupos y a largo plazo para esta especie. Los autores presentan información, basada en observaciones de 34 grupos en 11 poblaciones de leoncillos en Ecuador, sobre dieta y sobre nacimientos y supervivencia de infantes hasta el cuarto mes de vida. Veinte especies de árboles se registraron como fuentes de exudados consumidos por los leoncillos, pero estas variaron en los distintos sitios de estudio. También registraron consumo de presas animales incluyendo tanto insectos como pequeños reptiles y anfibios; este consumo ocurrió con más frecuencia por la mañana. Se repor-

tan dos picos de nacimientos durante el año y una mortalidad de aproximadamente el 50 % de los infantes. Los autores concluyen que es posible que la especificidad de la dieta, así como la baja tasa de supervivencia de los infantes pueden ser factores responsables de las bajas densidades de leoncillos observadas en estado silvestre.

En el único trabajo presentado para El Salvador, Karenina Morales-Hernández identifica potenciales árboles que pueden producir recursos alimenticios para el mono araña (*Ateles geoffroyi*) de este país mesoamericano. La autora encuentra que principalmente las moráceas tienden a ser fundamentales para esta especie. También en Mesoamérica, en Guatemala, Gabriela Ponce-Santizo y Ellen Andresen revisan la literatura sobre la interacción tripartita entre dos grandes primates neotropicales (*Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*), las semillas dispersadas por ellos y los escarabajos. Esta relación es compleja, y la probabilidad de dispersión secundaria y el impacto en el destino de la semilla depende de varios factores, entre ellos el patrón de deposición de heces, que es bastante diferente entre estas dos especies, lo que requiere estudios más detallados. En esta nación, así como en el resto de Latinoamérica, el conocimiento de los patrones de distribución de los primates es importante en paisajes fragmentados, particularmente en aquellos con amenazas adicionales. En este contexto, Marleny Rosales-Meda y María Susana Hermes encontraron que la distribución de *Alouatta pigra* en la Ecorregión Lachuá en Guatemala es más amplia que la de *Ateles geoffroyi vellerosus*, siendo esta última en un rango más circunscrito de hábitats, y así más sensible a alteraciones de hábitat. Sin embargo, las autoras argumentan que ambas especies pueden sufrir con la expansión de los mega proyectos en la región, siendo que las poblaciones de monos aulladores ya han sufrido con la expansión del monocultivo de palma africana.

Desde la Guyana Francesa, Benoit de Thoisy nos indica que ese territorio cuenta con grandes extensiones de bosque amazónico que alberga una gran diversidad de mamíferos, incluyendo siete especies de primates. Sin embargo, a pesar de tener excelentes políticas de con-

servación y manejo de bosques, los primates se ven altamente amenazados por la cacería, la cual está pobremente regulada. En este capítulo, de Thoisy evalúa el efecto de actividades humanas en la abundancia de los primates, así como los niveles de cacería de primates, comparando estos últimos a estimaciones teóricas del número de primates que pueden ser cazados de manera sustentable. El autor reporta que existe un efecto importante de actividades humanas en la abundancia de primates y que los primates están sobreexplotados por cacería en la Guayana Francesa, concluyendo con un llamado a una urgente necesidad de regular la cacería para lograr la preservación a largo plazo de los primates.

Un país con gran tradición de investigaciones primatológicas es México. Desde esta nación, Francisca Vidal-García y Juan Carlos Serio-Silva plantean la relevancia de sensibilizar e involucrar las comunidades locales: estos son los aspectos que ambos autores consideran los más importantes para la conservación de los monos aulladores negros (*Alouatta pigra*). En su capítulo, ellos describen cómo abordaron el tema en el municipio de Balancán en el estado de Tabasco, mediante la inclusión de un programa de educación ambiental en sus proyectos de investigación, involucrando a la población local en el programa de conservación, alineándolo con las necesidades de la población para sensibilizarla mediante actividades culturales, artísticas y educativas. Defienden que esa participación y empoderamiento de las comunidades locales son cruciales para el éxito de la conservación, no solo de los monos aulladores negros, sino de los primates en general.

También desde México, Pedro Américo D. Dias y colaboradores buscan responder a la pregunta de por qué algunas especies animales tienen proporciones sexuales sesgadas al nacer, desde una perspectiva proximal para los monos aulladores negros (*Alouatta pigra*). Ellos descubrieron que la probabilidad de producir un macho fue mayor para las hembras que no estaban lactando alrededor de la concepción, pero hubo posibles variables intervinientes, particularmente el sexo del infante anterior y sus posibilidades de supervivencia. Por lo tanto, defienden

la necesidad de más investigaciones fisiológicas para desentrañar los mecanismos detrás de las estrategias de determinación de sexo en monos aulladores negros, para que se pueda abordar la cuestión desde una perspectiva última.

Desde el sur mexicano, Gabriel Ramos-Fernández y colaboradores realizan un trabajo en uno de los pocos sitios de investigaciones primatológicas del neotrópico que puede enorgullecerse de mantener estudios a largo plazo, ese sitio es Punta Laguna. En este capítulo, Ramos-Fernández y colaboradores revisan 20 años de investigación sobre los monos araña (*Ateles geoffroyi*) principalmente con respecto de su dinámica de fisión-fusión. También comparan algunos aspectos que ayudan a explicar el éxito del proyecto, en particular el papel clave de la colaboración entre los investigadores y entre ellos y la población local, y su impacto positivo en la conservación del mono araña. Finalmente, desde México, pero en una investigación realizada en Madrid (España), Celina Anaya-Huertas evalúa los comportamientos de coerción sexual, comunes en las especies que forman harenes uni-macho/multi-hembras, que no se han tenido mucho en cuenta en el contexto de la selección sexual. La autora encontró que el comportamiento de pastoreo de los babuinos hamadriades machos (*Papio hamadryas*) puede ser considerado como una estrategia para aumentar y monopolizar su acceso a las hembras. Por lo tanto, se puede interpretar como un comportamiento de coerción sexual, y la autora defiende su uso como un modelo para estudiar la evolución de tales comportamientos.

En Mesoamérica, particularmente en Nicaragua, Kimberly Williams-Guillén y Stephanie Spehar exploran el comportamiento de *Ateles geoffroyi* en uno de los pocos lugares donde se encuentran poblaciones fuera de áreas protegidas en Nicaragua. En este caso reportan resultados de dos grupos de monos araña en bosques secundarios. Destacan que estos animales se alimentaron de frutos, en su mayoría de epífitas y especies pioneras características de boques perturbados, indicando que pueden adaptar su dieta frente a cambios moderados del paisaje. Resta explorar si la fragmentación del hábi-

ta compromete la dispersión u otras variables asociadas a la supervivencia de estos animales. Además, en un capítulo desde Panamá, Ariel Rodríguez-Vargas presenta un análisis de viabilidad en conexiones de fragmentos boscosos con el fin de conservar al mono ardilla mesoamericano (*Saimiri oerstedii*).

En Paraguay, José Cartes y colaboradores estudian la distribución de los primates de este país del cono sur, las principales amenazas y el estado de conservación son las informaciones más básicas para proveer una base científica sólida a las estrategias de conservación y manejo. En este capítulo, los autores nos brindan esta información para el Paraguay, aplicando un estimador de máxima verosimilitud para modelar las distribuciones de las especies a partir de los registros disponibles. Concluyen que las principales amenazas que afectan a las poblaciones de primates en este país son la pérdida/fragmentación del hábitat, la caza y las epidemias emergentes, pero la información necesita ser ampliada.

Perú es una nación reconocida por su gran diversidad de primates. Desde su amazonía, Pedro Pérez-Peña y colaboradores estimaron la densidad de 22 especies de primates en la región de Loreto. Los autores realizaron censos en transectos lineales en áreas que diferían en el grado de alteración antropogénica. Concluyen que las densidades de primates grandes y medianos son menores en áreas que están cerca a centros poblados y que están más afectadas por cacería y tala selectiva. Por su parte, Vanessa Luna-Celino y Pablo Stevenson presentan los resultados del estudio de un grupo silvestre *Lagothrix lagotricha* en el Perú; describen la dieta, el comportamiento de alimentación y el papel de estos animales como dispersores de semillas, y comparan sus resultados con los de estudios realizados en otros países. Para finalizar en esta nación, Raúl Bello y colaboradores analizan la efectividad de los métodos de monitoreo utilizados en cuatro eventos de reintroducción de *Ateles chamek*. Evalúan el tiempo de seguimiento de los grupos, la calidad de la información obtenida sobre el comportamiento de los individuos y la capacidad de determinar la condición

de cada uno de los individuos. Concluyen que para que un monitoreo sea efectivo, es necesario contar con personal capacitado en número suficiente, con equipos de telemetría y con una metodología claramente definida.

Para Puerto Rico, Janis González-Martínez escribe sobre el estatus de las especies introducidas en la isla. En su capítulo, la autora revisa la historia de las colonias de primates en Puerto Rico, y cómo escapes accidentales condujeron a la formación de poblaciones salvajes de monos *Rhesus* y monos patas en la isla. Estas poblaciones crecieron y la autora presenta una visión crítica de las actividades realizadas para su control.

En el Uruguay, Sylvia Corte analiza los cambios temporales en las interacciones madre-cría en una colonia de babuinos (*Papio hamadryas hamadryas*) en cautiverio. Este análisis evidencia que existen diferencias individuales que permiten clasificar a las madres en distintas categorías de acuerdo al tipo de interacciones que mantienen con sus crías. La autora propone que parte de esta plasticidad de comportamientos es el resultado de respuestas adaptativas de las madres ante distintas situaciones ambientales pero resalta que se requieren más investigaciones para entender mejor sus causas.

Las contribuciones del libro concluyen con las provenientes de Venezuela. En el capítulo de Natalia Ceballos-Mago se presentan datos de la historia natural del mono capuchino de la isla de Margarita (*Sapajus apella margaritae*), en peligro de extinción. Los monos se localizan en su mayoría a elevaciones medias entre 300 y 500 m s. n. m., usan con mayor frecuencia los estratos boscosos bajos y medianos, incluyendo el uso del suelo, y consumen bases de hojas sobre todo de bromelias y palmas, frutas con algunas particularidades en el consumo de naranjas y cocos, médula de ramas, hojas, cactus y semillas. La autora defiende acciones urgentes relacionadas con el conflicto humano-primate, ya que se consideran plagas agrícolas; como el aumento de las áreas protegidas y la conexión del hábitat con corredores. En el segundo capítulo venezolano, Bernardo Urbani y Carlos Portillo-Quintero realizan una revisión exhaustiva sobre la situación de los primates en la Guaya-

na venezolana. Mediante el uso de sistemas de información geográfica basada en datos obtenidos de bibliografía y por los autores, hacen una evaluación del estatus de conservación de las 13 especies registradas para esta área. Si bien los resultados indican un buen estado de conservación tanto de los primates como de sus áreas de distribución, también llaman la atención con respecto al avance acelerado de actividades antrópicas en el área sin un correlato de control o conservación adecuado. Esto hace incierto el futuro de estas poblaciones de primates que aún necesitan ser estudiadas en profundidad.

Conocido el contenido de esta extensa obra primatológica latinoamericana, –según algunos colegas, quizás la más vasta obra primatológica publicada en la región–, primeramente deseamos agradecer a todos los autores. Sin sus excelentes contribuciones este libro no sería lo que es hoy. Para ellos, nuevamente: ¡muchas gracias! A la Sociedad Latinoamericana de Primatología (Slaprim), y en particular a los miembros del Consejo Directivo, –actual y saliente en 2017–, por el apoyo prestado a esta publicación, y por adoptarla como una de sus futuras plataformas institucionales. En un futuro, es nuestra esperanza como editores ver nacer *La Primatología en Latinoamérica 3* de la mano de la más joven y prometedora generación de primatólogos latinoamericanos. Igualmente, expresamos nuestra gratitud a Russell A. Mittermeier a quien le sugerimos nuestro deseo de continuar con el primer paso iniciado en 1989 editando este segundo número, y a lo que fue más que receptivo. Además, decimos *obligado* a Milton Thiago de Mello, presidente honorario de la Slaprim y el primatólogo más longevo del mundo (102 años de edad) al momento en que escribimos estas líneas, por apor-

tar tan cándida presentación a esta obra. Por su parte, debemos expresar nuestras más sinceras palabras de gratitud al Consejo Directivo del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), especialmente a su director Eloy Sira Galíndez, por apoyar decididamente la producción de este libro. Igualmente nuestro agradecimiento al equipo de Ediciones IVIC, ellas son Valentina Romero-Silva, María Teresa Curcio y especialmente Pamela Navarro por la impecable coordinación de esta publicación y a Pascual Estrada por su detallado trabajo de diagramación. Finalmente, queremos expresar nuestras más sinceras palabras de agradecimiento a todas aquellas personas en el campo, en colecciones y en recintos zoológicos y de laboratorio quienes apoyan los estudios primatológicos; sin ellos, contribuciones como esta no existirían. También expresamos lo propio a todos aquellos amigos y colegas quienes han aportado tanto a la primatología latinoamericana y partieron temprano físicamente, pero dejaron un legado infinito. Y ciertamente, a los monos que observamos en los bosques latinoamericanos, y que cada día nos comparten algo nuevo de sus vidas. Por ello, agradecemos a Federico Pardo por proporcionar la fotografía de portada del primer tomo, la de único ejemplar albino del mono araña pardo. Esta especie (*Ateles hybridus*) y el mono capuchino amarillo (*Sapajus flavius*), –en la portada del segundo tomo–, representan el epítome de los primates neotropicales en grave peligro de extinción y a su vez un llamado para que actuemos en su conservación. Finalmente, esperamos que el amable lector encuentre en estas páginas material no para emular, sino para indagar y realizar novedosas investigaciones primatológicas en Latinoamérica.

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

Origen e historia evolutiva de los primates platirrinos: nuevas evidencias

Marcelo F. Tejedor^{1,2*} y Nelson M. Novo^{1,3}

¹Instituto Patagónico de Geología y Paleontología, CENPAT- CONICET. Boulevard Brown 2915, (9120) Puerto Madryn, Provincia de Chubut, Argentina.

²Facultad de Ciencias Naturales, Sede Trelew. Universidad Nacional de la Patagonia «San Juan Bosco». Trelew, Provincia de Chubut, Argentina.

³Facultad de Ciencias Naturales, Sede Puerto Madryn. Universidad Nacional de la Patagonia «San Juan Bosco». Puerto Madryn, Provincia de Chubut, Argentina.

*tejedor@cenpat-conicet.gob.ar

Resumen

Los platirrinos conforman hoy un diverso grupo de mamíferos de la actual región neotropical, pero su historia evolutiva es más compleja e incluye ambientes del pasado que hoy se encuentran como parte de otra región biogeográfica. El registro fósil está representado por una considerable diversidad de géneros. Los más antiguos proceden del Eoceno ¿tardío? de Perú, seguido por los restos de Bolivia, con unos 26 Ma, y luego continúan los registros patagónicos y chilenos, entre 20 y 15 Ma, seguido por diversas formas del Mioceno inferior y medio hasta tiempos recientes, en áreas tan distantes como Panamá, Colombia, Brasil, Perú y las Antillas Mayores. Esto constituye un total de 33 géneros para Sudamérica y el Caribe. Considerando la variabilidad morfológica de los clados actuales y extintos, varios aspectos de sus relaciones filogenéticas continúan sin resolver. El mayor problema recae en tratar de integrar geográficamente distintos grupos para comprobar si son parte de una misma radiación adaptativa.

Abstract

Origin and evolutionary history of the platyrrhine primates: New evidences

The platyrrhine primates are part of a diverse group of mammals currently from the Neotropical region, although their evolutionary history is specially complex and the fossils from Patagonia correspond to a different biogeographic region. The fossil record is represented by a remarkable amount of genera, being the oldest from the late? Eocene of Peru, followed by the Bolivian records of 26 Ma. The Patagonian and Chilean forms are recorded between 20 and 15 Ma, and a diversity of forms from early to middle Miocene through Recent in Panama, Colombia, Brazil, Peru and the Greater Antilles. A total of 31 genera were recovered for South America and the Caribbean. Considering the morphological variation of the living and extinct clades, several aspects of their phylogenetic relationships remain uncertain. Currently, the major problem relies in trying to integrate geographically and geochronologically distant groups to test if they are part of a single adaptive radiation originating the living forms of platyrrhines.

Palabras clave Key words

Filogenia, fósiles, neotrópico, platyrrhini.
Fossils, Neotropics, platyrrhini, phylogeny.

INTRODUCCIÓN

Los primates del parvorden Platyrrhini, comúnmente denominados Monos del Nuevo Mundo, conforman un diverso grupo de mamíferos de la actual región neotropical, con una distribución amplia desde el sur de México hasta el norte de Argentina, incluyendo adaptaciones acordes con la amplia variedad de ambientes y recursos en distintos ecosistemas neotropicales. Pero la historia evolutiva de los platirrininos es más compleja e incluye ambientes del pasado que hoy se encuentran como parte de otra región biogeográfica, e incluso otro reino. Se trata específicamente de los primates de la Patagonia, que habitaron lo que hoy se reconoce como región andina (subregión Patagónica) del Reino Austral, en tanto los platirrininos vivos sólo se distribuyen dentro de la mencionada región neotropical, que constituye parte del Reino Holotropical (Morrone 2006 y referencias allí citadas).

Con la finalidad de esclarecer las relaciones filogenéticas de las formas extintas con los grupos actuales, es oportuno mencionar que los avances en los estudios morfológicos y moleculares han permitido arribar a un consenso en torno a la taxonomía de los platirrininos. Hoy se consideran 3 familias de representantes vivos, Atelidae, Pitheciidae y Cebidae, con un consenso mayoritario, salvo la posición del género *Aotus*, que aún genera controversias (Schneider & Rosenberger 1996; Schneider 2000; Rosenberger & Tejedor 2013). De tal manera, al considerar las relaciones de las formas extintas en el registro fósil, se parte de la posibilidad de que puedan pertenecer a los clados actuales y sus formas ancestrales, vale decir al *crown* Platyrrhini.

El registro fósil de los platirrininos está representado por una considerable diversidad de géneros, aunque en términos generales la cantidad de especímenes recuperados es escasa en comparación con los restantes grupos de mamíferos extintos. Los registros más antiguos se han reportado recientemente, y proceden del Eoceno, probablemente tardío, del Amazonas peruano (Bond *et al.* 2015), seguido por los históricamente antiguos restos de Salla, Bolivia, con unos 26 Ma (millones de años); luego continúan el reciente registro proveniente de Panamá, los registros patagónicos y chilenos, entre 20 y 15 Ma, aproximadamente, seguidos por diversas formas del Mioceno inferior y medio hasta tiempos recientes, en áreas tan distantes como Colombia, Brasil, Perú y las

Antillas Mayores. Esto constituye un total de al menos 31 géneros extintos para Sudamérica y el Caribe, además de dos especies extintas de los géneros vivos *Alouatta* y *Aotus* (Tabla 1). La mayor diversidad de formas extintas se halla en el Mioceno medio de La Venta, Colombia, con once géneros descritos; en tanto, la Patagonia argentina conserva el segundo registro más diverso, con 8 géneros. Los patrones morfológicos que muestran todos estos géneros son variados, aunque varias de las formas de Colombia podrían anteceder a los grupos modernos. Esto contrasta con las particularidades de los géneros patagónicos y de Chile, que exhiben algunos aspectos más primitivos. Y como corolario de las dificultades al relacionar filogenéticamente a los platirrininos extintos, surgen las formas inusuales y endémicas del Caribe.

Ha sido mencionado que los primates platirrininos son inmigrantes de origen africano, la hipótesis más sostenida por los especialistas. Recientes evidencias procedentes del Eoceno de Perú, dan cuenta de una similitud morfológica sorprendente entre el nuevo género descrito, *Perupithecus*, y una contraparte africana también del Eoceno, *Talahpithecus*, reforzando así la idea de un origen africano (Bond *et al.* 2015).

Para el presente capítulo se ofrecerá una síntesis de los avances en torno al origen y evolución de este grupo de primates, incluyendo las implicancias paleobiogeográficas de su distribución en el pasado.

El registro fósil de los platirrininos

Perú y Bolivia, los más antiguos registrados

Ha sido reportado recientemente el hallazgo de cuatro dientes aislados de primates procedentes de la localidad de Santa Rosa, en la región amazónica de Perú (Bond *et al.* 2015). Santa Rosa ha sido descrita con detalles geológicos y paleontológicos como portadora de una fauna de mamíferos distintiva asignable al Eoceno, probablemente tardío, con una relativa diversidad de grupos tales como los marsupiales y roedores (Campbell 2004). Recientes hallazgos de roedores caviomorfos en Contamana, Perú, datados en ~41 Ma (Antoine *et al.* 2011), abrió la posibilidad de una antigüedad similar para los roedores de Santa Rosa (Bond *et al.* 2015), y

Tabla 1. Cronología, geografía y taxonomía de los primates fósiles Platyrrhini.

Edad (MA)	Época	SALMA	Sitios con registro de primates	Taxones fósiles
0				
~3850a	Holoceno		Cuevas: de Berna - La jeringa - Padre Nuestro, Republica Dominicana	<i>Antillothrix</i>
0,011Ma			Bahía de Jackson, Jamaica-Trouing Jérémie, Haití	<i>Xenothrix-Insulacebus</i>
			Lagoa Santa - Toca da Boa Vista - Gruta dos Brejoes, Brasil	<i>Protopithecus-Caipora</i> <i>Cartelle-Alouatta</i>
			Cueva del Mono Fósil, Cuba	<i>Paralouatta varonai</i>
2,6Ma	Pleistoceno			
5,3Ma	Plioceno	Chapadmalense		
		Huayqueriense	Río Acre, Brasil	<i>Solimoea-Acrecebus</i>
~12,5		Laventense	La Venta, Colombia	<i>Stirtonia-Neosaimiri Cebupithecia-</i> <i>Aotus Mohanamico-Micodon</i> <i>Lagonimico-Patasola Laventiana-</i> <i>Nuciruptor Miocallicebus</i>
~14		Colloncureense	Cañadón del Tordillo, Neuquén, Argentina	<i>Proteropithecia</i>
~16,4Ma	Mioceno	Friasense?	Alto Río Cisnes, Chile	<i>primate indet.</i>
			Fm. Santa Cruz, Argentina	<i>Homunculus-Killikaike</i>
~17Ma		Santacruzense	Fm. Pinturas, Argentina	<i>Soriacebus-Carlocebus</i>
			Domo de Zaza, Cuba	<i>Paralouatta marianae</i>
			Fm. Cerro Bandera, Argentina	<i>primate indet.</i>
		Colhuehuapense		
			Sacanana-Gaiman-Gran Barranca, Argentina	<i>Tremacebus</i> <i>Dolichocebus</i> <i>Mazzonicebus</i>
~20Ma			Río Las Leñas, Fm. Abanico, Chile	<i>Chilecebus</i>
			Fm. Las Cascadas, Panamá	<i>Panamacebus</i>
~26Ma	Oligoceno	Deseadense	Salla, Bolivia	<i>Branisella-Szalatavus</i>
			Fm. Chambira, Perú	<i>Canaanimico</i>
			Cuenca Madre de Dios (MD-61), Perú	<i>primate indet.</i>
~40Ma	Eoceno		Santa Rosa, Perú	<i>Perupithecus</i>

dejó abierta la posibilidad de que los platirrininos también estuvieran presentes en Sudamérica para esos tiempos. Es sabido que caviomorfos y platirrininos son grupos inmigrantes y se ha postulado para ambos un origen africano, con lo cual estaban dadas las oportunidades para arribar a Sudamérica por medios pasivos cruzando el Océano Atlántico (Bond *et al.* 2015). Aunque se contemplaba la expectativa de hallazgo, el registro de primates en Santa Rosa ha sido muy relevante. Se trata de una nueva especie, *Perupithecus ucayaliensis* (Figura 1a), representado por un molar superior aislado, más dos molares superiores adicionales de un taxón diferente, cuya identidad aún resta resolver debido a que no conservaron su porción labial, y un cuarto espécimen, un molar inferior bien preservado pero con características primitivas y peculiares que no permiten atribuirlo fácilmente a *Perupithecus* (Bond *et al.* 2015). La información

más destacable es que el molar de *Perupithecus* es morfológicamente cercano a *Talahpithicus parvus* (Figura 1b), del Eoceno tardío de Libia (Jaeger *et al.* 2010), un antropoideo del norte africano que forma parte de una importante radiación afro-arábica (Seiffert 2012) dentro de la que se pretende descubrir el origen de varios clados posteriores de antropoideos, entre ellos catarrinos y platirrininos. *Talahpithicus* es prácticamente indistinguible de *Perupithecus*, y de hecho el análisis filogenético realizado en Bond *et al.* (2015) indica que son taxones hermanos *stem* Platyrrhini. La morfología de ambos es inusualmente primitiva en comparación con cualquier platirrinino actual o extinto, aunque en términos generales se aproxima al patrón subtriangular de los molares superiores de los Callitrichinae, con un hipocono sumamente reducido o ausente, y cúspides que no son amplias basalmente. En tanto, el molar inferior, un m3, exhibe un

patrón más primitivo aún, con presencia de paracónido y con gran altura de protocónido y metacónido, sumado al hipoconúlido presente, cúspide que en la gran mayoría de los platirrininos desaparece (a excepción de *Alouatta*). Para el caso del m3, el análisis filogenético sugiere una divergencia anterior incluso a algunos primates de Eoceno tardío del Fayum, Egipto, tales como *Proteopithecus* y *Catopithecus*, que forman parte del análisis.

El hallazgo de Santa Rosa expande el biocrón de los primates sudamericanos en unos 10 millones de años, aproximadamente, desde los registros de Salla, en Bolivia, con unos 26 Ma (Kay *et al.* 1998a). Allí se registraron las especies *Branisella boliviana* (Hoffstetter 1969; Takai *et al.* 2000; Kay *et al.* 2002) y *Szalatavus attricuspis* (Rosenberger *et al.* 1991a), ambas con una peculiar morfología que se acerca a un patrón calitriquino, ya que los molares superiores son subtriangulares y con hipocono reducido o ausente, en tanto los p2 tienen una semejanza también a calitriquinos (Takai *et al.* 2000). Ha sido discutida la validez de *Szalatavus*, de modo que algunos autores lo consideran sinónimo de *Branisella* (Takai *et al.* 2000); no obstante, es necesario realizar estudios adicionales, ya que existe una variabilidad que podría indicar una mayor diversidad (Rosenberger *et al.* 1991a).

Patagonia y Chile

Una de las regiones que tradicionalmente ha sido reconocida por el hallazgo de primates fósiles desde los tiempos de los hermanos Ameghino, es la Patagonia argentina, donde se halló el segundo taxón en Sudamérica luego de *Protopithecus brasiliensis* por Lund (1840), en Brasil. Se trata de *Homunculus patagonicus* (Ameghino 1891) (Figura 2b), uno de los platirrininos fósiles mejor representados, incluyendo varios especímenes (Tauber 1991; Tejedor 2000; Tejedor & Rosenberger 2008; Kay *et al.* 2012). El material fue recolectado al sudeste de la provincia de Santa Cruz,

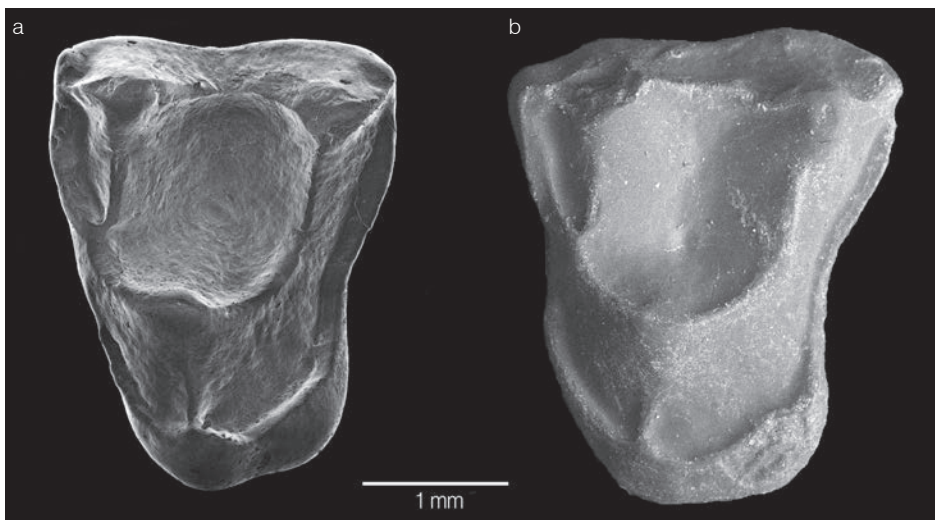


Figura 1. a) *Perupithecus ucayaliensis*, holotipo; Eoceno ú tardío? de Santa Rosa, Perú. b) *Talahpithecus parvus*, holotipo; Eoceno tardío de Dur At-Talah, Libia. Comparación entre el registro más antiguo sudamericano con el taxón relacionado filogenéticamente, procedente del norte africano. (Cortesía de Kenneth Campbell, Jr.).

en sedimentos de Formación Santa Cruz datados en 16,5 Ma (Mioceno temprano-tardío, Fleagle *et al.* 1995; Tejedor *et al.* 2006). *Homunculus* comparte similitudes con el actual *Callicebus* y el extinto *Carlocebus* de la Formación Pinturas (ver más abajo), especialmente en el aspecto bunodonte de los molares. Sin embargo, exhibe una morfología mandibular similar a la de *Aotus* (Tejedor 2000; Tejedor & Rosenberger 2008), reforzando así la posibilidad de que, por ende, *Aotus* se relacione filogenéticamente con *Callicebus* como parte de los Pitheciidae.

Los primates más antiguos en Patagonia, con aproximadamente 20 Ma (Mioceno temprano), se registran en la provincia de Chubut. *Tremacebus harringtoni* (Figura 3) procede de la localidad de Sacana, es un único espécimen craneal casi completo, sin mandíbula. Hershkovitz (1974) interpretó la presencia de una gran fisura infraorbital como una característica primitiva. Posteriormente, Rosenberger y Fleagle (1981) determinaron que era producto de fracturas post-mortem, y no habría sido mayor que la de *Aotus*. Esta característica, sumada a la delgadez del maxilar y el escaso desarrollo de los senos maxilares, han motivado a Rosenberger y Fleagle (1981) a relacionar a *Tremacebus* con el género actual *Aotus*. Una particularidad de *Tremacebus* es el considerable tamaño de las órbitas, de tamaño intermedio entre las de *Aotus* y *Callicebus*, pero mayor a cualquier otro platirrinino en proporción al tamaño del cráneo. Es importante destacar

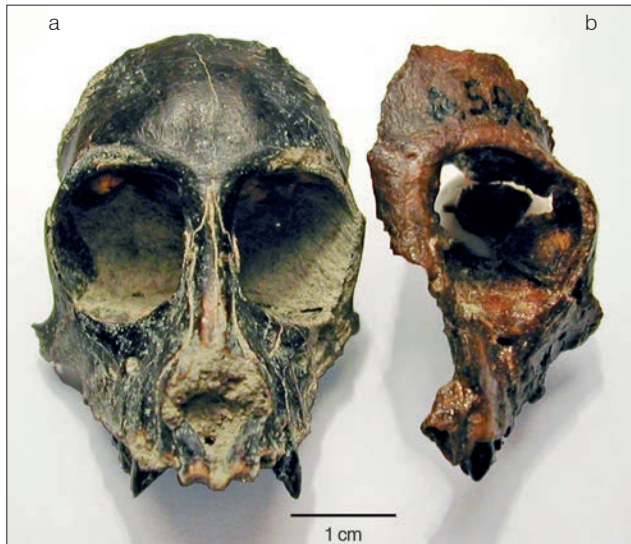


Figura 2. a) Holotipo de *Killikaike blakei*, del Mioceno inferior (16,5 Ma) de Santa Cruz. b) Cráneo parcial de *Homunculus patagonicus* del material recolectado por Carlos Ameghino a fines del S. XIX. Se pueden verificar diferencias morfológicas importantes en el rostro, tales como el tabique interorbitario estrecho en *Killikaike*, así como el frontal elevado y las órbitas más elongadas verticalmente.

que *Aotus* es el único género de platirrino en tener hábitos nocturnos o catemerales (Tattersall 1987; Fernández-Duque 2003). Kay *et al.* (2004) analizaron el volumen del bulbo olfatorio de *Tremacebus* comparándolo con varios géneros de platirrinos actuales, y concluyeron que era menor al de *Aotus* y que no habría tenido hábitos nocturnos, siendo considerado *stem* Platyrrhini (Kay *et al.* 2008; Kay 2013). Recientes análisis filogenéticos, por el contrario, ubican a *Tremacebus* dentro del grupo *crown* de los platirrinos, relacionado al actual *Aotus* (Novo 2015).

Dolichocebus gaimanensis fue también registrado en Chubut, cerca de Gaiman (Bordas 1942; Kraglievich 1951), y su holotipo es un cráneo edéntulo sin mandíbula, y varios dientes aislados recolectados posteriormente (Fleagle & Kay 1989; Kay *et al.* 2008). *Dolichocebus* fue vinculado al linaje de *Saimiri* (Rosenberger 1979; Rosenberger & Fleagle 1981; Tejedor 2000), especialmente por la elongación anteroposterior del neurocráneo (dolicocefalia), la forma de las órbitas y el septo interorbital estrecho. La región pterica exhibe el contacto entre el parietal y el cigomático, característica presente en los platirrinos. Los dientes aislados originalmente reportados por Fleagle y Kay (1989) fueron comparados con *Saimiri* y con los callitriquinos. Sin embargo, Kay *et al.* (2008) cambiaron el enfoque sug-



Figura 3. Holotipo de *Tremacebus harringtoni* en vista lateral derecha, procedente de la localidad de Sacanana, Chubut, con una antigüedad de unos 20 millones de años.

iriendo que *Dolichocebus* es parte de un grupo *stem* de los platirrinos.

El tercer género más antiguo de Patagonia, también de Chubut, es *Mazzonicebus almendrae*, registrado en los depósitos colhuehuapenses de Gran Barranca, al sur del lago Colhué Huapi (Kay 2010). Dientes aislados y algunos fragmentos mandibulares y maxilares son asignados a *Mazzonicebus*, con claras afinidades con el ligeramente más moderno *Soriacebus*, de la Formación Pinturas. En base a estas similitudes, Kay (2010) incluyó a ambos géneros en la subfamilia «Soriacebinae» dentro de una familia Homunculidae que integraría a todos los representantes patagónicos, a su juicio *stem* Platyrrhini. *Mazzonicebus* está caracterizado por una dentición similar a los pitecinos, especialmente por los incisivos procumbentes y un gran p2. Esta morfología se asemeja a *Soriacebus*, con la excepción de una mayor elongación de los molares inferiores y un más robusto y proyectado canino. Todos estos caracteres fueron discutidos por Rosenberger *et al.* (1990) y Tejedor (2005a,b) apoyando el status pitecino de *Soriacebus* y, por ende, posteriormente a *Mazzonicebus*.

Más recientemente, Kramarz *et al.* (2012) reportaron dos especímenes dentarios de primates provenientes de la Formación Cerro Bandera, provincia del Neuquén. El primer espécimen corresponde a un p4 de una sola raíz, similar a *Carlocebus carmenensis* y *Homunculus*. El otro espécimen corresponde a un canino inferior derecho. Posee forma triangular en la sección transversal, así como la corona evertida, ambos caracteres típicos de los Pitheciinae (Kramarz *et al.* 2012).

En sedimentos del Mioceno temprano-tardío de la Formación Pinturas (noroeste de la provincia de Santa Cruz), además de las dos especies de *Soriacebus*, se registraron dos especies del género *Carlocebus*, *C. carmenensis* y *C. intermedius* (Fleagle *et al.* 1987; Fleagle 1990; Novo & Fleagle 2015). *Carlocebus* se asemeja a *Homunculus* en varios aspectos de la morfología dentaria, aunque *C. carmenensis* es de mayor tamaño y con dentición más bunodonte. Junto con el actual *Callicebus*, *Carlocebus* y *Homunculus* podrían pertenecer a un mismo clado monofilético. Adicionalmente, y posiblemente perteneciente a este mismo grupo, está siendo descrito un nuevo género para Pinturas (Tejedor *et al.* 2012; Tejedor *et al.* en prep.).

Killikaike blakei es el género de primate no humano más austral descrito (Figura 2a), de la localidad de Killik Aike Norte, en la provincia de Santa Cruz (Mioceno temprano-tardío; Formación Santa Cruz), en la margen norte del río Gallegos (Tejedor *et al.* 2006). El material referido consta de un cráneo parcial en muy buen estado de conservación y un fragmento maxilar con M1-3. El cráneo muestra el tabique interorbitario estrecho y órbitas similares a *Dolichocebus* y al actual *Saimiri*; el frontal es elevado y convexo, sugiriendo un mayor desarrollo del encéfalo anterior, característico de los cebinos. Estimaciones del volumen del cerebro anterior lo acercan a *Saimiri*, uno de los platirrinos con mayor tamaño del cerebro anterior en relación al peso corporal (Tejedor *et al.* 2006), representando la más antigua evidencia de un incremento considerable del volumen cerebral en primates.

Finalmente, el registro más moderno de Patagonia es *Proteropithecía neuquenensis* (Mioceno medio; 15,7 Ma), de la localidad de Cañadón del Tordillo, en la provincia de Neuquén (Pardiñas 1991; Kay *et al.* 1998). Desde su descripción inicial, a partir de algunos pocos dientes aislados, *Proteropithecía* ha sido indudablemente reconocido como parte del *crown* Pitheciinae (Kay *et al.* 2008; Kay 2015). Los incisivos procumbentes están comprimidos lateralmente, al igual que en *Soriacebus*, *Mazzonicebus* y los primates de La Venta (ver abajo), *Cebupithecía* y *Nuciruptor*, aunque los molares inferiores muestran rasgos más avanzados y una morfología similar al patrón de los actuales pitecinos.

Platirrinos fósiles de Chile

Chilecebus carrascoensis ha sido registrado en sedimentos del Mioceno inferior de la Formación Abanico, a 100 km al sudeste de la ciudad de Santiago, Chile,

datado en unos 20 Ma. (Flynn *et al.* 1995; Sears *et al.* 2008). El único espécimen asignado a *Chilecebus* es un cráneo casi completo, sin mandíbula y preservando la dentición superior con proporciones inusuales, dado que los molares son proporcionalmente grandes comparados con el tamaño del cráneo y del paladar. Los elongados premolares exhiben un patrón cebino, en tanto los molares tienen un gran hipocono en un fuerte cingulo lingual.

Más al sur de Chile, casi al límite de la provincia de Chubut, Tejedor (2003) reportó un astrágalo de primate en Alto Río Cisnes, Aisén (Mioceno medio), con semejanzas sugeridas con astrágalos asignados a *Carlocebus*, de Formación Pinturas (Tejedor 2003). Recientemente se reportó otro hallazgo de primates provenientes de esta misma región, correspondiente a un fragmento mandibular con posibles afinidades con los cebinos, así como un premolar aislado (Bobe *et al.* 2015).

Los primates de La Venta, Colombia

El registro fósil de platirrinos extra-patagónicos más abundante y diverso procede de La Venta, en el valle del río Magdalena, departamento de Huila, Colombia. Los sedimentos portadores de primates son asignados al Mioceno medio (11,6 - 13,5 Ma; Flynn *et al.* 1997), y son en términos generales anatómicamente más avanzados que los de Patagonia, anticipando ciertos clados actuales; algunos ejemplos de formas modernas son *Neosaimiri fieldsi* y *Laventiana annexens*, claramente relacionados a *Saimiri*, el género *Stirtonia*, con dos especies estrechamente relacionadas a *Alouatta*, así como también *Cebupithecía sarmientoi* y *Nuciruptor rubricae* vinculados con los pitecinos (Stirton 1951; Hershkovitz 1970; Kay *et al.* 1987; Rosenberger *et al.* 1991b; Takai 1994; Meldrum & Kay 1997). Algunos autores, sin embargo, consideran a *Laventiana* como un posible sinónimo de *Neosaimiri* (Takai 1994; Meldrum & Kay 1997), debido a la variabilidad encontrada en torno a la fovea distal de los molares inferiores, característica típica de *Laventiana*, pero presente en algunos especímenes de *Neosaimiri* con desarrollo variable. Más allá de estas controversias taxonómicas, es claro que los cebinos ya estaban presentes en el Mioceno medio de La Venta, con una morfología casi indistinguible de *Saimiri*.

Cebupithecía está claramente relacionado a los actuales pitecinos, exhibe muchos de los rasgos caracter-

ísticos del actual *Pithecia*, como incisivos muy procumbentes y comprimidos lateralmente, caninos robustos, molares cuadrangulares con un bajo relieve oclusal. Comparado con los pitecinos de Patagonia, como *Soriacebus* y *Mazzonicebus*, *Cebupithecia* posee la sínfisis en forma de «U» en lugar de la forma en «V». Comparado con los pitecinos actuales, *Cebupithecia* no presenta diastema entre los caninos e incisivos inferiores, lo cual facilita el procesamiento del alimento durante la potente incisión (Rosenberger 1992). Otro pitecino de La Venta es *Nuciraptor*, de similitudes con *Cebupithecia* aunque con ciertos caracteres distintivos tales como los caninos más pequeños. Comparte con *Cebupithecia* el inusual rasgo de poseer el talónido estrecho de los premolares p3-4 inferiores, en contraposición a los premolares molariformes presentes en los pitecinos actuales. No obstante, su atribución dentro de los pitecinos no ha sido cuestionada (Meldrum & Kay 1997).

Stirtonia es un excelente ejemplo de morfología moderna entre los primates de La Venta. Este género tiene dos especies, *S. tatacoensis* (Stirton 1951; Hershkovitz 1970) y *S. victoriae* (Kay *et al.* 1987), ambas con notables semejanzas con los alouatinos actuales. Ambas especies están representados por restos mandibulares, maxilares y dentarios, y muestran similares patrones adaptativos de *Alouatta*, tales como las crestas cortantes en molares y premolares, cíngulo bucal bien desarrollado en los molares superiores y ancho talónido con trigónido más pequeños en los molares inferiores.

Miocallicebus villaviejai está representado solamente por un fragmento maxilar con M1-2 algo rotos y la raíz del M3 (Takai *et al.* 2001). En aspectos generales, el espécimen muestra semejanzas al actual *Callicebus* pero de mayor tamaño.

Mohanamico hershkovitzi (Luchterhand *et al.* 1986) ha sido objeto de debate durante muchos años desde la descripción de *Aotus dindensis* (Setoguchi & Rosenberger 1987). Meldrum y Kay (1997) sugirieron que *Mohanamico* y *A. dindensis* son sinónimos debido a la similitud en la morfología, tamaño y procedencia estratigráfica; sin embargo, nuevos especímenes reportados por Takai *et al.* (2009) refuerzan la entidad de *Aotus dindensis* como un taxón diferente relacionado al actual *Aotus*. Los premolares y molares de *A. dindensis* difieren de *Mohanamico* en la presencia del talónido proporcionalmente más largo que el trigónido, presentando *Mohanamico* un patrón semejante a los calitriquinos, con

un mejor desarrollo del trigónido y molares más elongados (Rosenberger *et al.* 1990).

Un taxón sorprendente es *Lagonimico conclucatus*, representado por un cráneo aplastado que conserva la mandíbula y la dentición; originalmente fue reportado como un tamarino gigante, debido principalmente a la morfología de sus molares superiores, de forma subtriangular, hipocono ausente, y premolares con concavidades en sus caras mesial y distal (Kay 1994). Posteriores comparaciones relacionan a *Lagonimico* con los pitecinos, principalmente por la morfología mandibular, que está profundizada posteriormente, similar a *Callicebus* (Rosenberger 2002).

Entre los principales candidatos a calitriquinos en La Venta, hallamos a *Patasola magdalenae*, descrito por Kay y Meldrum (1997) como un representante intermedio entre *Saimiri* y los calitriquinos. También el pobremente conocido *Micodon kyotensis* ha sido considerado un calitriquino de pequeño tamaño (Setoguchi & Rosenberger 1985), pero representado apenas por un molar superior, un incisivo y un premolar inferior.

Hallazgos adicionales en Perú y Panamá

Expediciones a la región de Atalaya, Cusco, Perú, han aportado un astrágalo de platirrino reportado como un cebino (Marivaux *et al.* 2012), y datado en 18-16 Ma (Mioceno temprano- tardío). También, recientemente se reportó el hallazgo de primates provenientes del este de Perú, en dos nuevas localidades del Mioceno temprano y Mioceno medio-tardío (Antoine *et al.* 2014). Adicionalmente, fue descrito el nuevo género *Canaanimico* para el área de Contamana, Formación Chambira, niveles datados en unos 26,5 Ma (Marivaux *et al.* 2016); este nuevo primate está representado por dos molares superiores y, según los autores, podría relacionarse con los géneros *Soriacebus* y *Mazzonicebus*, del Mioceno inferior patagónico. Juntamente con los primates de Santa Rosa, estos hallazgos incrementan el interés en el oeste del Amazonas como potenciales sitios de primitivos platirrinos.

Para Panamá se han reportado los primeros restos fósiles de platirrinos ya en Norteamérica, en la otra margen del canal de Panamá. Con unos 21 Ma de antigüedad, correlacionados aproximadamente con los más antiguos primates fósiles patagónicos del Mioceno inferior, el nuevo género *Panamacebus* se nominó basado en algunos dientes aislados, de los cuales los molares se ase-

mejan a representantes de los Cebidae, incluidos los actuales *Cebus* y *Saimiri* (Bloch *et al.* 2016).

Caribe y el Cenozoico tardío de América del Sur

Incluso cuando no hay registros de primates actuales nativos hoy en día en el Caribe, hay un destacado registro de inusuales monos que vivieron al menos desde el Mioceno temprano con el registro de un astrágalo de *Paralouatta marianae*, morfológicamente relacionado a *Saimiri* (MacPhee *et al.* 2003). Sin embargo, el mayor registro proviene del Pleistoceno de Cuba, Haití, República Dominicana y Jamaica. Estos primates exhiben una morfología particular, que es posiblemente debido a una evolución en aislamiento durante un largo periodo de tiempo, después de que la conexión de la masa terrestre GAARlandia (Iturralde-Vinet & MacPhee 1999), fue interrumpida en el Oligoceno temprano, perdiendo así el contacto entre las Antillas Mayores y el norte de América del Sur.

Xenothrix mcgregori fue registrado en el Pleistoceno de Jamaica (Williams & Koopman 1952; Rosenberger 1977; MacPhee & Horovitz 2004), y está representado por varios especímenes dentarios, fragmentos mandibulares y maxilares con una distintiva morfología incluyendo, entre otros rasgos, molares de muy baja corona y cúspides redondeadas y ausencia del tercer molar. Ha sido relacionado con los pitecinos (Rosenberger 2002), y con *Callicebus* (MacPhee & Horovitz 2004), aunque los debates en cuanto a su posición filogenética continúan vigentes. Otro primate caribeño es *Antillothrix bernensis*, proveniente de República Dominicana, originalmente reportado como *Saimiri bernensis* por Rímoli (1977), debido a sus similitudes con el actual *Saimiri*, aunque posteriormente se lo consideró un género diferente (MacPhee *et al.* 1995). Especímenes de *Antillothrix* fueron recientemente descritos para una cueva recientemente datada para el Pleistoceno de República Dominicana, incluyendo dos cráneos y material postcranial (Kay *et al.* 2011; Rosenberger *et al.* 2011); con 1,3 Ma. constituye el registro más antiguo de la isla (Rosenberger *et al.* 2015).

Un nuevo género fue reportado para el Cuaternario tardío de Haití, *Insulacebus toussaintiana* (Cooke *et al.* 2011), cuya dentición muestra ciertos rasgos que parecen comparables con los extintos primates patagónicos. Los autores sugieren una relación entre *Insulacebus* y *Xenothrix*, así como también una posible conexión filogené-

tica con *Callicebus*, como fuera sugerida para *Xenothrix* por MacPhee y Horovitz (2004).

Paralouatta varonai se nominó con base en un cráneo procedente de sedimentos pleistocénicos de una cueva de Pinar del Río, Cuba, y considerado cercanamente relacionado a *Alouatta* (Rivero & Arredondo 1991). Posteriores restos registrados, incluyendo dientes aislados y una mandíbula (Horovitz & MacPhee 1999), fueron relacionados como un clado monofilético junto con *Callicebus* y *Xenothrix*. En un reciente trabajo, Rosenberger *et al.* (2015) incluyen a *Paralouatta* en el mismo clado junto con *Protopithecus*, *Cartelles*, *Alouatta*, *Stirtonia* y, posiblemente, *Solimoea*, reforzando el status alouatino de *Paralouatta*.

Otros primates reportados para Sudamérica son los escasos restos de la región de Acre, al oeste del Amazonas brasileño. La Formación Solimoes pertenece al Mioceno tardío, aproximadamente 7-9 Ma., y contiene al menos tres especies de platirrininos representados por escasos dientes aislados. Un molar inferior tentativamente asignado a *Stirtonia*, el alouatino presente en el Mioceno medio de La Venta; una segunda especie representada por un molar y un fragmento maxilar con P3-4, *Solimoea acrensis* (Kay & Cozzuol 2006), que los autores lo relacionaron con los actuales atelinos; y una tercera especie, *Acrecebus fraileyi*, representada por un molar superior (Kay & Cozzuol 2006), relacionada a los cebinos del linaje de *Cebus*, aunque con un tamaño considerablemente mayor.

En sitios más modernos de Brasil, en Bahía y Minas Gerais, fueron registradas especies posiblemente del Pleistoceno tardío. *Protopithecus brasiliensis* (Lund 1840; Hartwig & Cartelle 1996; Rosenberger *et al.* 2015) y *Caipora bambuorum* (Cartelle & Hartwig 1996) fueron descritos como atélidos gigantes y están representados por esqueletos parciales indudablemente atribuibles a este clado. Un esqueleto parcial procedente de una cueva de Bahía, inicialmente a *Protopithecus*, es ahora reconocido como el nuevo género *Cartelles* (Halenar & Rosenberger 2013), ya que no concuerda con los restos postcraneales de *Protopithecus* hallados por Lund en Lagoa Santa, Minas Gerais. *Caipora* es un atelino cercano a *Ateles*, mientras que *Cartelles* muestra particulares adaptaciones semejantes a *Alouatta*, aunque también ciertos rasgos de *Lagothrix*; no obstante, el postcráneo presenta adaptaciones a una locomoción suspensora.

Una especie extinta del actual mono aullador, género *Alouatta*, ha sido descrita por Tejedor *et al.* (2008)

para el Pleistoceno tardío de una cueva de Bahía, en Brasil. *Alouatta mauroi* está caracterizada por la inusual proporción dentaria, a diferencia de las especies vivientes de *Alouatta*, incluyendo un gran P2 y un gran canino superior.

Hacia una síntesis del conocimiento sobre la historia evolutiva de los platirrinos

El registro fósil de los platirrinos, si bien relativamente escaso, es diverso y está ampliamente distribuido a lo largo de toda América del Sur y el Caribe. Considerando la variabilidad morfológica caracterizada por los diferentes clados actuales y extintos, varios aspectos de sus relaciones filogenéticas continúan sin resolver. El mayor problema recae en tratar de integrar geográficamente distintos grupos, los cuales intentamos comprobar si son parte de una misma radiación adaptativa (Tejedor 2013; Tejedor & Muñoz-Saba 2013). Los nuevos registros del Eoceno, probablemente tardío, de Santa Rosa, Perú, nos advierten acerca de las posibles primeras etapas de la evolución de los platirrinos, desechando así la probabilidad de que las formas patagónicas representen morfologías primitivas de linajes modernos, como durante mucho tiempo se especuló. *Perupithecus* es morfológicamente similar a *Talahpithicus* de Libia, pero los otros dos molares superiores de Santa Rosa muestran un aspecto más cercano a los calitriquinos, en tanto el molar inferior exhibe una primitiva morfología que merece futuros análisis. Esto significa que en las primeras etapas de la evolución de los platirrinos probablemente existió una tendencia hacia el pequeño tamaño corporal y una morfología generalizada, con muchos rasgos primitivos. También estamos sometiendo a una reevaluación la morfología de los actuales Callitrichinae, intentando comprender si sus peculiares adaptaciones constituyen novedades evolutivas o también incluyen retenciones de antiguas etapas en la radiación del parvorden. Estos trabajos pendientes que estamos desarrollando, contribuirán a esclarecer las hipótesis alternativas sobre el status de *stem* o *crown* Platyrrhini para los primates de la Patagonia, así como develar otros posibles eventos de la radiación basal que surgirán a partir de las renovadas investigaciones ahora en el Eoceno sudamericano, en busca de los más antiguos registros de platirrinos. Es claro que las radiaciones peculiares de Patagonia, así como aquella del Caribe, son resultado de una compleja historia evolutiva. En la medida que se incrementen los

trabajos en sitios antiguos del Eoceno sudamericano, así como un estrecho seguimiento de las formas primitivas de antropoideos del norte africano con potencialidad de relacionarse a los platirrinos, es posible acercarse a hipótesis filogenéticas más firmes.

BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino F (1891) Los monos fósiles del Eoceno de la República Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural Buenos Aires* 1:383-397.
- Antoine PO, Marivaux L, Croft DA, Billet G, Ganerød M, Jaramillo C & RS Gismondi (2011) Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings Biological Sciences / The Royal Society* 279(1732):1319-26.
- Antoine PO, Gismondi RS, Pujos F & L Marivaux (2014) Western Amazonia as a hotspot of mammalian biodiversity throughout the cenozoic. *Abstract, 4th International Paleontological Congress*. Mendoza, Argentina. p. 373.
- Bloch JI, Woodruff ED, Wood AR, Rincon AF, Harrington AR, Morgan GS, Foster DA, Montes C, Jaramillo CA, Jud NA, Jones DS & BJ MacFadden (2016) First North American fossil monkey and early Miocene tropical biotic interchange. *Nature*. Published online April 20, 2016. doi:10.1038/nature17415.
- Bobe R, Bostelman E, Tejedor MF, Carrasco G, Mancuso A, Alloway B, Bellosi E, Ugalde R & K Buldrini (2015) Primates del Mioceno del Río Cisnes, Patagonia chilena. Symposium "Evolution of the Neotropics". V Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Colonia, Uruguay. Libro de Resúmenes, p.36.
- Bond M, Tejedor MF, Campbell KE, Chornogubsky L, Novo NM & F Goin (2015) Eocene primates of South America and the African origins of New World monkeys. *Nature*. Published online February 4, 2015. doi: 10.1038/nature14120.
- Bordas A (1942) Anotaciones sobre un "Cebidae" fósil de Patagonia. *Physis* 19:265-269.
- Campbell Jr KE (2004) The Paleogene Santa Rosa local fauna of Amazonian Perú: Geographic and geologic setting. En: Campbell KE Jr (ed.) *The Paleogene mammalian fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru*. Natural History Museum of Los Angeles County. *Science Series* 40:3-14.
- Cartelle C & WC Hartwig (1996) A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahía, Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93:6405-6409.
- Cooke S, Rosenberger AL & S Turvey (2011) An extinct monkey from Haiti and the origins of Greater Antillean primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108:2699-2704.
- Fernández-Duque E (2003) Influences of moonlight, ambient temperature, and food availability on the diurnal and nocturnal activity of owl monkeys (*Aotus azarai*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 431-440.
- Fleagle JG (1990) New fossil platyrrhines from the Pinturas Formation, Southern Argentina. *Journal of Human Evolution* 19:61-85.

- Fleagle JG & RF Kay (1989) The dental morphology of *Dolichocebus gaimanensis*, a fossil monkey from Argentina. *American Journal of Physical Anthropology* 78:221.
- Fleagle JG, Powers DW, Conroy GC & JP Watters (1987) New fossil platyrrhines from Santa Cruz Province, Argentina. *Folia Primatologica* 48:65-77.
- Fleagle JG, Bown TM, Swisher III CC & G Buckley (1995) Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. *Actas VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Trelew, Argentina. Pp.129-135.
- Flynn JJ, Wyss AR, Charrier R & CC III Swisher (1995) An Early Miocene anthropoid skull from the Chilean Andes. *Nature* 373:603-607.
- Flynn JJ, Guerrero J, CC III Swisher (1997) Geochronology of the Honda Group. En: Kay RF, Madden RH, Cifelli RL & JJ Flynn (eds.) *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., EE. UU. Pp. 44-59.
- Jaeger JJ, Beard KC, Chaimanee Y, Salem M, Benammi M, Hlal O, Coster P, Awad Bilal A A, Düringer P, Schuster M, Valentin X, Marandat B, Marivaux L, Métails E, Hammuda O & M Brunet (2010) Late middle Eocene epoch of Libya yields earliest known radiation of African anthropoids. *Nature* 467(7319).
- Halenar LB & AL Rosenberger (2013) A closer look at the "Protopithecus" fossil assemblages: new genus and species from Bahia, Brazil. *Journal of Human Evolution* 65(4):374-90.
- Hartwig WC & CC Cartelle (1996) A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. *Nature* 381:307-311.
- Hershkovitz P (1970) Notes on Tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus from the late Miocene of Colombia. *Folia Primatologica* 12:1-37
- Hershkovitz P (1974) A new genus of Late Oligocene monkey (Cebidae, Platyrrhini) with notes on postorbital closure and platyrrhine evolution. *Folia Primatologica* 21:1-35.
- Hoffstetter R (1969) Un primate de l'Oligocene inférieur sud-américain: *Branisella boliviana* gen. et sp. nov. *Comptes Rendus Academie des Sciences, Paris*, sér. D69:434-437.
- Horowitz I & RDE MacPhee (1999) The Quaternary Cuban platyrrhine *Paralouatta varonai* and the origin of Antillean monkeys. *Journal of Human Evolution* 36:33-68.
- Iturralde-Vinent MA & RDE MacPhee (1999) Paleogeography of the Caribbean Region: implications for Cenozoic Biogeography. *Bulletin American Museum of Natural History* 238:1-95.
- Kay RF (1994) "Giant" tamarin from the Miocene of Columbia. *American Journal of Physical Anthropology* 95:333-353.
- Kay RF (2010) A new primate from the early Miocene of Gran Barranca, Chubut Province, Argentina: Paleocological implications. En: Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG & RF Kay (eds.) *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, Cambridge. UK. Pp. 220-240.
- Kay RF (2015) Biogeography in deep time – What do phylogenetics, geology, and paleoclimate tell us about early platyrrhine evolution? *Molecular Phylogenetic Evolution*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2013.12.002>
- Kay RF & DJ Meldrum (1997) A new small platyrrhine and the phyletic position of Callitrichinae. En: Kay RF, Madden RH, Cifelli RL & JJ Flynn (eds.) *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., EE. UU. Pp. 520-550.
- Kay RF & MA Cozzuol (2006) New platyrrhine monkeys from the Solimoes Formation (late Miocene, Acre State, Brazil). *Journal of Human Evolution* 50:673-686.
- Kay RF, Madden RH, Plavcan JM, Cifelli RL & J Guerrero-Díaz (1987) *Stirtonia victoriae*, a new species of Miocene Colombian primate. *Journal of Human Evolution* 16:73-196.
- Kay RF, MacFadden BJ, Madden RH, Sandeman H & F Anaya (1998a) Revised Age of the Salla Beds, Bolivia, and Its Bearing on the Age of the Deseadan South American Land Mammal «Age». *The Society of Vertebrate Paleontology Stable* 18(1):189-199.
- Kay RF, Johnson D & DJ Meldrum (1998b) A new pitheciine primate from the Middle Miocene of Argentina. *American Journal of Primatology* 45:317-336.
- Kay RF, Williams B & F Anaya (2002) The paleobiology of *Branisella boliviana*, the earliest South American monkey. En: Plavcan JM, Kay RF, Jungers WL & CP van Schaik (eds.) *Reconstructing Behavior in the Primate Fossil Record*. Kluwer Academics/Plenum Publishers. New York, EE. UU. Pp. 339-370.
- Kay RF, Campbell V, Rossie JB, Colbert MW & TB Rowe (2004) Olfactory fossa of *Tremacebus harringtoni* (Platyrrhini, early Miocene, Sacanana, Argentina): implications for activity pattern. *Anatomical Record A* 281:1157-1172.
- Kay RF, Fleagle JG, Mitchell TRT, Colbert M, Bown T & DW Powers (2008) The anatomy of *Dolichocebus gaimanensis*, a stem platyrrhine monkey from Argentina. *Journal of Human Evolution* 54: 323-382.
- Kay RF, Hunt KD, Beeker CD, Conrad GW, Johnson CC & J Heller (2011) Preliminary notes of a newly discovered skull of the extinct monkey *Antillothrix* from Hispaniola and the origin of the Greater Antillean monkeys. *Journal of Human Evolution* 60: 124-128.
- Kay RF, Vizcaíno SF & MS Bargo (2012) A review of the paleoenvironment and paleoecology of the Miocene Santa Cruz Formation. En: Vizcaíno SF, Kay RF & MS Bargo. (eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 331-364.
- Kraglievich JL (1951) Contribuciones al conocimiento de los primates fósiles de la Patagonia. I. Diagnóstico previa de un nuevo primate fósil del Oligoceno superior (Colhuehuapiano) de Gaiman, Chubut. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 2:57-82.
- Kramarz AG, Tejedor MF, Forasiepi AM & AC Garrido (2012) New early Miocene primate fossils from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Human Evolution* 62:186-189.

- Luchterhand K, Kay RF & RH Madden (1986) *Mohanamico hershkovitzi*, gen. et sp. nov., un primate du Miocène moyen d'Amérique du Sud. *Comptes Rendus l'Academie des Sciences, Paris*, sér. II 303:1753-1758.
- Lund P (1840) Nouvelles recherches sur la faune fossile du Brésil. *Annales des Sciences Naturelles (Paris)* 13:310-319.
- MacPhee RDE & I Horovitz (2004) New craniodental remains of the Quaternary Jamaican monkey *Xenothrix mcgregori* (Xenotrichini, Callicebinae, Pitheciidae), with a reconsideration of the *Aotus* hypothesis. *American Museum Novitates* 3434:1-51
- MacPhee RDE, Horovitz I, Arredondo O & O Jiménez-Vásquez (1995) A new genus for the extinct Hispaniolan monkey *Saimiri bernensis* (Rímoli 1977), with notes on its systematic position. *American Museum Novitates* 3134:1-21.
- MacPhee RDE, Iturralde-Vinent M & E Gaffney (2003) Domo de Zaza, an Early Miocene Vertebrate Locality in South-Central Cuba, with Notes on the Tectonic Evolution of Puerto Rico and the Mona Passage. *American Museum Novitates* 3394:1-42.
- Marivaux L, Salas-Gismondi R, Tejada J, Billet G, Louterbach M, Vink J & PO Antoine (2012) A platyrrhine talus from the early Miocene of Peru (Amazonian Madre de Dios Sub-Andean Zone). *Journal of Human Evolution* 63 5:696-703.
- Marivaux L, Adnet S, Altamirano-Sierra A, Boivin M, Pujos F, Ramdarshan A, Salas-Gismondi R, Tejada-Lara J, Antoine P-O (2016) Neotropics provide insights into the emergence of New World monkeys: New dental evidence from the late Oligocene of Peruvian Amazonia. *Journal of Human Evolution* 97:159-175.
- Meldrum DJ & RF Kay (1997) *Nuciraptor rubricae*, a new pitheciid seed predator from the Miocene of Colombia. *American Journal of Physical Anthropology* 102:407-427.
- Morrone JJ (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467-494.
- Novo NM (2015) *Sistemática y evolución de los primates platirrininos: la diversidad del Mioceno patagónico y su integración neotropical*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina. 312 pp.
- Novo NM & JG Fleagle (2015) New specimens of Platyrrhine primates from the early Miocene Pinturas Formation, Argentina. *Ameghiniana* 52(3):367-372.
- Pardiñas UFJ (1991) Primer registro de primates y otros vertebrados para la Formación Collón Curá (Mioceno medio) del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28(1-2):197-199.
- Rímoli R (1977) Una nueva especie de mono (Cebidae: Saimiriinae: *Saimiri*) de la Hispaniola. *Cuadernos del CENDIA, Universidad Autónoma de Santo Domingo* 242:5-14.
- Rivero M & O Arredondo (1991) *Paralouatta varonai*, a new Quaternary platyrrhine from Cuba. *Journal of Human Evolution* 21:1-11.
- Rosenberger AL (1977) *Xenothrix* and ceboid phylogeny. *Journal of Human Evolution* 6: 461-481.
- Rosenberger AL (1979) Cranial anatomy and implications of *Dolichocebus* a late Oligocene ceboid primate. *Nature* 279:416-418.
- Rosenberger AL (1992) Evolution of feeding niches in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 88:525-562.
- Rosenberger AL (2002) Platyrrhine paleontology and systematics: The paradigm shifts. En: Hartwig WC (ed.) *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press. Cambridge, UK Pp.151-159.
- Rosenberger AL & JG Fleagle (1981) Cráneos de platirrininos fósiles. *Anais II Congresso Latino-Americano de Paleontologia*, Porto Alegre. Pp. 537-551.
- Rosenberger AL & MF Tejedor (2013) The misbegotten: long lineages, long branches, and the interrelationships of *Aotus*, *Callicebus*, and the saki-uakaris. En: Barnett AA, Veiga LM, Ferrari SM & MA Norconk (eds.) *Evolutionary Biology and Conservation of titis, sakis and uakaris*. Cambridge University Press. Cambridge, UK Pp. 13-22.
- Rosenberger AL, Setoguchi T & N Shigehara (1990) The fossil record of callitrichine primates. *Journal of Human Evolution* 19:209-236.
- Rosenberger AL, Hartwig WC & RG Wolff (1991a) *Szalatavus attricuspis*, an early platyrrhine primate. *Folia Primatologica* 56:225-233.
- Rosenberger AL, Setoguchi & WC Hartwig (1991b) *Laventiana annectens*, new genus and species: fossil evidence for the origin of callitrichine monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 88:2137-2140.
- Rosenberger AL, Cooke S, Rímoli R, Xijun Ni & L Cardoso (2011) First skull of *Antillothrix bernensis*, an extinct relict monkey from the Dominican Republic. *Proceedings of the Royal Society B* 278(1702):67-74.
- Rosenberger AL, Halenar L, Cooke S, Tejedor MF, Hartwig WC, Novo NM & Y Muñoz-Saba (2015) Fossil alouattines and the origin of *Alouatta*: craniodental diversity and interrelationships. En: Kowalewski M, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Examining the Evolution, Physiology, Behavior, Ecology, and Conservation of the Most Widely Distributed Neotropical Primate*. Book Series Developments in Primatology: Progress and Prospects (Series editor: Russell H. Tuttle). Springer Press. Pp. 21-54.
- Schneider H (2000) The current status of the New World monkey phylogeny. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 72(2):165-72.
- Schneider H & A Rosenberger (1996) Molecules, morphology and platyrrhine systematics. En: Norconck M, Rosenberger A & P Garber (eds.) *Adaptive radiation of neotropical primates*. Plenum Press. New York, EE. UU. Pp. 3-17.
- Sears KE, Finarelli JA, Flynn JJ & AR Wyss (2008) Estimating body mass in New World 'monkeys' (Platyrrhini, Primates), with a consideration of the Miocene platyrrhine *Chilecebus carrascoensis*. *American Museum Novitates* 3617:1-29
- Seiffert ER (2012) Early primate evolution in Afro-Arabia. *Evolutionary Anthropology* 21:239-253.
- Setoguchi T & AL Rosenberger (1985) Miocene marmosets: first evidence. *International Journal of Primatology* 6: 615-625.
- Setoguchi T & AL Rosenberger (1987) A fossil owl monkey from La Venta, Colombia. *Nature* 326:692-694.

- Stirton RA (1951) Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences* 28(11):315-356.
- Takai M (1994) New specimens of *Neosaimiri fieldsi* from La Venta, Colombia: a middle Miocene ancestor of the living squirrel monkeys. *Journal of Human Evolution* 27:329-360.
- Takai M, Anaya F, Shigehara N & T Setoguchi (2000) New fossil materials of the earliest New World monkey, *Branisella boliviana*, and the problem of platyrrhine origins. *American Journal of Physical Anthropology* 111:263-281.
- Takai M, Anaya F, Suzuki H, Shigehara N & T Setoguchi (2001) A new platyrrhine from the Middle Miocene of La Venta, Colombia, and the phyletic position of Callicebinae. *Anthropological Sciences* 109(4):289-307.
- Takai M, Nishimura T, Shigehara N & T Setoguchi (2009) Meaning of the canine sexual dimorphism in fossil owl monkey *Aotus dindensis*, from the middle Miocene of La Venta, Colombia. En: Koppe T, Meyer G & KW Alt (eds.) *Comparative Dental Morphology*. Frontiers of Oral Biology. Karger, Basel, Suiza. 13:55-59.
- Tattersall I (1987) Cathemeral activity in primates: a definition. *Folia Primatológica* 49:200-202.
- Tauber A (1991) *Homunculus patagonicus* Ameghino 1891 (Primates, Ceboidea), Mioceno temprano de la costa atlántica austral, Provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 82:1-32.
- Tejedor MF (2000) *Los Platyrrhini* fósiles de la Patagonia (Primates, Anthroidea). *Sistemática, filogenia e inferencias paleoambientales*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de la Plata. Argentina. 251 pp. (inédita).
- Tejedor MF (2003) New fossil primate from Chile. *Journal of Human Evolution* 44:515-520.
- Tejedor MF (2005a) New fossil platyrrhine from Argentina. *Folia Primatologica* 76(3):146-150.
- Tejedor MF (2005b) New specimens of *Soriacebus adrianae*, with comments on pitheciid primates from the Miocene of Patagonia. *Ameghiniana* 42(1):249-251.
- Tejedor MF (2013) Sistemática, evolución y paleobiogeografía de los primates Platyrrhini. *Revista del Museo de La Plata* 20 (176):20-39.
- Tejedor MF & AL Rosenberger (2008) A neotype for *Homunculus patagonicus* Ameghino, 1891, and a new interpretation of the taxon. *PaleoAnthropology* 2008:68-82.
- Tejedor MF & Y Muñoz-Saba (2013) La sistemática de los platyrrinos y el registro fósil. En: Defler TR, Stevenson PR, Bueno ML & DC Guzmán Caro (eds.) *Primates colombianos en peligro de extinción*. Asociación Primatológica Colombiana, Bogotá. Pp. 68-86.
- Tejedor MF, Tauber AA, Rosenberger AL, Swisher III CC & ME Palacios (2006) New primate genus from the Miocene of Argentina. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103:5437-5441.
- Tejedor MF, Rosenberger AL & C Cartelle (2008) Nueva especie de *Alouatta* (Primates, Atelinae) del Pleistoceno Tardío de Bahía, Brasil. *Ameghiniana* 45(1): 247-251.
- Tejedor MF, Novo NM, Hogg RT & AL Rosenberger (2012) Dental macro- and micromorphology of a new pitheciid primate from the Miocene of Patagonia. *American Journal of Physical Anthropology*. Libro de Resúmenes, 147 p. 284.
- Williams EE & KF Koopman (1952) West Indian fossil monkeys. *American Museum Novitates* 1546:1-16.

Phylogenetic structure in mandible morphometric data of platyrrhine monkeys (Infraorder Platyrrhini): Implications for phylogenetic inference among fossil species

Guido Rocatti, Leandro Arístide and S. Ivan Perez*

División de Antropología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, CONICET. 122 y 60, 1900, La Plata, Argentina.

*iperez@fcnym.unlp.edu.ar; ivanperezmorea@gmail.com

Abstract

The study of the origin and maintenance of diversity needs robust phylogenetic tree estimations. Here, we estimate the phylogenetic relationships among some extant platyrrhine species using molecular data and then compare the results with the mandible morphometric variation. For this, we use phylogenetic Maximum Likelihood and geometric morphometric methods. Our phylogenetic tree is similar to other molecular trees, displaying a closer phylogenetic relationship between Atelidae and Cebidae, and between *Aotus* and the Cebidae clade. The mandible shape variation matches overall with the currently postulated morphological tree, showing closer similarity between Atelidae and Pitheciidae, and between *Aotus* and the Pitheciidae clade. This supports the idea that a single gene or morphological structure could show discordant relationships at the deep divergence of platyrrhines. However, mandible shape variation can be used to identify the species phylogenetic position in the main platyrrhine clades, which has high relevance to study the relationships among fossil species.

Resumen

Estructura filogenética a partir de datos morfométricos de la mandíbula de primates platirrinos (Infraorden Platyrrhini): Implicaciones para la inferencia filogenética entre especies fósiles

El estudio del origen y mantenimiento de la diversidad necesita estimaciones robustas de árboles filogenéticos. En este trabajo se estimaron las relaciones filogenéticas entre especies vivientes de platirrinos usando datos moleculares y comparamos estos resultados con la variación morfométrica mandibular. Para esto, se usaron métodos filogenéticos de «máxima verosimilitud» y técnicas de morfometría geométrica. Nuestro árbol filogenético es similar a otros árboles moleculares, exhibiendo una relación filogenética más cercana entre Atelidae y Cebidae, y entre *Aotus* y el clado Cebidae. La variación de la forma mandibular coincide aproximadamente con el árbol morfológico postulado en tra-

Key words

Paleontology, neontology, New World monkeys, species tree estimation.

Palabras clave

Primates del Nuevo Mundo, estimación de árboles filogenéticos, paleontología, neontología.

bajos previos, mostrando mayor similitud entre Atelidae y Pitheciidae, y entre *Aotus* y el clado Pitheciidae. Esto apoya la idea de que un gen o estructura morfológica podría mostrar relaciones discordantes con el patrón de divergencia de los platirrinos. Sin embargo, la variación morfológica mandibular puede utilizarse para identificar la posición filogenética de especies en los clados principales de Platyrrhini, lo cual tiene gran relevancia para el estudio de relaciones entre especies fósiles.

INTRODUCTION

Phylogenetic trees have direct or indirect interest for several branches of biology and anthropology (Wiens 2009; Yang & Rannala 2012). At a macroevolutionary scale, these trees represent the branching process of the species, also called species trees (Edwards 2009; Yang & Rannala 2012). The estimation of phylogenetic trees is a necessary first step for understanding the factors responsible for the ecological and phenotypic diversification of a clade (Felsenstein 1985; Wiens 2009; Losos 2011). In this sense, the study of the origin and maintenance of biological traits during the phylogenetic branching process, a growing trend in biology and anthropology (Feagle *et al.* 2010; Perez *et al.* 2011; Allen & Kay 2012), requires robust phylogenetic tree estimations for extant and fossil species.

Platyrrhines, or New World monkeys, are an excellent taxonomic group for studying processes of biological diversification at a macroevolutionary scale because it constitutes a monophyletic clade that remains relatively isolated inside America, exhibiting a great ecological differentiation. However, the phylogenetic relationships among the members of this group are a topic of intense debate between paleontologists and neontologists (Wildman *et al.* 2009; Perelman *et al.* 2011; Rosenberger & Tejedor 2013). Estimations based purely on morphological data have generally yielded different results (Rosenberger 1984; Ford 1986; Kay 1990; Fleagle *et al.* 2010). In contrast, phylogenies estimated using molecular data have been mostly congruent (Opazo *et al.* 2006; Wildman *et al.* 2009; Perelman *et al.* 2011). Particularly, the most recent molecular studies obtained topologies that support the division of platyrrhines into four clades (Atelidae, Pitheciidae, Callitrichinae and Cebinae plus Aotinae [the Cebidae family]) and suggest a closer phylogenetic relationship between Atelidae and Cebidae (Wildman *et al.* 2009; Perelman *et al.* 2011). Although these results

have been partially supported with morphological data (Rosenberger 1984), differences arise in the relationship between *Aotus* and other genera, and between Pitheciidae and other families (Rosenberger 2002; Wildman *et al.* 2009; Perelman *et al.* 2011; Rosenberger & Tejedor 2013; Perez *et al.* 2012).

Hence, there is a strong controversy arising from the discrepancies between morphological and molecular trees. Moreover, since phylogenetic trees for fossil species are based exclusively on morphology, phylogenetic relationships among extant and fossil species are also strongly debated (Kay *et al.* 2008; Kay & Fleagle 2010; Rosenberger 2010). A key aspect to advance in this discussion is to determine whether the morphological structures studied to infer evolutionary relationships have phylogenetic signal (i.e. the tendency for closely related species to resemble each other). On the other hand, platyrrhine studies have mainly used discrete morphological data for phylogenetic reconstructions (Rosenberger 1984; Kay 1990), and there are no systematic studies using continuous variables as the ones generated in the framework of geometric morphometrics (Lockwood *et al.* 2004; Mitteroecker & Gunz 2009; Adams *et al.* 2011, 2013). In addition, some anatomical structures, such as the mandible, are very common in the platyrrhine fossil record, and therefore the estimation of the phylogenetic signal in its shape variation is of relevance for the study of platyrrhine systematics.

Here, we estimate the phylogenetic relationships among some platyrrhine species using molecular data and compare the results with the variation in mandible morphology. Following a null model, we hypothesized that the recovered relationships based on molecular data and on the variation in mandible morphology are generally concordant. To test this hypothesis, we first estimate a molecular phylogeny

for the platyrrhines using a dataset of multiple coding and non-coding DNA sequences (Perelman *et al.* 2011) and molecular evolutionary techniques (Lemey *et al.* 2009), then we use geometric morphometric

techniques to study shape variation of the mandible (Adams *et al.* 2004; Zelditch *et al.* 2004), and finally compare the results using multivariate statistical methods (Manly 2004).

MATERIALS AND METHODS

Samples and datasets

Two datasets were used in this study. The first dataset consists of 195 adult mandible samples from 19 living species belonging to the 5 main platyrrhine clades: Atelidae (*Alouatta caraya*, N=31; *Alouatta palliata*, N=3; *Ateles belzebuth*, N=5; *Lagothrix lagotricha*, N=5), Pitheciidae (*Pithecia* sp., N=2; *Callicebus cupreus*, N=1; *Callicebus donacophilus*, N=19; *Callicebus pallescens*, N=4), Callitrichinae (*Callithrix jacchus*, N=6; *Callithrix argentata*, N=1; *Leontopithecus* sp., N=9; *Saguinus fuscicollis*, N=10), Cebinae (*Cebus albifrons*, N=11; *Cebus apella*, N=5; *Cebus libidinosus*, N=30; *Cebus nigritus*, N=16; *Saimiri boliviensis*, N=11) and Aotinae (*Aotus boliviensis*, N=10; *Aotus azarae*, N=16). These samples were obtained from the Mastozoology Section of Museo de La Plata (MLP) and from the Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (MACN). The second dataset comprises 23,092 bp, including 37 nuclear gene sequences, obtained by Perelman *et al.* (2011). We studied the 19 platyrrhine species, plus 3 other species (*Macaca mulatta*, *Pan troglodytes*, and *Homo sapiens*) as outgroups.

Molecular, morphometric and statistical analyses

Because molecular phylogenetic estimations can be strongly dependent on taxa sampling, we inferred the phylogenetic relationships among the morphologically studied species instead of pruning a published phylogenetic tree. To estimate molecular divergence and phylogenetic relationships for the 19 platyrrhine species, we used 23,092 bp of published sequence data belonging to 37 nuclear gene sequences (Perelman *et al.* 2011), which were aligned using MAFFT version 6 software (Katoh & Toh 2008) and verified by visual inspection. Sequences with a great amount of missing data were excluded from the dataset. Different phylogenetic trees were estimated based on the 37 nuclear gene sequences

using the Maximum Likelihood (ML) method with a General Time Reversible (GTR) substitution model and gamma distribution and the Maximum Parsimony (MP) method as implemented in MEGA 5.05 (Tamura *et al.* 2011).

To study morphometric variation we used 41 Cartesian coordinates of landmarks and semilandmarks describing the mandible (Figure 1). To obtain the coordinates, each specimen was first photographed in lateral view with a Sony DSC-H3 digital camera. A scale was placed in every photograph for measuring the actual size of the mandibles. The 2D coordinates of landmarks and semilandmarks were recorded from the digital images using tpsDIG 2.10 software (Rohlf 2015). Past studies concluded that, with a right choice of landmarks for structures which are relatively flat as the platyrrhine mandible, two-dimensional landmarks are fairly accurate descriptors of its size and shape variation (Cardini & Thorington 2006; Alvarez & Perez 2013). After this step, tpsRelw 1.44 (Rohlf 2015) was used to align the landmarks and semilandmarks by means of Generalized Procrustes analysis and the sliding semilandmark method (with bending energy criterion) (Perez *et al.* 2006). This procedure eliminates

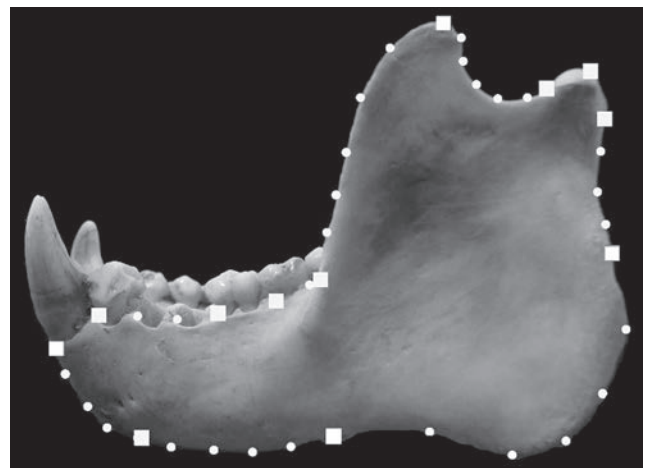


Figure 1. Mandible landmarks (squares) and semilandmarks (circles) recorded from New World monkeys using tpsDig.

variation in the dataset owed to differences in scaling, rotation and position of the specimens (*i.e.* non-shape variation) and allows evaluating shape differences between specimens and species. Shape variables obtained after the alignment were studied using principal compo-

nents analysis, or relative warps (RW). Also, a cluster analysis (UPGMA) was used to summarize the pairwise Euclidean distances between the mean aligned coordinates for each species (Adams *et al.* 2004, 2011; Zelditch *et al.* 2004).

RESULTS

The Maximum Likelihood analysis showed that most of the platyrrhine clades are strongly supported with high bootstrap values, and only two conflictive clades present low bootstrap values (Atelidae-Cebidae; Cebinae-Callithricinae) (Figure 2a). The analysis supported the three platyrrhine families previously recognized: Atelidae, Pitheciidae and Cebidae. Within the Cebidae family, the ML analysis sets the Cebinae subfamily as a sister group of Callithricinae, but with a relatively low bootstrap value (76/100). Also within this family, Aotinae divergence is set prior to the appearance of Cebinae and Callithricinae subfamilies. Within the Atelidae, *Alouatta* is presented as a sister group of a clade including *Lagothrix* and *Ateles*, which are clus-

tered together. The Maximum Parsimony analysis showed the same tree topology as ML analysis, with similar bootstrap values.

Figure 3 shows the ordination of the analyzed species on the two first principal components or relative warps (RW) of the mandible shape space, which explained ca. 41% and 25% respectively of the total morphological variation. The shape ordination generated shows a broad correspondence with the five major phylogenetic clades (Atelidae, Cebinae, Aotinae, Pitheciidae and Callithricinae). RW1 separates Atelidae, Aotinae plus Pitheciidae from Cebinae plus Callithricinae. The mandible deformation grids show that Aotinae and Pitheciidae present a notorious development of the an-

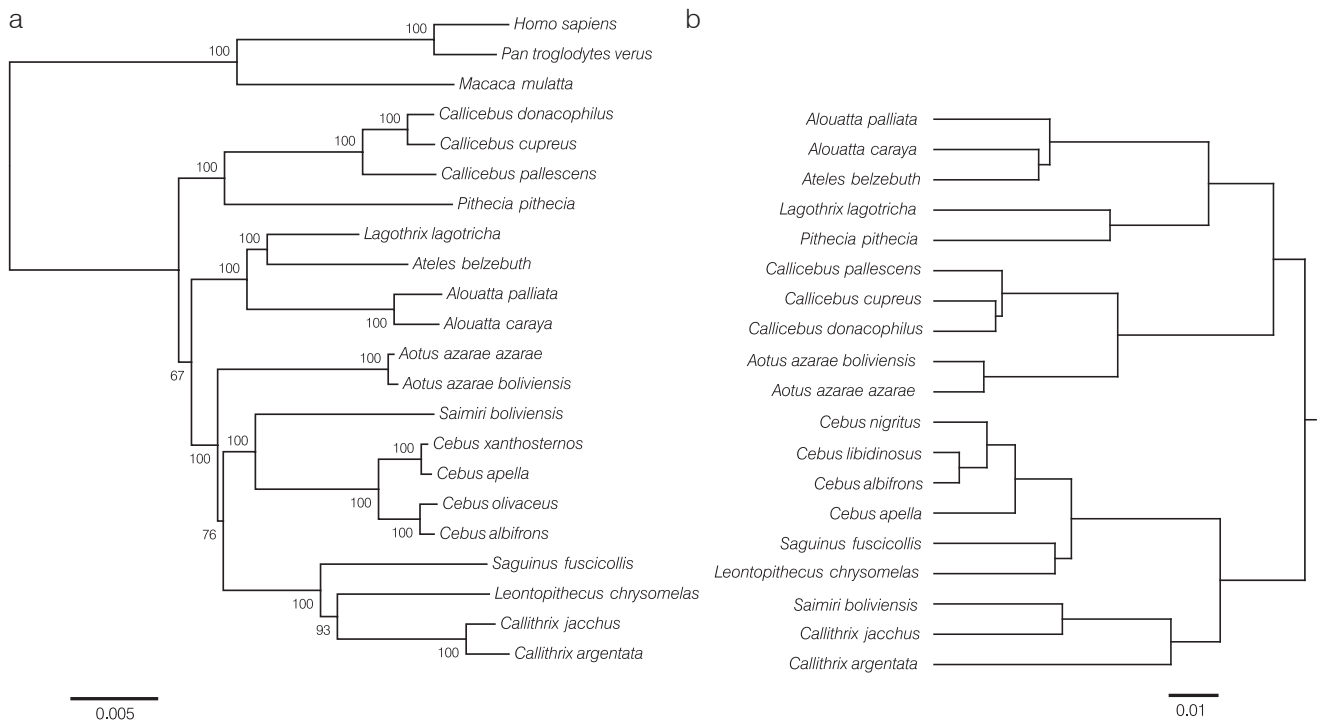


Figure 2. Trees for the platyrrhine species obtained by a) a Maximum Likelihood analysis with a General Time Reversible (GTR) substitution model and gamma distribution of the summarized Perelman sequences dataset, including ABCA1, ADORA3, AFF2, AFF2.2, APP, AXIN1, BCOR, BRCA2, CHRNA1, CNR1, CREM, DMRT1, EDG1, FOXP1, KCNMA1, MAPKAP1, NEGR1, NPAS3, NPAS3.2, RAG1, RPGRIP1, SGMS1, SIM1, TTR, TYR, USH2A, UTY, ZFX, ZIC3, ATXN7, BCHE, DCTN2, FAM123B, PNOC, POLA1, RAB6IP1, ERC2 intron, exon and UTR sequences; and b) a cluster (UPGMA) analysis for the pairwise Euclidean distances between the mean aligned coordinates for each species.

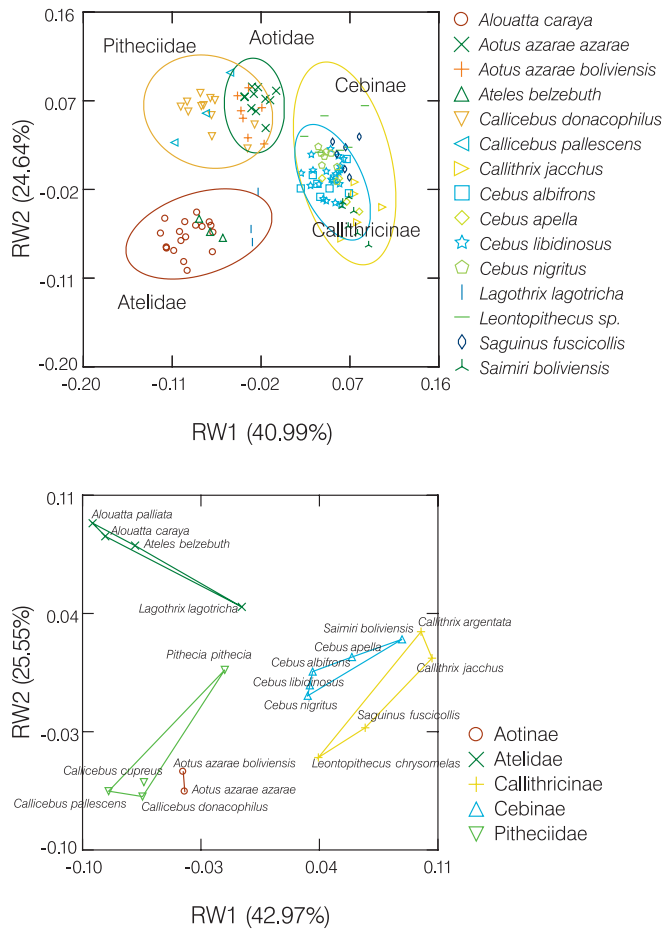


Figure 3. Ordination of the 19 platyrrhine species in the space defined by the first two relative warps of individuals and mean species. The dots represent individuals (top panel) or a consensus individual for each species (bottom panel).

gular process and the masseter muscle insertion regions, as well as of the coronoid process region, where the temporal muscle inserts (Figure 3 and 4). Atelidae shows a significant development only at the masseteric region. Finally, Callithricinae and Cebinae present a lower development of the above mentioned regions, and a bigger relative width of the mandibular ramus (Figure 3 and 4). The UPGMA cluster analysis displays two main platyrrhine groups (Figure 2b): Atelidae, Pitheciidae plus Aotinae, and Cebinae plus Callithricinae.

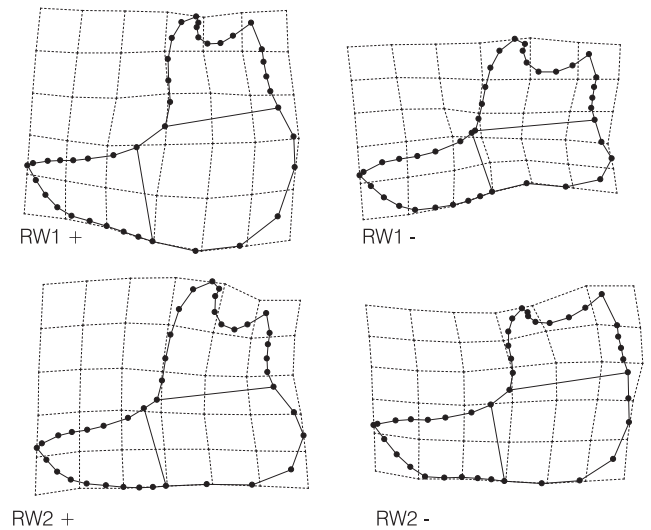


Figure 4. Grid changes corresponding to Figure 3 ordination showing mandible shape changes among species along the first and second RW.

DISCUSSION

The topology of the phylogenetic tree for the platyrrhines obtained using Maximum Likelihood and Maximum Parsimony methods for the summarized Perelman *et al.* (2011) dataset is similar to the previously obtained by Wildman *et al.* (2009) and Perez *et al.* (2012), showing a closer phylogenetic relationship between Atelidae and Cebidae, and between *Aotus* and the Cebidae clade (Figure 2a). Moreover, the bootstrap support values are low for the tree nodes known to be conflictive. However, our phylogeny differs from other recent molecular estimations that place *Aotus* within Callithricinae (Perelman *et al.* 2011) or related Atelidae to Pitheciidae (Opazo *et al.* 2006). In the same way, previous phylogenetic trees based only on single or two gene sequences also show topologies that differ from our ML tree (Schneider *et al.* 1996; Ca-

navez *et al.* 1999). Possible causes for the differences among the previously published species and gene trees of platyrrhine monkeys have been recently discussed in Perez *et al.* (2012), where incomplete lineage sorting is suggested to have played a significant role. Although this process is common in clades with a low divergence (Belfiore *et al.* 2008; Clemente-Carvalho *et al.* 2011), it can also occur in clades with a deep divergence when a rapid radiation took place in the past, as it was suggested for platyrrhines (Perez *et al.* 2012).

The mandible shape variation (Figure 2 and 3) is in general agreement with the most recently postulated tree based on discrete morphological traits (Rosenberger 2002; Rosenberger & Tejedor 2013), particularly when considering the relationships among the main clades.

Moreover, the platyrrhine clades identified with the mandible data are similar to those proposed by some previous studies based on molecular and morphological data (Rosenberger 2002; Wildman *et al.* 2009). This evidence suggests that there may be similar evolutionary processes behind the divergence of metric and non-metric morphological traits among platyrrhines. However, these previous morphological trees and the mandible ordination presented in this work differ from our ML phylogenetic tree in the placement of *Aotus* and in the relationships between Pitheciidae and the other clades. In this sense, our results increase the evidence for discrepancies among datasets used to estimate the phylogenetic relationships at the deep divergence of platyrrhines (Opazo *et al.* 2006; Perez *et al.* 2012), also highlighting the complexity of the processes that probably acted during the early platyrrhine radiation. The differences between morphological and molecular variation, in particular, have been previously studied to investigate the process of evolutionary radiations (Gavrillets & Losos 2009; Losos & Mahler 2010; Perez *et al.* 2011, 2012). These works suggested that phylogenetic relationships estimated through morphological data could differ from molecular phylogenetic trees due to processes such as selection, and ecological factors acting during an early rapid radiation.

The morphometric and molecular results presented in this work support the idea that single genes or morphological structures could show discordant relationships at the deep divergence of platyrrhines (Liu *et al.* 2008; Perez *et al.* 2012). It is important to remark that due to the number of gene sequences involved, the molecular dataset was the one that generated our main and most robust phylogeny. It is a common practice in the phylogenetic analysis of platyrrhines to use a few gene sequences or a group of correlated morphological traits to estimate a phylogenetic tree. This practice could be particularly problematic for phylogenetic estimations in the platyrrhine clade, and more robust and realistic results could be obtained by using multiple independent traits (Perez *et al.* 2012). An alternative approach is to explore the anatomical structure or gene sequence that better fits a systematic analysis among species of a Primate clade, i.e., what is the trait that is concordant with the most robust phylogeny? (Lockwood *et al.* 2004). Here, we show that mandible shape variation can be confidently used to identify a species phylogenetic position in the main platyrrhine clades, but that probably the mandible has a low performance for studying the

relationships at the species level, a result also observed in the study of isolated gene sequences (Perez *et al.* 2012). This consideration has a high relevance for the study of relationships among fossil species, and between them and extant taxa. Moreover, the factors responsible for the inconsistency among morphological or molecular traits during the evolutionary branching process of the species can be a main subject of research in platyrrhine diversification.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank D. Flores (Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Argentina) and D. Verzi (Museo de La Plata, Argentina) for granting access to the platyrrhine skeletal collections under their care. Research supported by grants from Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica. Grant Number: FONCyT-PICT-2014-1810 (2015-2018) and PI-787-UNLP (2015-2018).

BIBLIOGRAPHY

- Adams DC, Rohlf FJ & DE Slice (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71:5-16.
- Adams DC, Cardini A, Monteiro LR, O'Higgins P & FJ Rohlf (2011) Morphometrics and Phylogenetics: principal components of shape from cranial modules are neither appropriate nor effective cladistic characters. *Journal of Human Evolution* 60:240-243.
- Adams DC, Rohlf FJ & DE Slice (2013) A field comes of age: Geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix* 24(1):7-14.
- Allen KL & RF Kay (2012) Dietary quality and encephalization in Platyrrhine primates. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279:715-721.
- Alvarez A & SI Perez (2013) Two- versus three-dimensional morphometric approaches in macroevolution: insight from the mandible of caviomorph rodents. *Journal of Evolutionary Biology* 40:150-157.
- Belfiore NM, Liu L & C Moritz (2008) Multilocus phylogenetics of a rapid radiation in the genus *Thomomys* (Rodentia: Echimyidae). *Systematic Biology* 57:294-310.
- Canavez FC, Moreira MAM, Ladasky JJ, Pisinatti A, Parham P & HN Seuánez (1999) Molecular Phylogeny of New World Primates (Platyrrhini) based on b2-Microglobulin DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:74-82.
- Cardini A & RW Thorington (2006) Postnatal ontogeny of marmot (Rodentia, Sciuridae) crania: allometric trajectories and species divergence. *Journal of Mammalogy* 87(2):201-215.

- Clemente-Carvalho R, Klaczko J, Perez SI, Alvez A, Haddad C & SF dos Reis (2011) Molecular phylogenetic relationships and phenotypic diversity in miniaturized toadlets, genus *Brachycephalus* (Amphibia: Anura: Brachycephalidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:79-89.
- Edwards SV (2009) Is a new and general theory of Molecular Systematics emerging? *Evolution* 63(1):1-19.
- Felsenstein J (1985) Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125:1-15.
- Fleagle JG, Gilbert CC & AL Baden (2010) Primate cranial diversity. *American Journal of Physical Anthropology* 142:565-578.
- Ford SM (1986) Systematics of the New World monkeys. In: Swindler DR & J Erwing (eds.) *Comparative Primate Biology: Systematics, Evolution and Anatomy*. Volume 1. A.R. Liss. New York, USA. Pp. 73-135.
- Gavrilets S & JB Losos (2009) Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science* 323:732-737.
- Katoh K & H Toh (2008) Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Briefings in Bioinformatics* 9:286-298.
- Kay RF (1990) The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae. *Journal of Human Evolution* 19:175-208.
- Kay RF & JG Fleagle (2010) Stem taxa, homoplasy, long lineages, and the phylogenetic position of *Dolichocebus*. *Journal of Human Evolution* 59:218-222.
- Kay RF, Fleagle JG, Mitchell TR, Colbert M, Brown T & DW Powers (2008) The anatomy of *Dolichocebus gaimanensis*, a stem platyrrhine monkey from Argentina. *Journal of Human Evolution* 54(3):323-382.
- Lemey M, Salemi M & AM Vandamme (2009) *The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 723 pp.
- Liu L, Pearl DK, Brumfield RT & SV Edwards (2008) Estimating species trees using multiple-allele DNA sequence data. *Evolution* 62:2080-2091.
- Lockwood CA, Williams HK & JM Lynch (2004) Morphometrics and hominoid phylogeny: Support for a chimpanzee-human clade and differentiation among great ape subspecies. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 101:4356-4360.
- Losos JB (2011) Seeing the forest for the trees: the limitations of phylogenies in comparative biology. *The American Naturalist* 177:709-727.
- Losos JB & DL Mahler (2010) Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. In: Bell MA, Futuyma DJ, Eanes WF & JS Levinton (eds.) *Evolution since Darwin: The First 150 Years*. Sinauer Associates. Sunderland, USA. Pp. 381-420.
- Manly BJ (2004) *Multivariate Statistical Methods: A Primer*. 3rd edition. Chapman & Hall/CRC Press. Cleveland, USA. 207 pp.
- Mitteroecker P & P Gunz (2009) Advances in Geometric Morphometrics. *Journal of Evolutionary Biology* 36:235-247.
- Opazo JC, Wildman DE, Prychitko T, Johnson RM & M Goodman (2006) Phylogenetic relationships and divergence times among New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40:274-280.
- Perelman P, Johnson WE, Roos C, Seuánez HN, Horvath JE, Moreira MAM, Kessing B, Pontius J, Roelke M, Rumpler Y, Schneider MPC, Silva A, O'Brien SJ & J Pecon-Slattery (2011) A molecular phylogeny of living Primates. *PLOS Genetics* 7:e1001342.
- Perez SI, Bernal V & PN Gonzalez (2006) Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy* 208:769-784.
- Perez SI, Klaczko J, Rocatti G & SF dos Reis (2011) Patterns of cranial shape diversification during the phylogenetic branching process of New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *Journal of Evolutionary Biology* 24:1826-1835.
- Perez SI, Klaczko J & SF dos Reis (2012) Species tree estimation for a deep phylogenetic divergence in the New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65(2):621-630.
- Rohlf FJ. 2015. The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 26:9-12.
- Rosenberger AL (1984) Fossil New World monkeys dispute the molecular clock. *Journal of Human Evolution* 13:737-742.
- Rosenberger AL (2002) Platyrrhine paleontology and systematic: the paradigm shifts. In: Hartwig WC (ed.) *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 151-160.
- Rosenberger AL (2010) Platyrrhines, PAUP, parallelism, and the Long Lineage Hypothesis: A reply to Kay et al. (2008). *Journal of Human Evolution* 59: 214-217.
- Rosenberger AL & MF Tejedor (2013) The misbegotten: long lineages, long branches and the interrelationships of *Aotus*, *Callicebus* and the saki-uakaris. In: Barnett AL, Veiga S, Ferrari S & MN Norconk (eds.) *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 13-22.
- Schneider MPC, Czelusniak J & M Goodman (1996) Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates) based on two unlinked nuclear genes: IRBO intron 1 and e-globin sequences. *American Journal of Physical Anthropology* 100:153-179.
- Tamura KD, Peterson N, Peterson G, Stecher M, Nei M & S Kumar (2011) MEGA 5: molecular evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28:2731-2739.
- Wiens JJ (2009) Estimating rates and patterns of morphological evolution from phylogenies: lessons in limb lability from Australian *Lerista* lizards. *Journal of Biology* 8:19.
- Wildman DE, Jameson NM, Opazo JC & SV Yi (2009) A fully resolved genus level phylogeny of neotropical Primates (Platyrrhini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53:694-702.
- Yang Z & B Rannala (2012) Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nature Reviews Genetics* 13:303-314.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD & WL Fink (2004) *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press. London, UK. 443 pp.

La identidad de la Primatología argentina: un análisis preliminar

Mariela Nieves^{1,2*}, Ana Liza Tropea¹ y Marta Dolores Mudry^{1,2}

¹Grupo de Investigación en Biología Evolutiva, Depto. EGE-FCEyN, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

²Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEB), CONICET.

*mnieves@ege.fcen.uba.ar

Resumen

La Primatología constituye una disciplina muy amplia cuyos límites temáticos son aún objeto de debate. Para establecer la identidad particular de la Primatología en Argentina en el contexto latinoamericano, es preciso identificar los factores que modelaron su perfil disciplinar. En este trabajo analizamos algunos aspectos formales y conceptuales que ayudaron a consolidar las investigaciones primatológicas en nuestro país. Como conclusiones generales podemos destacar, en primer lugar, que la Primatología argentina nació como rama de las investigaciones biológicas y que, solo recientemente, confluye hacia la Antropología Biológica en donde se radica formalmente. En segundo lugar, esta disciplina asumió un sesgo descriptivo hacia distintos aspectos de la variación observada en primates neotropicales. Este diagnóstico evidencia la falta de estudios evolutivos para comprender el «fenómeno primate» y nos permite proponer nuevas direcciones para proyectos futuros. Consideramos necesario desarrollar aspectos teóricos postergados que nos permitan repensar temas vinculados con la sistemática, la diversidad y los procesos evolutivos que modelaron la biología de este grupo de primates.

Abstract

The identity of Argentinian Primatology: a preliminary analysis

Primatology is a very broad discipline whose subject boundaries are still under discussion. To define the identity of Primatology in Argentina in a Latin American context, it is necessary to determine which factors shaped its profile. In this paper we analyze some formal and conceptual aspects that help to consolidate primatological research in our country. As general conclusions we emphasize, first, that the Primatology in Argentina was born as a branch of Biology and, only recently, converged toward the Anthropology field where it formally lies. Second, Argentinian Primatology assumed a descriptive bias around the observed variation in Neotropical primates. The lack of evolutionary approaches to understand the local primate phenomenon allows us to propose new insights for our future projects. It is necessary to develop theoretical aspects to understand the available descriptive results in a unique, historical perspective that enable us to rethink neglected topics linked to systematic, diversity and evolutionary issues that shaped the biology of this group of primates.

Key words

Palabras clave

Anthropology, Biology, Evolution, future challenges.

Antropología, Biología, Evolución, futuros desafíos.

La Primatología es un área del saber científico que estudia a los primates, un Orden muy diverso dentro del grupo de los mamíferos cuya trayectoria evolutiva comenzó hace aproximadamente 70 millones de años (Tejedor 2013). Esta disciplina puede ser caracterizada, a su vez, mediante las preguntas que se formulan los especialistas (Setchell 2013). A modo de ejemplo podemos mencionar: ¿cuántas especies de primates existen?, ¿cuáles son los caracteres útiles para definir especies dentro del Orden?, ¿cómo podemos conservar las especies de primates vivientes de cara a los cambios globales?, ¿poseen «cultura» los primates no humanos?, ¿qué factores regulan el tamaño de las poblaciones naturales?, entre muchas otras preguntas de interés común.

En un interesante sondeo de opinión, Setchell (2013) identificó que las preguntas relevantes dentro de la comunidad internacional de primatólogos se pueden agrupar en torno a once ejes principales, a saber: (i) conservación; (ii) evolución de la socialidad y el comportamiento social; (iii) cerebro y cognición; (iv) biología evolutiva; (v) interacción humano-primates y cuestiones éticas; (vi) alimentación; (vii) otros aspectos de su ecología; (viii) historia de vida; (ix) eco-patologías; (x) investigación (médica) aplicada y; (xi) promoción de la primatología. Estos ejes intentan delimitar el escenario internacional actual de la Primatología, que es general y abarcativo y que ha sido, por otra parte, objeto de discusión (Hopper *et al.* 2014). Sin embargo, constituyen un prometedor punto de partida para pensar la identidad de la disciplina. Por lo tanto, a la hora de caracterizar la Primatología a escalas regionales como Latinoamérica, o a escala local como México, Colombia, Brasil o Argentina, resulta necesario identificar en primera instancia cuál ha sido el subconjunto específico de temas que motivaron las investigaciones en dichas áreas.

Otra cuestión que hay que analizar a la hora de pensar la Primatología en nuestra región consiste en la relación con los estudios sobre la especie humana. *Homo sapiens* también forma parte del Orden Primates y constituye un resultado contingente de su proceso evolutivo. Es por ello que cabría esperar que el estudio del ser humano constituya un campo especializado del saber primatológico. Sin embargo, las disciplinas involucradas en el estudio de los primates en sentido amplio no se dividen según esta lógica evolutiva sino más bien en cuanto a su objeto de estudio. Al ser considerado *Homo sapiens* una especie particular dentro del Orden Primates –no tanto por su biología como por su dimensión social y cultural– su estudio se enmarca en el ámbito de la Antropología y sus diferentes ramas. En

consecuencia, la Primatología se ha consolidado como una disciplina abocada al estudio de primates no humanos, muchas veces referidos solamente como primates (Fuentes 2012; Hopper *et al.* 2014). A pesar de esta división histórica, los puntos de contacto entre la Antropología y la Primatología son evidentes y han generado tanto puentes como tensiones a la hora de analizar los respectivos procesos de consolidación disciplinar. Consideramos entonces que, para poder caracterizar la Primatología en Latinoamérica y en particular en Argentina, es preciso analizar el tipo de relación que se ha forjado entre ambos cuerpos de saberes a lo largo del tiempo.

Este complejo escenario nos lleva a plantear un objetivo central para el presente trabajo: caracterizar la identidad de la Primatología argentina contemporánea a la luz de su proceso particular de consolidación como disciplina científica en el contexto regional latinoamericano. Para ello, se analizarán dos aspectos principales: aspectos formales o institucionales y; aspectos conceptuales vinculados al estudio de los primates. Si bien ambos niveles se hallan entrelazados y por ende, su división es arbitraria, por cuestiones de claridad y orden para nuestra argumentación los analizaremos por separado.

En primer lugar, limitamos el análisis de los *aspectos formales* a la creación y consolidación de espacios institucionalmente reconocidos para el desarrollo de la Primatología, entre ellos Sociedades Primatológicas a escala internacional, regional o local que impulsan y legitiman la diversidad de estudios científicos sobre los primates. Esta decisión se funda en que consideramos que estas sociedades cumplen un rol fundamental en cualquier proceso de consolidación disciplinar, y en particular el de la Primatología, en la medida que aportan identidad a los diversos trabajos que reúnen, enmarcando y unificando a los mismos a partir de objetivos societarios, científicos y educativos comunes.

En segundo lugar, el análisis de los *aspectos conceptuales* –es decir las preguntas, los objetivos y los marcos teóricos y metodológicos asumidos en las investigaciones– permite identificar cuáles han sido y cuáles son los tipos de problemas que ocupan a los primatólogos argentinos, es decir, el conjunto de ejes que modelaron la disciplina localmente aportándole identidad. Este «diagnóstico» disciplinar nos permitirá, a su vez, clarificar la relación de la Primatología con la Antropología e identificar las áreas de vacancia en las investigaciones primatológicas locales planteando algunos desafíos para el futuro cercano de nuestros proyectos.

Por último, nos resulta importante precisar que este trabajo no constituye un ensayo histórico exhaustivo del proceso de consolidación de la Primatología, ni en Argentina ni en Latinoamérica. Si bien algunos autores han abordado esta cuestión histórica, en general, el análisis se limita a escalas geográficas acotadas (Arditi *et al.* 1989; Vera Cortés 2003; Platas Neri 2007; Zunino & Kowalewski 2008; Oklander *et al.* 2011, Ortega *et al.* 2014; Bicca-Marques 2016, Mudry & Zunino 2015; Nieves *et al.* 2015).

La Primatología como disciplina: aspectos formales

Existe cierto consenso entre los especialistas en situar el inicio formal de la Primatología como disciplina a principios del siglo XX en Norteamérica (Platas Neri 2007; Fuentes 2012; Riley 2013; Bicca-Marques 2016). En ese momento, se identifica una creciente necesidad de los primatólogos de reunirse en sociedades científicas con objetivos comunes que definan «la misión» de la disciplina, marcando la fundación de un espacio de intereses heterogéneos entre los que podemos encontrar tanto los temas estudiados por los primatólogos como aquellos de especialistas en Antropología Biológica. La primera sociedad con estas características fue la Asociación de Antropología Americana (AAA), fundada en 1902 y que, desde entonces, aborda problemas vinculados con la evolución humana y la historia natural donde una de las ramas se relaciona estrechamente con la Primatología. Pasaron varias décadas hasta que, en algunas regiones, comenzó a reconocerse a la Primatología como un área del saber con derecho propio, independiente de la Antropología. En este contexto podemos situar la fundación de las sociedades primatológicas más antiguas como la Sociedad Internacional de Primatología (IPS, por su sigla en inglés) en 1964, y la Sociedad de Primatología de Gran Bretaña en 1967. En Estados Unidos, la escisión disciplinar se produjo recién en 1975 con la fundación de la Sociedad Primatológica de Estados Unidos (ASP, por su sigla en inglés). Más tarde surgieron las asociaciones de primatólogos en países como Italia (1982), Japón (1985), Francia (1987), Alemania (1989), Bélgica (1992), e incluso algunas sociedades regionales como la de Australasia (1982) (Primate Info Net). En 1989, un grupo de investigadores europeos y americanos en el campo de la antropología estableció la Asociación Europea de Antropólogos Sociales (EASA), una importante organización profesional

para los antropólogos que trabajan en toda Europa. Desde entonces, EASA busca avanzar en el estado de la antropología en Europa y contribuir al proyecto de una Antropología Global o Antropología del Mundo. Estos académicos también abordan temáticas propias de la reconstrucción del pasado histórico social de las poblaciones humanas, y en ciertos encuentros, trataron profundamente el tema de evolución de primates humanos y en menor proporción, de los primates no humanos. Recién para el año 1993 se escinden ambos campos de conocimiento y se funda la Sociedad Europea de Primatología.

Por su parte, en Latinoamérica, el camino transitado por la disciplina en los distintos países fue diferente al caso norteamericano y europeo. Respecto al origen de la Primatología en Brasil, el mismo se halla ligado a problemas de carácter biológico, como por ejemplo la ecología y la taxonomía de las especies locales de primates neotropicales (Bicca-Marques 2016). En palabras del Dr. Bicca-Marques:

«(...) Mientras que algunos zoólogos han publicado artículos sobre monos brasileños desde al menos la década de 1950, Adelmar F. Coimbra-Filho (entonces en el zoológico de Río de Janeiro) puede ser considerado como el fundador de la Primatología en Brasil. Su investigación sobre la biología del tití león dorado (Leontopithecus rosalia) en cautiverio y en la naturaleza desde la década de 1960 representa un punto de referencia en esta especialidad. En la segunda mitad de la década de 1970, algunos investigadores de campo pioneros de la Primatología en Brasil comienzan sus estudios. Entre ellos se encontraban el brasileño José Márcio C. Ayres y el británico Anthony B. Rylands. La Sociedad Brasileña de Primatología se fundó en 1979 y Fernando Dias de Ávila-Pires fue su primer presidente. Desde principios de la década de 1980, un equipo de la Universidad Federal de Minas Gerais liderado por Célio M. C. Valle, que recluta A. B. Rylands y Gustavo A. B. da Fonseca, juega un papel importante en la Primatología brasileña. La formación de recursos humanos en el comienzo de la Primatología nacional era incipiente y concentrada en pocas universidades. En el área de posgrado, no habían tutores primatólogos con doctorado en los programas del país. La formación de primatólogos jóvenes dio un salto cualitativo con la realización de seis Cursos de Especialización en Primatología, concebidos y coordinados por Milton Thiago de Mello de la Universidad de Brasilia, en el período de

1983 a 1989. El hecho de que muchos graduados siguieron carreras en la especialidad, continuando sus estudios de Maestría y Doctorado en Brasil o en el extranjero, y que una parte significativa de la investigación científica y la formación de recursos humanos en Primatología en Brasil desde la década de 1990, y especialmente desde el cambio de milenio, ha sido desarrollada por estos graduados y las diversas generaciones que ellos han orientado son una fuerte evidencia del éxito de los cursos de Prof. Milton –como son conocidos–» (Bicca-Marques 2015: com. pers.).

Durante la Reunión Científica Regional de Animales de Laboratorio (ICLAS) en la Escuela Paulista de Medicina en la ciudad de Aguas de Lindóia, Estado de São Paulo, Brasil, en 1986, se funda formalmente la Sociedad Latinoamericana de Primatología (SLAP/SLAPrim) y Milton Thiago de Mello es su primer presidente. La SLAPrim se constituye como una sociedad científica cuyos esfuerzos irían encaminados al desarrollo de la Primatología, a través del intercambio y la cooperación entre científicos e instituciones que permitiera la promoción de actividades multidisciplinarias en aras del conocimiento y conservación de primates. Con este propósito se buscaba también la formación y entrenamiento de nuevos primatólogos. Posteriormente, esta sociedad se mantuvo inactiva y retoma sus actividades en el año 2012, bajo la presidencia del Dr. Domingo Canales Espinosa (slaprim.org). Asimismo, en Latinoamérica, otras sociedades primatológicas de carácter nacional fueron fundadas entre 1979 y 1993, entre ellas, en Brasil, Costa Rica, Ecuador, México, Paraguay, Panamá, Perú y más tardíamente, con posterioridad al año 2000, en Colombia, Venezuela y Cuba (Primate Info Net). En el caso de Bolivia, los intereses de los primatólogos no se encuentran reunidos a través de una Sociedad Científica sino que sus investigaciones se enmarcan en un ámbito más general, el de la Asociación Boliviana de Investigadores en Mamíferos (ABIMA), confiriéndole al estudio de los primates una mirada biológica tradicional (Tarifa 2005).

En Argentina, al igual que en Bolivia, los avances en las investigaciones primatológicas que se desarrollaban en los límites de nuestras fronteras y países vecinos en forma desarticulada, tanto en ecología como en genética o en comportamiento, así como en taxonomía y distribución geográfica, se discutían en el ámbito de la mastozoología, o en jornadas y congresos de cada una de las especialidades antes referidas, marcando la confluencia de los primatólogos argentinos en un ámbito científico de corte biológico.

Sin embargo, esta identificación biológica de los trabajos primatológicos argentinos no se cristalizó formalmente y va a desafiarse posteriormente.

Hacia fines de la década del 1980 comienza a reunirse un grupo de antropólogos y biólogos de distintas partes del país con el objeto de unificar criterios de enseñanza y de intercambiar conocimiento sobre la tarea desarrollada por cada uno de los grupos participantes, todos ellos, docentes e investigadores de cátedras de antropología biológica y de materias afines, de las universidades de Buenos Aires, La Plata, Río Cuarto y Patagonia. Recién en el año 1993 se crea la Asociación de Antropología Biológica de Argentina (AABA) y se realizan las primeras Jornadas Nacionales de Antropología Biológica en La Plata, Buenos Aires. En este momento no se incluyeron los aportes de las investigaciones de los primates neotropicales producidos localmente. Tuvieron que transcurrir 10 años desde la creación de la AABA para que los primatólogos se incorporaran a estas reuniones. Para el año 2003, un grupo de primatólogos argentinos asistieron por primera vez a las Jornadas Nacionales de Antropología Biológica en la ciudad de Catamarca, donde se presentaron trabajos a campo de monos en el litoral de Corrientes y estudios de carácter ecológico y comportamental de primates neotropicales del noroeste argentino. Podemos considerar este hito como el primer y único acercamiento entre la Primatología y la Antropología Biológica que se ha producido en Latinoamérica hasta la actualidad. En este contexto, en 2009 durante la reunión bianual de la AABA en la ciudad de Puerto Madryn, provincia de Chubut, Argentina, se reúne una masa crítica de primatólogos de diferentes generaciones y áreas de investigación –principalmente ecología, genética y paleontología– que acuerdan constituirse en fundadores de la Asociación Primatológica Argentina (AprimA). En esa primera asamblea se designa una comisión directiva con el objetivo de generar un espacio de comunicación de los trabajos realizados por los distintos grupos de investigación y propender a generar cursos de capacitación y todo tipo de nexos que tendieran a afianzar y estimular los trabajos primatológicos en el país. Desde entonces, la AprimA se mantuvo activa y en forma ininterrumpida desde 2009, sus miembros participan regularmente a las jornadas de la AABA a través de simposios específicos e inclusive como miembros del comité organizador de las mismas, al mismo tiempo que mantuvieron la asistencia, aunque aisladamente, en las reuniones de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Sociedad Argentina de Genética (SAG) y de Ecología (RAE). El interés renovado sobre el quehacer pri-

matológico propició, en 2013, un cambio en la conformación de la comisión directiva dándole un carácter federal y el compromiso de afianzar y consolidar AprimA. Hoy, con objetivos comunes renovados, así como también un mayor número de miembros, la Asociación de Primatología Argentina tiene participación activa en la IPS y en la ASP y forma parte de la comisión directiva de la SLAPrim (AprimA web). De esta manera, la Primatología argentina fue modelando su identidad, adquiriendo un perfil institucional, societario y científico particular en la región latinoamericana. En la próxima sección analizaremos en detalle el tipo de investigaciones primatológicas que cobraron interés en los últimos años en la Argentina.

Si bien este breve recorrido no da cuenta de todos los aspectos formales que determinaron las características de la Primatología en Argentina, al menos permite ilustrar dos puntos importantes de la disciplina en un contexto más general. En primer lugar, que la historia formal de la Primatología es muy reciente, la misma no excede los 55 años si se toma la fundación de la IPS como el punto de inicio. Por lo tanto, no sorprende que muchos especialistas se aboquen a la búsqueda reiterada de una clarificación de los alcances y los límites disciplinares en vistas a modelar su identidad. Esta búsqueda también se tradujo en una gran preocupación de los primatólogos locales. En segundo lugar, como hemos puesto de manifiesto, la Primatología en Latinoamérica, y en particular en Argentina, inició su consolidación siguiendo un camino diferente al recorrido por la disciplina en Estados Unidos y Europa. Mientras que en nuestra región la Primatología surge de la mano de las investigaciones biológicas, en el hemisferio norte parece frecuente encontrar su origen como una rama dentro de los estudios antropológicos (Bicca-Marques 2016). En este sentido, es esperable que los ejes de interés de los especialistas tanto para Latinoamérica como para nuestro país, estén ligados a problemas de corte biológico, más específicamente de los primates neotropicales.

A continuación, nos abocaremos al análisis de los aspectos conceptuales involucrados en los estudios primatológicos argentinos en vistas a dar sustento a esta idea preliminar.

La Primatología en Argentina: ejes de interés

El inicio del estudio de los primates en Argentina, bajo una aproximación naturalista, puede situarse en la década de 1950 con la descripción del hábitat del «Caí» (*Cebus paraguayanus*) que realiza Jorge A. Crespo en la re-

vista mensual del Boletín de la Oficina Sanitaria (Crespo 1950), y con las descripciones de primates que elabora Cabrera en el Catálogo de los Mamíferos de América del Sur (Cabrera 1957). De todos los primates neotropicales, Cabrera se centra en el género *Cebus* y describe la distribución geográfica de *Cebus apella paraguayanus* (Fisher) con presencia hasta el norte de Argentina (extremo sudeste de Jujuy, Salta, Formosa y Chaco), aclarando que no se lo encuentra al este del río Paraná. Cabrera concluyó que, por lo tanto, la especie de primates característica de Misiones debía ser otra, y la clasificó como *Cebus apella nigrinus*, actualmente considerada como *Sapajus nigrinus* (Boubli *et al.* 2012; Lynch-Alfaro *et al.* 2012) aunque esta reasignación taxonómica resulta controvertida (Nieves & Mudry 2016).

Entre fines de la década de 1950 y 1970, en Argentina y en Latinoamérica no se desarrollaron estudios o relevamientos significativos sobre primates. Recién hacia 1975 se crea en la provincia de Corrientes el Centro Argentino de Primates (CAPrim), en el que se centralizan los estudios a campo de especies como *Alouatta caraya* (aullador negro y dorado) y otras propias de la fauna silvestre de la región de Corrientes y zonas aledañas. En CAPrim se realizaban también trabajos en cautiverio con ejemplares de distintas especies de los géneros *Cebus*, *Saimiri*, *Callithrix*, *Aotus* y *Alouatta*, mantenidos en diversos tipos de recintos (cerrados, abiertos y semi-abiertos). Estos estudios analizaban aspectos biológicos de estos primates, entre ellos la dieta, el comportamiento, la reproducción y la genética. Para la misma época, en Buenos Aires, comenzaron a sistematizarse investigaciones primatológicas en la Sección de Paleozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, con el interés focalizado en la descripción del registro fósil asignable al linaje de los primates y el estudio de diversas colecciones de pieles de distintas especies locales (Pucciarelli *et al.* 1990).

Las investigaciones llevadas adelante en estos dos centros, marcaron fuertemente el tipo de estudios primatológicos que se desarrollaron posteriormente en Argentina, dado que CAPrim fue durante muchos años un centro de referencia para todo estudio neontológico referido a primates de la región y la sección de Paleozoología del Museo lo fue en lo referido a estudios paleontológicos. Todos los resultados fueron reunidos en numerosas tesis de grado y de postgrado, informes técnicos y publicaciones en revistas locales principalmente. Es por ello que proponemos situar en esta época el inicio del proceso de delimitación conceptual de la Primatología argentina. Este proceso marcó una clara circunscripción de su objeto de estudio -los primates neotropi-

cales de distribución extrema sur- y los ejes concretos de su estudio, como se mencionó previamente.

Este proceso de consolidación continuó posteriormente ampliando y profundizando los ejes de estudio incorporados por los jóvenes primatólogos en formación. En Formosa, por su parte, en la década de 1980 se inician los estudios de relevamiento biológico y diagnosis de especie del mono nocturno, *Aotus azarai*, a cargo del Dr. Fernández-Duque (Rathbun & Gache 1980; Fernández-Duque & Bravo 1997). En Misiones, bajo este mismo enfoque temático e incorporando el eje comportamental, se desarrollaron trabajos sobre monos caí (Janson & Di Bitteti 1997). Otro eje importante que se incorpora en la década de 1980 es la utilización de los primates como un modelo biológico para investigación, el área de la biomedicina experimental. El Centro de Investigaciones en Reproducción Humana y Experimental (CIRHE) del Instituto Universitario CEMIC se constituye como uno de los 180 centros mundiales nucleados por la Organización Mundial de la Salud para la investigación y desarrollo en salud reproductiva. Para ello, se trabajó experimentalmente con ejemplares del género *Cebus*, manteniendo activo un bioterio de primates hasta muy recientemente. Estos estudios aportaron nuevos conocimientos en el área y sus resultados dieron lugar a una gran cantidad de publicaciones científicas, en las que también se exploraron temas vinculados con el enfoque de las neurociencias (Nagle & Denari 1983; Colombo 1992; Abel *et al.* 1993). Otros aspectos de la investigación en biomedicina se abordaron en la Cátedra de Microbiología, Parasitología e Inmunología de la Facultad de Medicina de la UBA a través de estudios sobre Fiebre Hemorrágica Argentina, con resultados satisfactorios tanto en *Cebus* como en *Callithrix*. Asimismo, tanto en la Facultad de Medicina de la Universidad del Salvador –con una importante colonia de *Cebus* para estudios sobre enfermedad de Chagas– como en el Instituto Dr. Mario Fatala Chabén y la Facultad de Ciencias Médicas de la Universidad Nacional de La Plata –con estudios en *Saimiri* sobre malnutrición y análisis de parámetros craneofaciales asociados– (Arditi *et al.* 1989), se consolidó esta rama del estudio de los primates contribuyendo de forma activa a modelar la identidad que la Primatología fue adquiriendo en Argentina. Muchos de estos investigadores fueron los maestros de las nuevas generaciones de primatólogos que luego se desempeñaron en distintos países de Latinoamérica.

En la actualidad, podemos identificar tanto la continuidad de algunas de estas líneas de investigación como la ampliación del espectro de objetivos abordados. En Cor-

rientes y Chaco, por ejemplo, las investigaciones dirigidas por el Dr. Martín Kowalewski y la Dra. Luciana Oklander –como continuación de las investigaciones desarrolladas por el grupo del Dr. Gabriel Zunino–, abarcan diversos temas entre ellos aspectos ecoepidemiológicos asociados a especies centinelas del género *Alouatta* (Moreno *et al.* 2015), aspectos comportamentales (Zunino *et al.* 2007; Kowalewski & Garber 2010), y de diversidad genética en torno al problema de conservación (Oklander *et al.* 2010; Oklander & Corach 2013). Paralelamente, y con una extensa producción científica en las temáticas de ecología, comportamiento y conservación se encuentran en la provincia de Misiones el grupo de primatólogos fundado por el Dr. Mario Di Bitetti y actualmente dirigido por las Dras. María Celia Baldovino, Ilaria Agostini e Ingrid Holzmann (Di Bitetti 2003; Baldovino & Di Bitetti 2008; Agostini *et al.* 2010). A su vez, otras líneas de trabajo se enmarcan en objetivos taxonómicos generales, conservación y manejo de las especies en cautiverio (Steinberg *et al.* 2014). Por su parte, la caracterización de la diversidad genética en los primates neotropicales también ha sido un eje ampliamente desarrollado por primatólogos argentinos. Desde el aspecto cromosómico, estos estudios se inician en la década de 1980 con la caracterización cariosistémica específica de ejemplares en estado silvestre (Mudry 1982). La continuación de esta línea de trabajo permitió profundizar dos aspectos diferentes en el estudio del grupo de primates de distribución extrema sur, la caracterización citogenética clásica y molecular para resolver cuestiones taxonómicas; y la descripción de reordenamientos estructurales y polimorfismos de heterocromatina para interpretar su posible papel en la evolución del grupo (Nieves *et al.* 2015). Por otra parte, en lo molecular, la diversidad del grupo se ha descrito a partir del análisis de isoenzimas, ADN mitocondrial y nuclear (Ascunze *et al.* 2007; Szapkievich *et al.* 1998; Szapkievich & Mudry 2003; Oklander *et al.* 2004, 2007). En este sentido, la aplicación de la metodología de Hibridación Genómica Comparativa, permitió analizar cuánto comparten y en qué cromosomas específicos se hallan las diferencias entre especies de un mismo género (Nieves *et al.* 2010; Fantini *et al.* 2011, 2016). Todas estos trabajos son complementarios y permitieron reunir resultados acerca de la variabilidad intra e interespecífica de las especies de primates de Argentina contribuyendo a la comprensión de posibles orígenes de estas especies de distribución marginal sur y la importancia de los ríos y corredores verdes como vías de flujo génico (Szapkievich 2001). Inclusive, su análisis en con-

junto ha permitido abordar la interpretación sistemática en el ámbito de familias, proponiendo una filogenia consenso relacionando distintas variables de importancia taxonómica (Steinberg *et al.* 2014).

Hasta aquí, las líneas de trabajo primatológico en Argentina ejemplifican el amplio espectro de problemas abordados desde la perspectiva biológica. A pesar de ello, consideramos que ninguna de estas investigaciones excede la fase descriptiva –según la propuesta de Setchell (2013)– dado que no han incorporado sistemáticamente un marco teórico evolutivo al momento de interpretar sus patrones de variabilidad en términos de procesos que modelaron dicha variabilidad, escenarios especiogénicos y relaciones filogenéticas entre las especies del Orden. Sin embargo, existen dos grupos cuya producción puede ser enmarcada dentro de los estudios de carácter evolutivo por los objetivos particulares que desarrollan y por el alcance de sus interpretaciones en la comprensión de la evolución global del grupo y sus relaciones filogenéticas. En primer lugar, el grupo dirigido por el Dr. Marcelo Tejedor se ha abocado en forma muy productiva al estudio del registro fósil de los primates platirinos, y el lugar que ocupan los primates fósiles del sur de nuestro país (Fleagle & Tejedor 2002; Tejedor 2008, 2013). La interpretación de los patrones de variación anatómica ha motivado la construcción de hipótesis filogenéticas robustas del grupo para la dilucidación de escenarios evolutivos plausibles que den cuenta del origen y diversificación de los platirinos, principalmente. En segundo lugar, el grupo dirigido por el Dr. Iván Pérez, de trayectoria más reciente, estudia la diversificación del grupo bajo una concepción evolutiva relacionando la variación molecular y morfológica entre individuos, especies y géneros de platirinos. Esto permite estimar los tiempos probables de los eventos cladogénicos, la diversidad y riqueza de *taxa* en un dado clado, y los niveles de variación molecular intra e inter clado (Pérez *et al.* 2013; Arístide *et al.* 2015).

Este sucinto recorrido por los temas de investigación, o aspectos conceptuales, que caracterizan el estado de la Primatología en Argentina, explica en alguna medida el fuerte perfil descriptivo que ha ido adoptando la disciplina a lo largo de los últimos 50 años. Este sesgo particular ha devenido en una escasez de investigaciones representativas del resto de los ejes de interés primatológico relevados por Setchell (2013) y Hopper *et al.* (2014). En particular, los trabajos evolutivos han tenido a la fecha un desarrollo escaso en el conjunto de producción de conocimientos disciplinares. Los mismos requieren de desarrollos teóricos

postergados que nos permitan establecer qué conjunto de datos son informativos con respecto a la la sistemática del grupo; cuáles contribuyen al mejor conocimiento de las especies de primates neotropicales actuales, y qué indicadores son pertinentes para estimar los niveles de diversidad genético-poblacional y ecológica en vistas al manejo y conservación. Estos son desafíos aún vigentes para los primatólogos argentinos y latinoamericanos.

Algunas reflexiones finales

A través de este trabajo preliminar acerca de los factores que aportaron identidad a la Primatología en Argentina, hemos podido señalar, por una parte, su fuerte sesgo descriptivo hacia el estudio de los primates neotropicales y, por otra parte, y a diferencia de lo que sucede en el resto de los países de Latinoamérica, hemos destacado su tardía filiación con el ámbito antropológico. En este sentido, se ha podido corroborar que la Primatología es aún un campo de saberes muy diverso cuya identidad, tanto a escala internacional como regional y nacional, es aún un tema pendiente de debate. Sin embargo, para nuestro país, este diagnóstico acerca del nivel de madurez de la disciplina, nos resulta útil para una proyección fértil de los proyectos en el futuro. Bajo un objetivo consensuado de aportar identidad y cohesión a la Primatología argentina, resultaría provechoso poner en valor el camino transitado. Es decir, consideramos importante capitalizar la masa de conocimientos producidos en las décadas pasadas, planteando una verdadera articulación de los mismos dentro de un marco de interpretación evolutivo. Este desafío, aunque no menor, posee una doble ventaja. Por una parte, permitiría aprovechar el carácter descriptivo de la mayor parte de nuestros resultados para la elaboración de patrones conjuntos de variabilidad de los primates en la Argentina, a todo nivel. Y, por otra parte, al intentar comprender dichos patrones de variación en términos de los procesos evolutivos que podrían haberlos modelado, estaríamos construyendo no sólo escenarios plausibles para la evolución de los primates neotropicales, sino también un interesante puente teórico con la Antropología Biológica, ámbito en el que la Primatología argentina parece radicarse con comodidad (Kowalewski *et al.* 2016).

AGRADECIMIENTOS

El presente capítulo fue desarrollado con el apoyo del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y

Técnicas (CONICET) Proyecto PIP 0744 y con el otorgado por la Universidad de Buenos Aires Ciencia y Tecnología (UBACyT) Proyecto X154 MDM. Al mismo tiempo queremos agradecer la bibliografía facilitada por el Dr. Damián Rumiz en lo referente a las actualizaciones de la Primatología en Bolivia y Latinoamérica así como el aporte del Dr. Julio C Bicca-Marques, literalmente incorporado en el texto.

BIBLIOGRAFÍA

- Abel C, Lipina S, Goland J, Barrera S & JA Colombo (1993) Evaluación cognitivo motora en primates *Cebus apella*. *Memorias de la XXXVIII Reunión Científica de la Sociedad Argentina de Investigación Clínica*. Mar del Plata, Argentina. *Medicina (B Aires)* 53(2): 21.
- Agostini I, Holzmann I & MS Di Bitetti (2010) Are howler monkey species ecologically equivalent? Trophic niche overlap in syntopic *Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*. *American Journal of Primatology* 72(2):173-186.
- AprimA web: <https://www.facebook.com/Asoc.Prim.Arg/> (Consultado el 9-X-2016).
- Arditi SA, Mudry MD & AD Brown (1989) Estado actual de la Primatología en Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano* 1(1):43-66.
- Aristide L, Rosenberger AL, Tejedor MF & SI Pérez (2015) Modeling lineage and phenotypic diversification in the New World monkey (Platyrrhini, Primates) radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 375-385.
- Ascunce MS, Hasson E, Mulligan CJ & MD Mudry (2007) Mitochondrial sequence diversity of the southernmost extant New World monkey, *Alouatta caraya*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43:202-215.
- Baldovino MC & MS Di Bitetti (2008) Allonursing in tufted capuchin monkeys (*Cebus nigritus*): milk or pacifier? *Folia Primatologica* 79(2):79-92.
- Bicca-Marques JC (2015) Comunicación personal vía e-mail con la Dra. Mudry MD (15-VIII-2015).
- Bicca-Marques JC (2016) Development of Primatology in Habitat Countries: A View from Brazil. *American Anthropologist* 118(1):140-141.
- Boubli JP, Rylands AB, Farias IP, Alfaro ME & JW Lynch-Alfaro (2012) *Cebus* Phylogenetic Relationships: A Preliminary Reassessment of the Diversity of the Untufted Capuchin Monkeys. *American Journal of Primatology* 74:381-393.
- Cabrera A (1957) Catálogo de los Mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Cs Naturales "Bernardino Rivadavia"*. *Cs Zoológicas* IV(1):158-171.
- Colombo JA (1992) Conferencia sobre Modelo experimental de hemiparkinsonismo en primates. Departamento de Morfología, Facultad de Medicina, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España.
- Crespo JA (1950) Notas sobre el Hábitat del "Cai" en el Norte de Salta. *Boletín de la Oficina Sanitaria Panamericana* 20(7):711-714.
- Di Bitetti MS (2003) Food-associated calls of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigritus*) are functionally referential signals. *Behaviour* 140(5):565-592.
- Fantini L, Mudry MD & M Nieves (2011) Genome Size of Two *Cebus* Species (Primates: Platyrrhini) with a Fertile Hybrid and Their Quantitative Genomic Differences. *Cytogenetic and Genome Research* 135:33-41.
- Fantini L, Jeffery NW, Pierossi P, Gregory TR & M Nieves (2016) Qualitative and quantitative analyses of the genomes and chromosomes of spider monkeys (Primates: Atelidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 118:752-762.
- Fernández-Duque E & S Bravo (1997) Population genetics and conservation of owl monkeys (*Aotus azarai*) in Argentina: a promising field site. *Neotropical Primates* 5(2):48-50.
- Ferre D, Steinberg ER, Albarracín L, Pedrosa A, Hynes V, Duarte A, Mudry MD & N Gorla (2009) Utilización de variables citogenéticas y antropométricas para un eficiente manejo de primates neotropicales en cautiverio. *Investigación Veterinaria* 11(2):99-103.
- Fleagle JG & MF Tejedor (2002) Early platyrrhines of southern South America. En: Hartwig WC (ed.). *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press. Cambridge, England. Pp.161-173.
- Fuentes A (2012) Ethnoprimateology and the Anthropology of the Human-Primate Interface. *Annual Review of Anthropology* 41:101-117.
- Hopper LM, Morgan DB & SR Ross (2014) The Next Direction for Primatology? A Commentary on Setchell (2013) *International Journal of Primatology* DOI 10.1007/s10764-014-9764-6.
- Janson CH & MS Di Bitetti (1997) Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41(1):17-24.
- Kowalewski MM & PA Garber (2010) Mating promiscuity and reproductive tactics in female black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting an island on the Parana River, Argentina. *American Journal of Primatology* 72(8):734-48.
- Kowalewski MM, Urbani B, Tejedor M & L Oklander (2016) Explorando al Orden Primates: La primatología como disciplina bioantropológica. En: Acuña-Alonso V, González-José R & L Madrigal-Díaz (eds.). *Introducción a la Antropología Biológica*. Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica. Buenos Aires, Argentina. Pp. 121-173.
- Lynch-Alfaro JW, Silva JD & 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(4):273-86.
- Martínez MF, Kowalewski MM, Salomón OD & Schijman AG (2016) Molecular characterization of trypanosomatid infections in wild howler monkeys (*Alouatta caraya*) in north-eastern Argentina. *International Journal for Parasitology* 5(2):198-206.
- Moreno ES, Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS, Oklander LI, Kowalewski MM & AL Desbiez (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.
- Mudry MD (1982) *Estudio citogenético en Cebidos Argentinos, su proyección en Taxonomía y Evolución*. Tesis de Doctorado. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. 136 pp.
- Mudry MD & GE Zunino (2015) Brief History of Primatological Advances in Argentina. En: Kowalewski M & LI Oklander (eds.) *La Primatología en Argentina I*. ISBN: 987-98497-1-X. SAREM. In press.
- Nagle CA & J Denari (1983) The *Cebus* monkey. En: Hearn JP (ed.) *Reproduction in the New World Primates*. MTP Press. Lancaster, England. Pp 39-68.
- Nieves M & MD Mudry (2016) Diversity of *Cebus* species from the southern distribution of the genus. En: Ruiz-García M & J Shostell (eds.) *Molecular Population Genetics, Evolutionary Biology and Biological Conservation of Neotropical Primates*. Nova Science Publishers, New York. Pp 115-134.
- Nieves M, Mühlmann M & MD Mudry (2010) *Cebus paraguayanus* and *Cebus nigrinus* (Primates, Platyrrhini): A Comparative Genomic Hybridization Analysis. *Cytogenetic and Genome Research* 128:214-220.
- Nieves M, Steinberg ER, Fantini L, Hassel DL, Bruno GA & MD Mudry (2015) Primates from the inside: genomes and chromosomes. En: Kowalewski M & LI Oklander (eds.) *La Primatología en Argentina I*. ISBN: 987-98497-1-X. SAREM. In press.
- Oklander L & D Corach D (2013) Kinship and Dispersal Patterns in *Alouatta caraya* Inhabiting Continuous and Fragmented Habitats of Argentina. En: *Primates in Fragments*. Springer. New York, EE. UU. Pp: 399-412.
- Oklander LI, Marino M, Zunino GE & D Corach (2004) Preservation and extraction of DNA from feces in howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Neotropical Primates* 12(2):59-63.
- Oklander LI, Zunino GE, Di Fiore A & D Corach (2007) Isolation, characterization and evaluation of 11 autosomal STRs suitable for population studies in black and gold howler monkeys *Alouatta caraya*. *Molecular Ecology Notes* 7(1): 117-120.
- Oklander LI, Kowalewski MM & Corach (2010) Genetic consequences of habitat fragmentation in black-and-gold howler (*Alouatta caraya*) populations from northern Argentina. *International Journal of Primatology* 31(5):813-832.
- Oklander LI, Peker SM & MM Kowalewski (2011) The situation of field primatology in Argentina: recent studies, status and priorities. En: Miranda JMD & ZMB Hirano (eds.). *Primatología no Brasil. Vol. 12*. UFPR/SBPr, Curitiba, Brazil. Pp: 31-50.
- Ortega J, Martínez JL & DG Tirira DG (2014) *Historia de la Mastozoología en Latinoamérica, las Guayanas y el Caribe*. Murciélagos Blanco y Asociación Ecuatoriana de mastozoología, Quito y México DF. México. 315 pp.
- Pérez SI, Tejedor MF, Novo NM & L Aristide (2013) Divergence times and the evolutionary radiation of New World monkeys (Platyrrhini, Primates): an analysis of fossil and molecular data. *Plos One* 8:68029.
- Platas Neri DA (2007) Tras el comportamiento de la Primatología Norteamericana. En: Cerecedo MC & MR Herrera Bautista (eds.) *Estudios de Antropología Biológica*. UNAM. México, XIII: Pp: 77-94.
- Primate Info Net: <http://pin.primat.wisc.edu/> (Consultado el 3-IX-2015).
- Pucciarelli HM, Dressino V & MH Niveiro (1990) Changes in skull components of the squirrel monkey evoked by growth and nutrition: an experimental study. *American Journal of Physical Anthropology* 81(4):535-43.
- Rathbun GB & M Gache (1980) Ecological survey of the night monkey, *Aotus trivirgatus*, in Formosa Province, Argentina. *Primates* 21: 211-219.
- Riley EP (2013) Contemporary Primatology in Anthropology: Beyond the Epistemological Abyss. *American Anthropologist* 115(3):411-422.
- SLAPrim: www.slaprim.org/historia (Consultada el 9-X-2016).
- Setchell JM (2013) Editorial: The Top 10 Questions in Primatology. *International Journal of Primatology* 34: 647-661.
- Steinberg ER, Nieves M, Fantini L & MD Mudry (2014) Primates Karyological Diagnosis and Management Programs Applications. *Journal of Medical Primatology* 43(6):455-67.
- Szapkievich VB (2001) *El río Paraná como modelador del ambiente de la distribución marginal sur de Alouatta caraya* (Primates, Platyrrhini). Tesis de Doctorado. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. 166 pp.
- Szapkievich V & MD Mudry (2003) Polimorfismos genéticos en el mono aullador negro de la Argentina (*Alouatta caraya*). *Historia Natural (Segunda Serie)* II: 37-51.
- Szapkievich VB, Comas CI, Zunino GE & MD Mudry (1998) Análisis de variabilidad proteica en *Alouatta caraya* y *Cebus apella* (Primates: Platyrrhini). *Mastozoología Neotropical* 5:53-59.
- Tarifa T (2005) Desarrollo y perspectivas de la Mastozoología en Bolivia: una historia de pioneros bolivianos y padres extranjeros. *Mastozoología Neotropical* 12(2): 125-132.
- Tejedor MF (2008) The origin and evolution of Neotropical Primates. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 66: 251-269.
- Tejedor MF (2013) Sistemática, evolución y paleobiografía de los primates Platyrrhini. *Revista del Museo de La Plata, Sec. Zoología* 20(176): 20-39.
- Vera Cortés JL (2003) De primates, humanos y relaciones disciplinares. *Cuicuilco* 10 (28):1-10.
- Zunino GE, Kowalewski MM, Oklander LI & V Gonzalez (2007) Habitat fragmentation and population size of the black and gold howler monkey (*Alouatta caraya*) in a semi-deciduous forest in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 69(9):966-975.
- Zunino GE & MM Kowalewski (2008) Primate research and conservation in northern Argentina: the field station Corrientes (Estación Biológica de Usos Múltiples-EBCo). *Tropical Conservation Science* 1(2):140-150.

Entendiendo los monos nocturnos (*Aotus azarae*) en la Argentina: veinte años de aportes científicos del Proyecto Mirikiná

Alba García de la Chica*^{1,2} y Eduardo Fernández-Duque^{1,3,4}

¹Proyecto Mirikiná, Fundación E.C.O. Formosa, Argentina.

²Universidad de Barcelona, Barcelona, España.

³Department of Anthropology, Yale University, New Haven, EE. UU.

⁴Universidad Nacional de Formosa, Formosa, Argentina.

*alba.delachica@gmail.com

Resumen

El género *Aotus* cuenta con una amplia distribución a lo largo de Latinoamérica. En el noroeste de Argentina, se encuentra la provincia de Formosa inmersa en la ecorregión del Chaco Húmedo, donde el Proyecto Mirikiná estudia al mono mirikiná (*Aotus azarae*) desde 1996. Entre las peculiaridades de esta especie podemos destacar que es uno de los pocos primates socialmente monógamos que exhibe un extenso cuidado de las crías por parte del macho adulto del grupo; así como también, sus hábitos de vida catemerales, que incluyen actividad tanto durante las horas del día como de la noche. La observación de los grupos de mirikiná a la luz del día, ha permitido al equipo del proyecto llevar a cabo estudios demográficos, ecológicos, endocrinológicos y comportamentales, pudiendo centrar sus objetivos en el estudio de la evolución de las relaciones de pareja y el cuidado biparental de las crías, como una forma de contribuir a un mejor entendimiento del comportamiento social y reproductivo en los seres humanos.

Abstract

Understanding the Owl Monkeys (*Aotus azarae*) in Argentina: Twenty years of scientific contributions of Mirikiná Project

Genus *Aotus* has a wide distribution throughout Latin America. In northeastern Argentina, the Province of Formosa within the Humid Chaco ecoregion, host the Owl Monkey Project that studies the Azara's Owl Monkeys (*Aotus azarae*) since 1996. Among the uniqueness of this species, it is worth noticing that is one of the few socially monogamous primates that also exhibits extensive paternal care. *Aotus azarae* is also unique because of their cathemeral habits, the Azara's owl monkeys present activity both during the day and the night. The possibility of observing owl monkey groups during daylight, has allowed the project team to conduct demographic, ecological, endocrinological and behavioral studies, focusing their goals in the study of the evolution of pair-bonding and biparental care of infants, as a way of contributing to a better understanding of the evolution of human social and reproductive behavior.

Palabras clave Key words

Catemerality, cuidado paternal, monogamia, vínculo de pareja.
Cathemerality, pair-bond, paternal care, monogamy.

INTRODUCCIÓN

En el siguiente capítulo, hacemos una revisión de un primate largamente extendido por la geografía de Latinoamérica que exhibe unas características únicas entre los antropoideos. Por un lado, su actividad catemeral, muy relacionada con la fase lunar, presenta momentos de mayor actividad principalmente al amanecer y al atardecer; y por otro, se caracterizan por poseer extenso cuidado de las crías por parte de los machos adultos de los grupos. Los primates arriba descritos son los monos nocturnos o mirikinas. Estos viven en grupos pequeños, de dos a seis individuos, generalmente formados por una pareja heterosexual de dos adultos y su descendencia. Los adultos forman vínculos emocionales estables entre ellos y a pesar de ser un sistema poco común en mamíferos, la población de mirikina (*Aotus azarae*) de Formosa presenta monogamia tanto social como genética. Actualmente, entre las perspectivas más consideradas para comprender la monogamia y el vínculo de pareja se destacan las hipótesis del «Alivio maternal», de la «Ventaja Genética» y de la «Estrategia de Apareamiento». Dichas hipótesis son detalladas en esta contribución y finalmente contrastadas con los datos a largo plazo de las poblaciones de mirikinas del norte de Argentina.

Actualmente, entre las perspectivas más consideradas para mejorar el entendimiento de este fenómeno se destacan las hipótesis del «Alivio maternal», de la «Ventaja Genética» y de la «Estrategia de Apareamiento».

Los monos nocturnos de Latinoamérica

En 1961, Ringuelet escribió «Cualquier territorio suficientemente extenso como para diversificarse en más de un tipo de ambiente físico general, mostrará más de un tipo de vegetación y de comunidad faunística». Así, la República Argentina, con su gran extensión territorial de 3,7 millones de km² de superficie muestra dieciocho ecorregiones diferentes en fauna, flora y sociedades (Burkart *et al.* 1999). Solo en la provincia de Formosa, al noreste del país, se registran dos ecorregiones diferentes, el Chaco seco y el Chaco húmedo; siendo este último una de las ecorregiones con mayor biodiversidad del país y del cono sur del continente americano. Esto convierte al Chaco argentino no solo en una zona importante de conservar, sino también en un lugar idóneo para el estudio de las especies que lo con-

forman. De hecho, de especial interés científico para los primatólogos es la presencia del mono mirikiná, *Aotus azarae*, en esta región de Latinoamérica (Figura 1).

El género *Aotus* se diferencia del resto de los primates del mundo por dos características prácticamente únicas dentro de estos mamíferos. Es el único antropoideo que presenta hábitos de vida nocturna y uno de los pocos primates socialmente monógamos con un extenso cuidado de las crías por parte del macho adulto del grupo (Fernández-Duque 2011). Estas características hacen de los monos nocturnos un género particularmente interesante desde el punto de vista científico y evolutivo.

También llamados martejas, micos de noche o mirikinás, en 1983, Hershkovitz reconoció 9 especies distintas en el género organizadas en dos grupos con diferente coloración y distribución geográfica: el grupo de cuello gris al norte del río Amazonas y el de cuello rojo al sur. Actualmente, tras numerosas revisiones taxonómicas, la literatura establece al menos siete especies en el grupo de cuello gris (*A. lemurinus*, *A. zonalis*, *A. brumbacki*, *A. griseimembra*, *A. vociferans*, *A. trivirgatus*, y probablemente algunas otras especies aún no descritas en el este de Colombia); y cuatro especies en el grupo de cuello rojo, entre las que se encuentran *A. miconax*, *A. nancymae*, *A. nigriceps*, y *A. azarae*, (Mudry de Pargament *et al.* 1984; Mudry *et al.* 1990; Pieczarka *et al.* 1993). Aunque su distribución es amplia a lo largo de Sudamérica, desde Panamá hasta Argentina, el hecho de que sean primates de pequeño tamaño (aproximadamente 1 kg), arborícolas y con hábitos nocturnos, hace de ellos un objeto de estudio, cuanto menos complicado, y en gran parte de su distribución largamente desconocido.

Aotus azarae es la especie que se encuentra presente en la provincia de Formosa (Rathbun & Gache, 1980; Zunino *et al.* 1985; Fernández-Duque *et al.* 2001) y la que ha sido objeto de estudios del Proyecto Mirikiná desde 1996. A fines de los años 90, Eduardo Fernández-Duque y Claudia Vallengia crearon la Fundación E.C.O. (Ecología del Chaco Oriental) en dicha provincia de Argentina con el fin de promover la educación en la región. Inserto en el quehacer institucional de la fundación, actualmente el Proyecto Mirikiná está compuesto por un grupo interdisciplinario de profesionales que incluye biólogos, antropólogos,

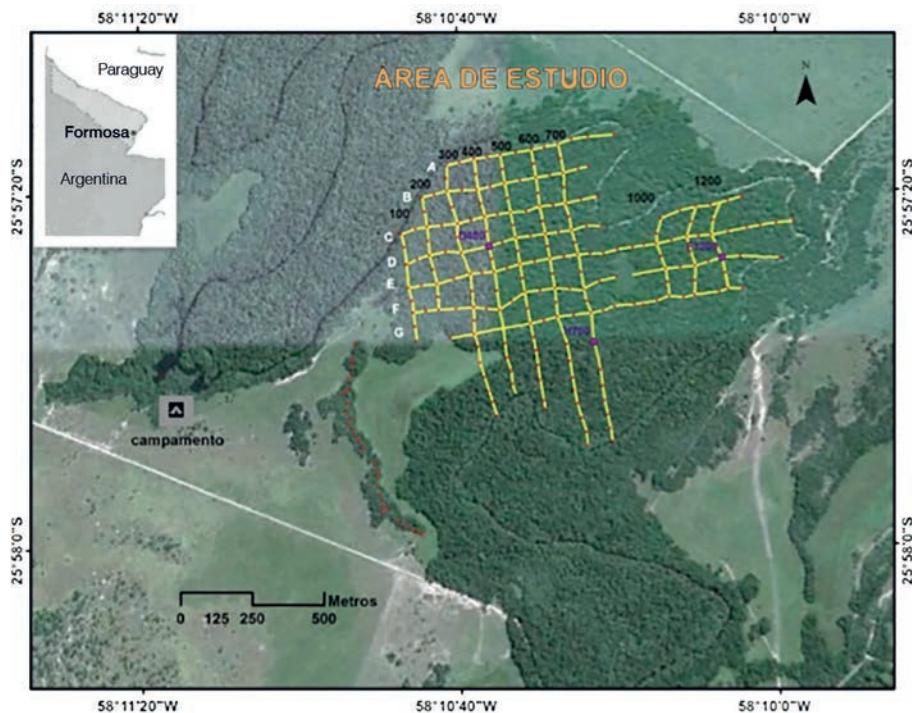


Figura 1. Mapa del área de estudio del Proyecto Mirikiná situada dentro de la Estancia Guaycolec (Lat. S 58° 11' O, 25° 58') en la Provincia de Formosa, Argentina. En amarillo las principales transectos utilizadas por los investigadores a través de los bosques en galería.

psicólogos, veterinarios, educadores y técnicos de campo, quienes colaboran en el desarrollo de estudios demográficos, ecológicos, comportamentales, genéticos y endocrinológicos de los monos mirikiná. Los

diversos estudios se llevan adelante con la participación de estudiantes e investigadores de numerosos países latinoamericanos y del resto del mundo. La dieta de los monos nocturnos es principalmente frugívora (*A. nigriceps*: Wright 1985, 1986; *A. vociferans*: Puertas *et al.* 1992; *A. a. azarae*: van der Heide *et al.* 2012; Fernández-Duque & van der Heide 2013) aunque el consumo de hojas constituye un porcentaje importante en *A. azarae*, llegando incluso al 40 % del total de su dieta (*A.a. azarae*: Arditi & Placci 1990, Fernández-Duque & van der Heide 2013). Las flores e insectos parecen ser ítems a considerar en su alimentación, pero la dificultad de cuantificación por cuestiones de disponibilidad (flores *A.a. azarae*: Fernández-Duque *et al.* 2002) o de posibilidad de registro observacional (insectos) ha limitado la información existente con respecto a este aspecto de la dieta.



Figura 2. Familia de *Aotus azarae* del área de estudio del Proyecto Mirikiná en Formosa, Argentina. El grupo está compuesto por un infante (segundo a la derecha) posicionado entre los dos adultos y sus dos hermanos mayores (primero y segundo a la izquierda). Fotografía de M. Corley/Proyecto Mirikiná, Formosa-Argentina.

El tamaño de grupo varía entre dos y seis individuos (Fernández-Duque 2011) y está generalmente conformado por una pareja heterosexual de adultos, una cría aún dependiente y uno o dos juveniles o subadultos (Figura 2). Nunca se ha observado más de una hembra reproductora en un mismo grupo, o más de un macho adulto cuidando a la cría. Estos grupos son territoriales y suelen ocupar áreas bien definidas que en ocasiones se superponen ligeramente con grupos «vecinos», lo que da lugar a enfrentamientos intergrupales frecuentes (García & Braza 1987; García-Yuste 1989; Solano 1995), siendo los en-

cuentros más violentos los que implican a individuos «solitarios».

El mirikiná de la provincia de Formosa, Argentina

Si bien el género *Aotus* ha sido un grupo de primates complejo de estudiar debido a sus hábitos nocturnos, el mono mirikiná del Chaco Argentino y Paraguayo, a diferencia del resto de las especies del género, presenta también actividad durante el día. Este patrón de actividad nocturna y diurna se denomina catemeralidad (Tattersall 1987). En Formosa, los mayores picos de actividad de los monos mirikiná se registran durante el amanecer y el atardecer, estando los patrones de actividad estrechamente relacionados con la fase lunar (Fernández-Duque *et al.* 2010). De tal modo, durante los periodos de luna llena, cuando la luminosidad durante la noche es elevada, la actividad diurna de los mirikiná se ve reducida; mientras que en los periodos de luna nueva, con escasa luminosidad nocturna, los mirikiná presentan más actividad durante el día.

El hecho de que los monos nocturnos de Argentina tengan actividad a la luz del día, ha permitido a los investigadores del Proyecto Mirikiná la observación y el registro sistemático de numerosas conductas no citadas anteriormente en la literatura. De tal modo, a pesar de que generalmente los grupos están conformados por parejas y sus descendientes, los individuos «solitarios» son un aspecto importante a la hora de entender la organización social de los mirikiná. Obviamente, la observación de un solo individuo de pequeño tamaño durante la noche, es una labor en exceso complicada para cualquier primatólogo. En Formosa, las horas de actividad diurna nos han permitido tener una visión más general de este fenómeno. En nuestra área de estudio el 25-30 % de los adultos no pertenecen a ningún grupo; son individuos que se dispersaron de su grupo natal y se encuentran buscando una posibilidad reproductora en un grupo diferente a aquel en el que nacieron. Los solitarios intentan reemplazar a los adultos residentes en grupos, los reemplazos son comunes y se producen en la misma proporción en machos y hembras (27 reemplazos de hembras y 23 de machos en 10 años), casi siempre por la intrusión del solitario y no debido a que algún miembro de la pareja se marche (Fernández-Duque & Huck 2013).

Los mirikiná alcanzan la madurez sexual aproximadamente a los cuatro años (Fernández-Duque 2011),

y en la población de Formosa, la primera reproducción se registró a la edad de cinco años (Huck & Fernández-Duque 2011). Las cópulas son difíciles de observar ya que su duración es muy corta y la visibilidad no siempre adecuada por lo que su cuantificación en la literatura es escasa, pero como suele ser en otras especies monógamas, las cópulas son relativamente infrecuentes. Aún así, las hembras generalmente producen una cría al año con una marcada estacionalidad en la reproducción. En nuestra población, el 88 % de los nacimientos se observaron en un periodo de ocho semanas comprendidas entre finales de septiembre y finales de noviembre (Fernández-Duque *et al.* 2002).

La vida en pareja

Como se mencionó anteriormente, los monos nocturnos o mirikiná han sido descritos como socialmente monógamos. Ya en 1980, Wittenberg & Tilson definieron la monogamia como «una asociación prolongada y una relación de apareamiento esencialmente exclusiva entre un macho y una hembra». La monogamia ha sido un tema de interés durante décadas en la primatología, así como en la biología evolutiva, la ecología, la psicología e incluso la economía (Benshoof & Thornhill 1979; Dewsbury 1988; Fuentes 1998; Gould *et al.* 2008). Este tipo de organización es poco usual en mamíferos debido a ciertos aspectos de la biología reproductiva. En primer lugar, el potencial reproductivo intrínseco de las hembras en primates es muy bajo, ya que generalmente el periodo de lactancia no es solapado por la gestación. Esto se traduce en una imposibilidad, o mayor dificultad de embarazo, durante el tiempo en el que las hembras tienen crías dependientes de la lactancia. De tal modo, si un macho quiere aumentar sus posibilidades de éxito en la reproducción se esperaría que copulase con el mayor número de hembras posible, en lugar de limitarse a una única pareja cuyo potencial reproductivo se ve limitado temporalmente. Por otra parte, aún habiéndose reproducido con una hembra en particular, la fertilización interna que ocurre en mamíferos y primates, genera una incertidumbre de paternidad que condiciona evolutivamente los beneficios asociados a permanecer junto a dicha hembra una vez producida la concepción.

En la literatura existe una importante variación en las estimaciones de especies de primates socialmente monógamas. Una revisión reciente sugiere que el 29 % de las especies lo son (Lukas & Clutton-Brock 2013),

mientras que en otros casos sólo se encontró un 3% de especies de primates que realmente presente este patrón de apareamiento (Fuentes 1998). Así mismo, cada vez con más frecuencia, y de manera relacionada, se está utilizando el término vínculo de pareja (*pair-bond* o *pair living*) para categorizar especies que viven o presentan este tipo de reproducción. En este contexto el vínculo de pareja se considera como una afiliación de larga duración que incluye intimidad, contacto sexual, proximidad y una conexión emocional. La respuesta a por qué especies de primates de pequeño tamaño presentan dicha organización social en vez de beneficiarse de las ventajas (como la detección de predadores) de la vida en grupos de mayor tamaño debe ser respondida desde una amplia perspectiva, teniendo en cuenta las diferencias ecológicas de cada especie. De tal modo, Kappeler & van Schaik (2002) proponen que la vida en pareja en el caso de especies principalmente nocturnas como *Aotus*, podría facilitar los desplazamientos durante la noche o hacer más sencillo mantenerse escondido durante el día.

Así pues, ambos conceptos, monogamia o vida en pareja, están estrechamente relacionados cuando hablamos de especies que, como el mirikiná, viven en grupos de dos adultos heterosexuales más su descendencia. Se ha propuesto denominar como monogamia el patrón de apareamiento de los mirikiná y como «vida en pareja» a la organización social que presentan en el grupo.

Para la población de *Aotus azarae* de Formosa, recientemente, Huck *et al.* (2014 a) publicaron los resultados de un estudio donde encontraron no sólo monogamia social en dicha especie, si no también genética. Mediante el análisis de muestras biológicas en 35 infantes nacidos en 17 parejas diferentes, los autores encontraron que en el 100 % de los casos, el macho adulto del grupo era el individuo con mayor probabilidad de ser el padre biológico de la cría. De tal manera, la monogamia que presentan los mirikiná en Formosa efectivamente se refiere al patrón de apareamiento debido al hecho de restringir las cópulas y tener descendencia con una sola pareja.

Como en el caso de otros animales monógamos, en *Aotus*, los machos muestran un extenso y frecuente cuidado de las crías. Sin embargo, a diferencia de otros

Porcentaje de tiempo en cada Focal de machos-hembras transportando la cría

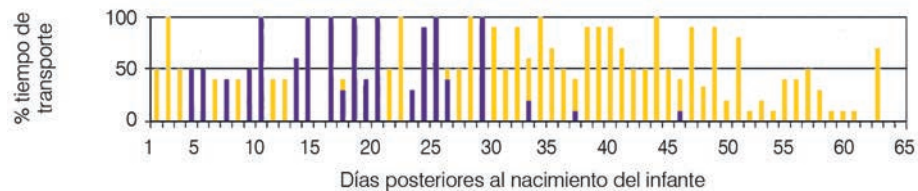


Figura 3. En violeta porcentaje de tiempo que la hembra adulta transporta a la cría durante el focal. En amarillo porcentaje de tiempo que el macho adulto transporta a la cría durante el focal.

primates que viven en grupos socialmente monógamos, como los calitrícidos, en los monos nocturnos los cuidados vienen proporcionados por parte del padre de la cría, y generalmente no involucran la ayuda de los hermanos/as mayores (Fernández-Duque *et al.* 2009). Por ello, para hablar del cuidado paternal se hace necesario diferenciar entre este y los alo cuidados, definidos como aquellos cuidados que de forma ocasional o habitual otros miembros del grupo distintos a la madre pueden proporcionarle a las crías (Silk 1999) y que se presentan frecuentemente en los Sistemas de Crianza Cooperativa (Clutton-Brock 1991; Emlen 1991; Jennions & MacDonald 1994; Solomon & French 1997).

Son varios los cuidados que los padres pueden proporcionar a los infantes; los que han sido principalmente estudiados son el transporte y la compartición de alimento. De hecho, el transporte ha sido el principal comportamiento usado para definir cuidados entre primates no humanos, tanto por razones empíricas como teóricas. Este comportamiento está considerado como el más costoso energéticamente después de la lactancia (Altmann & Samuels 1992), y es una forma de cuidado frecuentemente observada y relativamente sencilla de registrar. En un reciente estudio preliminar en la población de *A. azarae* en Formosa se encontró que aunque la hembra contribuye ocasionalmente al transporte de la cría durante el primer mes, es el macho adulto el que transporta casi exclusivamente a los infantes en el segundo mes de vida de estos (Boner *et al.* 2014) (Figura 3). Adicionalmente, Rotundo y colaboradores (2002) registraron que en un periodo tan temprano como tras la primera semana de vida, el padre es quien transporta a la cría un 84 % del tiempo. No obstante, aunque los cuidados anteriormente citados sean los que se consideran más importantes, algunos autores incluyen en la definición de los cuidados parentales comportamientos tales como el acicala-

miento de las crías, la defensa del territorio o incluso el contacto o juego con ellas.

En ocasiones, se ha intentado relacionar la evolución de la monogamia con una mayor participación del padre en la crianza; sin embargo, existen especies de primates como los sakis (Norconk 2007) o los gibones (Lappan 2008; Rafacz *et al.* 2012) donde son las madres las principales cuidadoras de los infantes, aún viviendo estas especies en pareja. En consideraciones de posibles escenarios evolutivos, también se ha propuesto la diferencia en el tamaño de los machos y hembras como factor explicativo para la presencia de un vínculo de pareja y monogamia. Así, se han relacionado especies con un bajo nivel de dimorfismo sexual con la evolución de estos fenómenos; y los mirikiná, al igual que otras especies monógamas, presentan bajos niveles de dimorfismo sexual tanto en sus características morfológicas como comportamentales. Si bien se ha planteado también la existencia de la monogamia social como método de prevención del infanticidio (Opie *et al.* 2013), actualmente no existe clara evidencia para dicha hipótesis entre los primates (de Waal & Gavrilets 2013; Dixson 2013; Lukas & Clutton-Brock 2014). Como se puede observar, son varias las hipótesis planteadas a lo largo de las décadas para intentar esclarecer posibles causas o factores asociados a la vida en pareja o a la monogamia en primates no humanos; no obstante, el estudio de esto desde una sola vía o perspectiva es demasiado simplista.

Posibles causas o factores asociados a la vida en pareja a la luz de los estudios de mirikinás de Argentina

Alivio maternal: La hipótesis de «alivio maternal» (Huck & Fernández-Duque 2013) propone que el cuidado extensivo por parte del macho reproductivo ayuda a reducir los costos energéticos de la hembra asociados a la reproducción. En otras especies de primates se ha registrado que la presencia del macho en los cuidados a las crías tiene efectos directos sobre la reproducción de las hembras provocando un incremento de las tasas de crecimiento postnatales; o incluso periodos entre nacimientos más cortos que en aquellos casos en los que la madre es la única cuidadora (*capped langur*: Stanford 1992; *vervet monkey*: Fairbanks 1990). De tal modo, las hembras que tienen ayuda con el cuidado de sus crías tienen partos más frecuentemente que las hembras que cuidan a sus hijos solas, y en general las crías de

especies que presentan cuidados paternos crecen significativamente más rápido que aquellas en las que no se presentan. Además, de manera más indirecta, la participación del macho podría suponer que las hembras en periodo de lactancia obtuvieran otros beneficios como un aumento u optimización de su tiempo de forrajeo (Wright 1984, 1986; Tardif 1994; Fernández-Duque *et al.* 2009). En la población de mirikiná del Chaco argentino, recientemente se realizó un estudio de los patrones de actividad de las hembras esperando encontrar que se reflejara en estos una posible reducción de su carga energética por la implicación del padre en la crianza. Así, se predijo un cambio en los tiempos dedicados al descanso y forrajeo en las hembras comparando los dos meses anteriores al nacimiento de la cría, con los dos primeros meses de vida de la misma. Se compararon también los patrones de actividad de grupos con o sin cría para establecer una posible diferencia entre ambos. A partir de análisis preliminares con 465 horas de muestreo focal durante dos años, los machos y las hembras no parecen mostrar patrones de actividad muy diferentes. Si bien los análisis son preliminares, los resultados parecerían indicar que las hembras no modifican significativamente sus patrones de actividad diaria con la presencia de las crías.

Los escenarios más idóneos para presentar o descartar apoyo a la hipótesis de Alivio Maternal vendrían, por un lado de casos donde la madre tuviera que hacer frente a los cuidados de la cría sola, y por otro, de casos en los que la hembra pariera gemelos. En los estudios con monos mirikiná en libertad, el hecho de que se produzcan reemplazos de los adultos de manera muy rápida (en unos días como mucho) hace muy difícil la observación y registro de un escenario donde una hembra tenga que hacer frente a la crianza ella sola. Sin embargo, algunos estudios en cautividad pueden ayudarnos a crear una imagen más general de las necesidades de las hembras de esta especie. Por ejemplo, se ha observado que ante la ausencia del macho en el grupo, la hermana mayor de la cría se involucró proporcionándole cuidados a esta (Jantschke *et al.* 1996). No obstante, en este caso particular, la cría se independizó a los tres meses, antes de lo habitual. Lógicamente, en condiciones de libertad, sin las variables controladas, esto puede suponer un mayor riesgo de predación para el infante al no estar realmente preparado para una movilidad más autónoma. De hecho, en situaciones de peligro o saltos complicados, en Formosa se ha observado que incluso los juveni-

les aún son ayudados por sus padres (Rotundo *et al.* 2005). Por lo tanto, el hecho de que la madre no hiciera un mayor esfuerzo de transporte de su cría, podría sugerir que, o no es capaz a nivel energético, o no quiere hacerlo si hay en el grupo alguien más que pueda asumir ese rol, por ejemplo, hermanos/as del infante.

El infrecuente nacimiento de mellizos ofrece otra oportunidad para evaluar la hipótesis. En nuestra población de Formosa durante casi 20 años de estudios se han registrado únicamente tres partos de mellizos, dos de ellos en el año 2011 y el último en el año 2014. En ningún caso sobrevivieron a la edad de subadulto, no obstante, ambos pares nacidos en 2011 sobrevivieron las doce primeras semanas. A pesar del costo energético adicional que supone el transporte de dos crías en lugar de una, las madres de mellizos no transportaron a los infantes con más frecuencia que las madres de crías únicas (Huck *et al.* 2014b). Sin embargo, al igual que en la situación anteriormente descrita donde la madre hacía frente a la crianza sola, en uno de los grupos con mellizos, el subadulto en el grupo fue visto en dos ocasiones transportando a una de las crías. Una vez más, cabría destacar la posible incapacidad o negativa de las hembras de *Aotus* para afrontar una mayor carga energética en el cuidado de sus crías.

Ventaja Genética. La hipótesis de la ventaja genética hace referencia a los cuidados a las crías como forma de mejorar el éxito reproductivo propio ayudando a la supervivencia de individuos con relación de parentesco. En la población del Chaco Argentino, los mirikiná presentan monogamia no solo social, sino también genética, por lo que el intenso cuidado del padre podría estar explicado a través de los beneficios que el macho obtiene por aumentar la probabilidad de supervivencia de sus propios infantes.

A lo largo de los años, en la población de estudio en Formosa se han registrado numerosos cambios en la composición de los grupos que aportan información adicional para evaluar las diferentes hipótesis. Como se detalló anteriormente, en ocasiones, individuos solitarios reemplazan (normalmente previo episodio de luchas o comportamientos agonísticos) a alguno de los adultos del grupo, pudiendo esto ocurrir cuando aún hay crías dependientes en él. Tras el reemplazo del padre biológico por otro macho adulto, por lo menos a veces, este último proporciona a la cría cuidados en igual medida de lo habitualmente observados con los padres biológicos (Fernández-Duque *et al.* 2008 a).

Surge, de este modo, una complicación a la hora de entender por qué machos nuevos en un grupo estarían invirtiendo energía y tiempo en crías que no son propias cuando esto no debería tener efectos positivos sobre su éxito reproductivo presente y futuro.

Una posible explicación es propuesta por la hipótesis de la **Estrategia de Apareamiento** (Huck *et al.* 2004), que postula que proporcionar cuidados a crías que no son propias podría suponer un mayor acceso a la hembra reproductora. De tal modo, se entenderían los cuidados a las crías por parte de los machos como una posible estrategia de cortejo (Rylands 1982 cit. Tardif 1997; Price 1990). Esta hipótesis estaría estrechamente relacionada con el planteamiento más amplio de la hipótesis del prestigio (*Prestige*, Zahavi 1995) en la que se asume que el cuidado es una forma de demostrar o probar el estatus social del individuo, actuando como señal de su calidad (Smuts & Gubernick 1992; Bergmüller *et al.* 2007). Que un macho adulto sin relación de parentesco con la cría cuide de ella, sería una manera de poder permanecer en el grupo y asegurarse una futura reproducción con la madre.

En relación con esta hipótesis, algunos autores han propuesto que la monogamia y el vínculo de pareja pudieran aparecer como respuesta a ambientes donde las hembras son un recurso escaso. Recientemente, desde el marco del Proyecto Mirikiná, esta posibilidad ha sido evaluada más en profundidad. Desde hace doce años, mensualmente se recogen datos fenológicos de alrededor de 400 árboles en el área de estudio, en parte con el objetivo de evaluar la distribución de alimento en el espacio y tiempo. En un marco teórico clásico, se postula que la monogamia puede verse favorecida si el alimento se encuentra distribuido en parcelas aisladas que solo son suficientes para una hembra y un macho. De este modo, la distribución de la comida podría condicionar de cierta forma la distribución de las hembras (Wright, 1986). Como hemos comentado, el género *Aotus* muestra altos niveles de territorialidad por lo que en cada «parcela de alimento» se postula que habitaría una única hembra. Si un macho, ya dispersado de su grupo natal, busca tener acceso a una hembra para su reproducción tendrá que «elegir» entre la hembra de un territorio o de otro, formando una nueva pareja muy posiblemente mediante el reemplazo del macho anterior. Así, la distribución de los recursos (alimento/hembras) podría explicar por qué un macho perma-

nece en pareja con una sola hembra en lugar de intentar el éxito reproductivo con la mayor cantidad posible de hembras. En Formosa se ha observado también que las parejas «nuevas», o recientemente formadas, tardan en tener crías al menos un año, incluso si la pareja se forma en época de cópulas (Fernández-Duque 2011). Así pues, podríamos suponer que los machos tienen costos no sólo inmediatos, sino también a largo plazo a la hora de comenzar y mantener un vínculo de pareja.

La evaluación de las hipótesis detalladas anteriormente nos ayuda a intentar comprender el rol que las interacciones sociales y ambientales pueden haber tenido en la *evolución* de la monogamia. No obstante, podemos también centrarnos en considerar las hipótesis a un nivel más próximo para entender mejor el cuidado paternal y su posible rol en el *funcionamiento y mantenimiento* de los sistemas sociales monógamos. Podemos incluso preguntarnos cuáles son las variables más inmediatas que influyen en que se produzcan este tipo de cuidados.

La edad o el sexo de la cría podrían jugar un papel importante en por qué los padres de primates no humanos se involucran en la crianza. Por ejemplo, un estudio con titís de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*), muestra que los machos adultos mostrarían preferencia por las crías hembras. En el caso de los mirikiná, sin embargo, parece tener más importancia el sexo del progenitor, ya que no sólo los infantes, sino también los juveniles, mantienen una relación más cercana con el macho, manteniendo también mayor proximidad espacial (Juárez *et al.* 2003). Esta preferencia se hace más notoria en el hecho de que los juveniles llegan incluso a dispersarse de su grupo natal si el macho adulto de éste es reemplazado por otro (Fernández-Duque 2009), a pesar de no haberse observado lo mismo cuando fue la madre la expulsada del grupo (Fernández-Duque 2004). Observaciones similares de preferencia por el macho han sido descritas también en monos titís (Hoffman *et al.* 1995; Fernández-Duque *et al.* 2009).

Además, en calitricidos, claro ejemplo de un Sistema de Crianza Cooperativa en primates (Tardif 1997; Digby *et al.* 2007; Garber *et al.* 2015) donde los padres muestran un extenso cuidado a las crías, incluso la experiencia previa del cuidador o el tamaño del grupo y su composición (*Saguinus oedipus*: Koston & Snowdon 2002; *Callithrix jacchus*: Koenig 1995) son factores estudiados para entender las interacciones con las crías y

los cuidados que se proporcionan a éstas. Diferencias entre padres primerizos o experimentados pueden suponer desde diferentes niveles de sociabilidad futura hasta la supervivencia o muerte de la cría.

Por último, no debemos olvidar la fisiología para estudiar estos fenómenos. Son varios los autores que señalan la importancia de las hormonas como explicación de los mecanismos próximos para entender el cuidado paternal y el vínculo de pareja. Hormonas como la prolactina, la vasopresina, la oxitocina y la testosterona podrían ayudar a explicar no sólo la aparición de ambos fenómenos sino también su mantenimiento en el tiempo. Por ejemplo, existe evidencia de que el vínculo de pareja, como usualmente es concebido, formado únicamente por dos individuos, difiere hormonalmente de otras configuraciones de vínculo de pareja (tales como el *embedded two-point* o el *multi-point* (van Anders *et al.* 2011); de manera que cuando se tiene múltiples parejas, los niveles de testosterona aumentarían. Además, por ejemplo en el caso de la testosterona, los niveles varían también dependiendo del tipo de cuidado que los padres ofrezcan; así los cuidados proporcionados mediante comportamientos afiliativos como el acicalamiento o la compartición de alimento supondrían bajos niveles de dicha hormona, mientras que situaciones agonísticas, como la defensa del territorio ante un intruso conllevarían niveles más elevados (van Anders *et al.* 2011).

Creemos pues, que estudios que combinen datos recogidos en libertad, como los del Proyecto Mirikiná, y en cautividad, desde múltiples perspectivas, son necesarios para un entendimiento mayor de la monogamia y el vínculo de pareja. Potenciales líneas de investigación en genética, comportamiento, correlatos hormonales y ecología de diferentes especies del género *Aotus* se hacen necesarias para alcanzar ese objetivo. Nuestro equipo de trabajo se encuentra abocado a la formación de un grupo que nuclea investigadores trabajando con monos nocturnos en diferentes países de Latinoamérica, así como en países donde existen colonias en cautiverio (Fernández-Duque *et al.* 2008b; Shanee *et al.* 2013; Maldonado & Peck 2014; *Cautiverio*: Wolovich *et al.* 2010; Larson *et al.* 2015). Necesitamos seguir ampliando el conocimiento de los monos nocturnos ya que nos proporcionan un modelo único desde el punto de vista evolutivo de un sistema social que gran parte de las poblaciones humanas presentan en la actualidad, y que pudo haber sido muy probablemente una adaptación importante de nuestros antecesores.

AGRADECIMIENTOS

Los diferentes estudios mencionados se realizaron como parte del Proyecto Mirikiná de Formosa (<http://owlmonkeyproject.wordpress.com/>). Eduardo Fernández-Duque agradece a Alfredo Casaretto y Federico Middleton, director y administrador, respectivamente, de Bellamar Estancias S.A. por permitir el desarrollo del trabajo en la Estancia Guaycolec. Además, al Ministerio de la Producción y Ambiente, Subsecretaría de Recursos Naturales, Ordenamiento y Calidad Ambiental de la provincia de Formosa, que otorgó los permisos correspondientes. Eduardo Fernández-Duque agradece el apoyo recibido durante todos estos años del Conicet de Argentina, la National Geographic Society, la Fundación Leakey, la fundación Wenner-Gren y la Fundación Nacional de Ciencias de EE. UU. (NSF-BCS-0621020, 0837921 (REU), 0924352 (REU), 1026991 (REU), 1219368 (RAPID) and 1232349 (2012)). El Proyecto Mirikiná agradece a todos los asistentes y estudiantes que colaboraron durante estos años y especial agradecimiento para Marcelo Alejandro Rotundo y Víctor Manuel Dávalos. Alba García de la Chica agradece a sus compañeros Ria Boner, Ben Finkel, Silvy van Kuijk y Carolina Urbina Malo por tantas horas en el campo.

BIBLIOGRAFÍA

- Altmann J & A Samuels (1992) Costs of maternal care: infant-carrying in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:391-398.
- Arditi SI & LG Placci (1990) Hábitat y densidad de *Aotus azarae* y *Alouatta caraya* en Riacho Pilagá, Formosa. *Boletín Primatológico Latinoamericano* 2:29-47.
- Benshoof L & R Thornhill (1979) The evolution of monogamy and concealed ovulation in humans. *Journal of Social and Biological Structures* 2:95-106.
- Bergmüller R, Johnstone RA, Russell AF & R Bshary (2007) Integrating cooperative breeding into theoretical concepts of cooperation. *Behavioural Processes* 76: 61-72.
- Boner R, García de la Chica A, van Kuijk S, Corley M, Fernández-Duque E & A Di Fiore (2014) Parental Care Dynamics in the Monogamous Owl Monkey (*Aotus azarae*). The 37th meeting of the American Society of Primatologists. Atlanta, United States of America. Vol 74, S1.
- Burkart R, Bárbaro NO, Sánchez RO & DA Gómez (1999) Ecorregiones de la Argentina, Buenos Aires. Administración de Parques Nacionales.
- Clutton-Brock TH (1991) *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press. Princeton, EE. UU. 352 pp.
- De Waal F & S Gavrilets (2013) Monogamy with a purpose. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:15167-15168
- Dewsbury DA (1988) The Comparative Psychology of Monogamy Donald A. Dewsbury. *Comparative Perspectives in Modern Psychology* 35. Pp: 1-49.
- Digby LJ, Ferrari SF & W Saltzman (2007) Callitrichines: the role of competition in cooperatively breeding species. En: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger MA & SK Bearder (eds.), *Primates in Perspective*. Oxford University Press. New York. EE. UU. Pp. 85-105.
- Dixon AF (2013) Male infanticide and primate monogamy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110: E4937.
- Emlen ST (1991) Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. En: Krebs JR & NB Davies (eds) *Behavioral Ecology*. Blackwell Scientific Publ. London, UK. Pp. 301-337.
- Fairbanks LA (1990) Reciprocal benefits of allomothering for female vervet monkeys. *Animal Behaviour* 40:553-562.
- Fernández-Duque E (2004) High levels of intrasexual competition in sexually monomorphic owl monkeys. *International Journal of Primatology* 75 (suppl 1): 260.
- Fernández-Duque E (2009) Natal dispersal in monogamous owl monkeys (*Aotus azarae*) of the Argentinean Chaco. *Behaviour* 146:583-606.
- Fernández-Duque E (2011) The Aotinae: social monogamy in the only nocturnal anthropoid. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK & RM Stumpf RM (eds). *Primates in Perspective*. Second Edition. Oxford University Press. Oxford, UK. pp 140-154.
- Fernández-Duque E & M Huck (2013) Till death (or an intruder) do us part: intrasexual-competition in a monogamous primate. *PLoS One* 8:e53724.
- Fernández-Duque E & G van der Heide (2013) Dry Season Resources and Their Relationship with Owl Monkey (*Aotus azarae*) Feeding Behavior, Demography, and Life History. *International Journal of Primatology* 34:752-769.
- Fernández-Duque E, Rotundo M & C Sloan (2001) Density and population structure of owl monkeys (*Aotus azarae*) in the Argentinean Chaco. *American Journal of Primatology* 53:99-108.
- Fernández-Duque E, Rotundo M & P Ramírez-Llorens (2002) Environmental determinants of birth seasonality in owl monkeys (*Aotus azarae*) of the Argentinean Chaco. *International Journal of Primatology* 23:639-656.
- Fernández-Duque E, Juárez CP & A Di Fiore (2008a) Adult male replacement and subsequent infant care by male and siblings in socially monogamous owl monkeys (*Aotus azarae*). *Primates* 49:81-84.
- Fernández-Duque E, Di Fiore A & G Carrillo-Bilbao G (2008b) Behavior, ecology and demography of *Aotus vociferans* in Yasuní National Park, Ecuador. *International Journal of Primatology* 29:421-431.
- Fernández-Duque E, Valeggia CR & SP Mendoza (2009) The biology of paternal care in human and nonhuman primates. *Annual Review of Anthropology* 38:115-130.

- Fernández-Duque E, De La Iglesia H & HG Erkert (2010) Moonstruck primates: owl monkeys (*Aotus*) need moonlight for nocturnal activity in their natural environment. *PLoS One* 5:e12572-e12572.
- Fuentes A (1998) Re-evaluating primate monogamy. *American Anthropologist* 100:890-907.
- Garber PA, Porter LM, Spross J & A Di Fiore (2015) Saddleback tamarins: insights into monogamous and non-monogamous single female breeding systems. *American Journal of Primatology*. DOI: 10.1002/ajp.22370.
- García JE & F Braza (1987) Activity rhythms and use of space of a group of *Aotus azarae* in Bolivia during the rainy season. *Primates* 28:337-342.
- García Yuste JE (1989) Patrones etológicos y ecológicos del mono nocturno, *Aotus azarae boliviensis*. Universitat de València, Facultat de Ciències Biològiques.
- Gould ED, Moav O & A Simhon (2008) The mystery of monogamy. *The American Economic Review* 98:333-357.
- Hershkovitz P (1983) Two new species of night monkeys, genus *Aotus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary report on *Aotus* taxonomy. *American Journal of Primatology* 4:209-243.
- Hoffman KA, Mendoza SP, Hennessy MB & WA Mason (1995) Responses of infant titi monkeys, *Callicebus moloch*, to removal of one or both parents: evidence for paternal attachment. *Developmental Psychobiology* 28:399-407.
- Huck M, Fernández-Duque E (2011) Children of divorce: effects of adult replacements on survival and dispersal of young owl monkeys in the Argentinean Chaco. *American Journal of Physical Anthropology* 144:170-170.
- Huck M & E Fernández-Duque (2013) When dads help: male behavioral care during primate infant development. En *BUILDING BABIES*. Springer. New York EE. UU. Pp. 361-385.
- Huck M, Löttker P & EW Heymann EW (2004) The many faces of helping: possible costs and benefits of infant carrying and food transfer in wild moustached tamarins (*Saguinus mistax*). *Behaviour* 141:915-934.
- Huck M, Fernández-Duque E, Babb P & T Schurr (2014a) Correlates of genetic monogamy in socially monogamous mammals: insights from Azara's owl monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281(1782):20140195.
- Huck M, Van Lunenburg M, Dávalos V, Rotundo M, Di Fiore A & E Fernández-Duque (2014b) Double effort: Parental behavior of wild Azara's owl monkeys in the face of twins. *American Journal of Primatology* 76:629-639.
- Jantschke B, Welker C & A Klaliber-Schuh (1996) Rearing without paternal help in the Bolivian owl monkey *Aotus azarae boliviensis*: a case study. *Folia Primatologica* 69:115-120.
- Jennions MD & DW MacDonald (1994) Cooperative breeding in mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 9:89-93.
- Juárez C, Rotundo M & E Fernández-Duque (2003) Behavioral sex differences in the socially monogamous night monkeys of the Argentinean Chaco. *Revista de Etología* 5 (suppl.):174.
- Kappeler PM & CP van Schaik (2002) Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology* 23:707-740.
- Koenig A (1995) Group size, composition and reproductive success in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology* 35:311-317.
- Kostan MK & CT Snowdon (2002) Attachment and social preferences in cooperatively-reared cotton-top tamarins. *American Journal of Primatology* 57:131-139.
- Lappan S (2008) Male care of infants in a siamang (*Symphalangus syndactylus*) population including socially monogamous and polyandrous groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:1307-1317.
- Larson SF, Colchero O, Jones L, Williams & E Fernández-Duque (2015) Sex-based differences and similarities in the age-specific survival of wild and captive populations of a monogamous primate (*Aotus* sp.) *American Journal of Primatology*. DOI: 10.1002/ajp.22408.
- Lukas D & TH Clutton-Brock (2013) The evolution of social monogamy in mammals. *Science* 341:526-530.
- Lukas D & T Clutton-Brock (2014) Evolution of social monogamy in primates is not consistently associated with male infanticide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111:17.
- Maldonado AM & MR Peck (2014) Research and in situ conservation of owl monkeys enhances environmental law enforcement at the Colombian-Peruvian border. *American Journal of Primatology* 76:658-669.
- Mudry de Pargament MM, Colillas OJ & SB de Salum (1984) The *Aotus* from northern Argentina. *Primates* 25:530-537.
- Mudry MD, Slavutsky I, & ML de Vinuesa (1990) Chromosome comparison among five species of platyrrhini (*Alouatta caraya*, *Aotus azarae*, *Callithrix jacchus*, *Cebus apella*, and *Saimiri sciureus*). *Primates* 31:415-420.
- Nakamichi M & K Yamada (2010) Lifetime social development in female Japanese macaques. En: Nakagawa N, Nakamichi M & H. Sugiura (eds). *The Japanese Macaques*. Springer. Japan. Pp. 241-270.
- Norconk MA (2007) Sakis, uakaris, and titi monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 41:291-309.
- Opie C, Atkinson QD, Dunbar RI & S Shultz (2013) Male infanticide leads to social monogamy in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:13328-13332.
- Pieczarka JC, de Souza Barros RM, de Faria Jr FM & CY Nagamachi (1993) *Aotus* from the southwestern Amazon region is geographically and chromosomally intermediate between *A. azarae boliviensis* and *A. infulatus*. *Primates* 34:197-204.
- Price EC (1990) Infant carrying as courtship strategy of breeding male cotton-top tamarins. *Animal Behavior* 40:784-786.
- Puertas PE, Aquino R & F Encarnación (1992) Uso de alimentos y competición entre el mono nocturno *Aotus vociferans* y otros mamíferos, Loreto, Perú. *Folia Amazonica* 4:135-144.
- Rafacz ML, Margulis SUE & RM Santymire RM (2012) Hormonal correlates of paternal care differences in the Hylobatidae. *American Journal of Primatology* 74:247-260.
- Rathbun GB & M Gache (1980) Ecological survey of the night monkey, *Aotus trivirgatus*, in Formosa Province, Argentina. *Primates* 21: 211-219.

- Ringuelet RA (1961) Rasgos fundamentales de la Zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22:151-170.
- Rotundo M, Fernández-Duque E & M Giménez (2002) Cuidado biparental en el mono de noche (*Aotus azarai azarai*) de Formosa, Argentina. *Neotropical Primates* 10:70-72.
- Rotundo M, Fernández-Duque E & AF Dixson (2005) Infant development and parental care in free-ranging *Aotus azarai* in Argentina. *International Journal of Primatology* 26:1459-1473.
- Rylands AB (1982) The behavior and the ecology of three species of marmosets and tamarins (Callitrichidae, Primates) in Brazil. Ph. D Thesis. University of Cambridge. Cambridge UK.
- Shanee S, Shanee N & N Allgas-Marchena (2013) Primate surveys in the Marañon-Huallaga landscape, northern Peru with notes on conservation. *Primate Conservation* 27:3-11.
- Silk JB (1999) Why are infants so attractive to others? The form and function of infant handling in bonnet macaques. *Animal Behaviour* 57:1021-1032.
- Smuts BB & DJ Gubernick (1992) Male-infant relationships in nonhuman primates: Paternal investment or mating effort? En: de Gruyter A (ed.) *Father-Child Relations: Cultural and Biosocial Contexts*. New York, EE. UU. Pp. 1-30.
- Solano P (1995) Patrón de actividad y área de acción del mico nocturno *Aotus brumbacki hershkovitz*, 1983 (Primates: Cebidae) Parque Nacional Natural Tinigua, Meta, Colombia. Ph.D. tesis. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.
- Solomon NG & JA French (1997) The study of mammalian cooperative breeding. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 1-10
- Stanford CB (1992) Costs and benefits of allomothering in wild capped langurs (*Presbytis pileata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30:29-34.
- Tardif SD (1994) Relative Energetic Cost of Infant Care in Small-Bodied Neotropical Primates and its Relation to infant-care patterns. *American Journal of Primatology* 34:133-143.
- Tardif SD (1997) The bioenergetics of parental behaviour and the evolution of alloparental care in marmosets and tamarins. En: Solomon NG & JA French (eds). *Cooperative Breeding in Mammals*. Cambridge University Press. Cambridge. UK. Pp:11-33.
- Tattersall I (1987) Cathemeral activity in primates: a definition. *Folia Primatologica* 49:200-202.
- Van Anders SM, Hamilton LD & NV Watson (2007) Multiple partners are associated with higher testosterone in North American men and women. *Hormones and Behavior* 51:454-459.
- Van Anders SM, Goldey KL & PX Kuo (2011) The steroid/peptide theory of social bonds: integrating testosterone and peptide responses for classifying social behavioral contexts. *Psychoneuroendocrinology* 36:1265-1275.
- Van der Heide G, Fernández-Duque E, Iriart D & CP Juárez (2012) Do forest composition and fruit availability predict demographic differences among groups of territorial owl monkeys (*Aotus azarae*)? *International Journal of Primatology* 33:184-207.
- Wittenberger JF & RL Tilson (1980) The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*:197-232.
- Wolovich CK, Rivera J & S Evans (2010) Insect-foraging in captive owl monkeys (*Aotus nancymae*). *Folia Primatologica* 81:63-72.
- Wright PC (1984) Biparental care in *Aotus trivirgatus* and *Calli- cebus moloch*. En: Small M (ed.) *Female Primates: Studies by Women Primatologists*. Alan R. Liss. New York, EE. UU. pp. 59-75.
- Wright PC (1985) The cost and benefits of nocturnality for *Aotus trivirgatus* (The Night Monkey). Ph.D. thesis. University of New York. New York, EE. UU.
- Wright PC (1986) Ecological correlates of monogamy in *Aotus* and *Callicebus*. En: Else JG & PC Lee (eds.) *Primate Ecology and Conservation*. Cambridge University Press. New York, EE. UU. Pp 159-167.
- Zahavi A (1995) Altruism as a handicap-the limitations of kin selection and reciprocity. *Journal of Avian Biology* 26: 1-3.
- Zunino GE, Galliaro CA & OJ Colillas (1985) Distribución y conservación del mirikiná (*Aotus azarae*), en Argentina: resultados preliminares. *A Primatologia No Brasil* 2:305-316.

Sintopía de *Alouatta caraya* y *Alouatta guariba* en Argentina

Ingrid Holzmann*¹, Ilaria Agostini^{2,3} y Mario Di Bitetti^{2,3,4}

¹Instituto de Bio y Geociencias de Noroeste Argentino (IBIGEO), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Universidad Nacional de Salta (UNSA). Av. 9 de Julio 14, Rosario de Lerma, Salta, Argentina.

²Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico (CeIBA), Argentina.

³Instituto de Biología Subtropical (IBS), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Universidad Nacional de Misiones (UNaM). Bertoní 85, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina.

⁴Facultad de Ciencias Forestales, UNaM.

*holzmanningrid@yahoo.com.ar

Resumen

Durante 12 meses consecutivos estudiamos cuatro grupos de monos aulladores (dos de *Alouatta caraya* y dos de *Alouatta guariba*) en el Parque Provincial El Piñalito en Misiones (Argentina), con el objetivo de evaluar el grado de competencia ecológica potencial entre ambas especies, así como indagar en diversos aspectos de su comunicación vocal. Ambas especies sintópicas solaparon ampliamente su dieta, uso del espacio y patrones de actividad diarios, mostrando un alto potencial para la competencia. Además pusimos a prueba tres hipótesis sobre la función adaptativa de los aullidos, encontrando sustento para la hipótesis de la defensa de parejas y no para la defensa del alimento ni de los infantes. También describimos el repertorio vocal de corta distancia de ambas especies. Finalmente, la muerte de los individuos bajo estudio durante un brote de fiebre amarilla nos impulsó a realizar relevamientos en la región así como un Análisis de Viabilidad Poblacional para evaluar las amenazas para la pequeña población en riesgo de *A. guariba* en Argentina.

Abstract

Syntopy of *Alouatta caraya* and *Alouatta guariba* in Argentina

During 12 consecutive months we followed four groups of two species of howler monkeys (two of *A. caraya* and two of *A. guariba*) in El Piñalito Provincial Park in Misiones (Argentina). The aim of this study was to evaluate the potential ecological competition between both species, as well as to investigate several aspects of their vocal communication. Both syntopic species overlapped greatly in their diet, habitat use and activity patterns, showing high potential for interspecific competition. We also tested three hypotheses about the adaptive function of roars, finding support for the mate defence hypothesis but not for the resource and/or infant defence hypotheses. We also described for both species the vocal repertoire used in intragroup communication. The death of all study individuals during a yellow fever outbreak urged us to carry out population surveys within Misiones and to develop a Population Viability Analysis to evaluate major threats for the small endangered population of *A. guariba* in Argentina.

Palabras clave Key words

Coexistencia, ecología, aullador negro-y-dorado, aullador marrón.
Coexistence, ecology, black-and-gold howler monkey, brown howler monkey.

INTRODUCCIÓN

Los monos aulladores (*Alouatta* spp.) están representados actualmente por unas 10-14 especies (Groves 2001; Gregorin 2006), las cuales se distribuyen de forma parapátrica desde México hasta el sur de Brasil (Agostini *et al.* 2008). A lo largo de su distribución, en México, Colombia, Bolivia, Brasil y Argentina, se han registrado zonas de contacto entre pares de especies de aulladores que localmente coexisten en sintopía (Cortés-Ortiz *et al.* 2015). En varias de estas zonas de contacto se ha observado además la existencia de individuos híbridos (Cortés-Ortiz *et al.* 2015). Sin embargo solo en las áreas de contacto de Brasil, México y Argentina se han llevado a cabo estudios a largo plazo.

El objetivo del presente capítulo es el de realizar una revisión de los principales resultados obtenidos en el sitio de sintopía entre el mono aullador negro-y-dorado (*Alouatta caraya*) y el mono aullador marrón (*A. guariba*)

(Figura 1) en el Parque Provincial El Piñalito, en Misiones, Argentina (Figura 2) para lo cual estudiamos cuatro grupos (dos de cada especie) durante 12 meses (diciembre de 2006 a noviembre de 2007). A fines de 2007 y principios de 2008, una epidemia de fiebre amarilla diezmó las dos poblaciones de aulladores en dicho parque y zonas aledañas. A raíz de esto, realizamos relevamientos y estudios poblacionales para evaluar el estado de conservación de ambas especies en Misiones. Publicamos los resultados más relevantes de nuestros estudios en nueve artículos en revistas científicas y dos capítulos de libro. Este capítulo sintetiza los principales descubrimientos y resultados obtenidos en nuestro sitio con relación a la dieta, patrones de actividad, uso del hábitat, comunicación vocal (de corta y larga distancia), además de distribución geográfica y estado de conservación de ambas especies en la región.



Figura 1: Especies bajo estudio. a) Macho y hembra adultos de *Alouatta guariba*, b) Hembra adulta y juvenil de *A. caraya*, c) Macho adulto y juvenil de *A. caraya*.

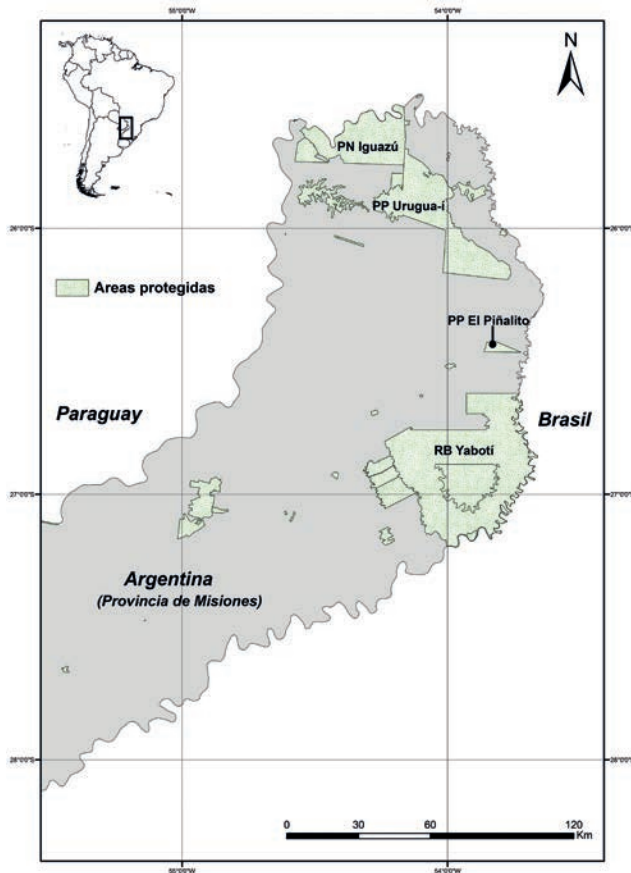


Figura 2: Ubicación geográfica del Parque provincial El Piñalito junto con otras áreas protegidas importantes de la provincia de Misiones (Argentina). PN: Parque Nacional, PP: Parque Provincial, RB: Reserva de Biosfera.

Descubrimiento de una zona de contacto entre *A. caraya* y *A. guariba* en Argentina e inicio del estudio

Aunque la simpatria de ambas especies había sido ya confirmada para la provincia de Misiones en 1954 (Crespo 1954) y reafirmada en 1994 (Di Bitetti *et al.* 1994), no fue hasta 2003 (Di Bitetti 2003) que se confirmó que ambas especies coexistían en el Parque provincial El Piñalito (26° 30 S, 53° 50 O). Dicho parque provincial es un área con protección estricta de 3796 ha localizada en la porción del Bosque Atlántico de Misiones. Ubicado a 750 m s. n. m. posee una vegetación mixta con predominio de elementos típicos de la porción sur del Bosque Atlántico como la araucaria (*Araucaria angustifolia*) (Brown & Zunino 1994). La región posee un clima subtropical húmedo con una marcada estacionalidad en la temperatura y en el largo de los días, pero no en las precipitaciones (Crespo 1982). Debido a

una intensa explotación forestal en el pasado, 92 ha del parque se encuentran dominadas por coníferas exóticas (*Pinuselliotti*) y plantaciones de coníferas nativas (*Araucaria angustifolia*) (Agostini *et al.* 2008).

El estudio comenzó en enero de 2005 con un relevamiento del área de estudio con el objetivo de conocer la densidad de individuos o grupos en el parque. Realizamos censos a través de transectas en línea, estableciendo siete transectas (con una longitud de 2 a 3 km cada una) abarcando un área de ca 800 ha. Caminamos cada transecta entre 5 y 14 veces totalizando 175 km, de los cuales 52 km fueron en plantaciones de pinos y araucarias y 123 km en bosque nativo. Durante las transectas avistamos cinco grupos diferentes de *Alouatta guariba* y siete de *A. caraya*, lo que arrojó una tasa de encuentro de 0,3 y 0,5 grupos cada 10 km de recorrido para *A. guariba* y *A. caraya* respectivamente (Holzmann *et al.* 2005). Dichos resultados confirmaron lo que sospechábamos hasta el momento, una muy baja densidad de aulladores en el área con respecto a otros sitios en Brasil. Sobre la base de dicho censo, seleccionamos dos grupos de cada especie (Tabla 1) para comenzar un estudio a largo plazo sobre la ecología y el comportamiento de ambas especies en sintopía. Elegimos grupos que tuvieran áreas de acción lindantes o superpuestas para asegurar que los grupos de distintas especies compartieran condiciones ambientales similares. Preparar el sitio (familiarizarse con las áreas de acción de los cuatro grupos, habituar a los individuos a nuestra presencia, reconocerlos individualmente y establecer una red de sendas para el seguimiento), abarcó 23 meses (desde enero de 2005 hasta noviembre de 2006). La recolección de datos sistemáticos comenzó en diciembre de 2006. Nuestro objetivo era completar un ciclo anual (12 meses) de datos sistemáticos sobre

Tabla 1. Clases de edad y sexo de los individuos de los cuatro grupos bajo estudio.

Grupo	MA	HA	MSA	HSA	JM	JH	INF
AG1	1	3	1	0	2-3	0	0-2
AG2	1	3 ^a	0	0	0	0	2-3
AC1	1-2	5	1	0	0-2	4-5	1-3
AC2	1-2	1	1	0-1	1	0-2	0-1

AG1: *A. guariba* 1, AG2: *A. guariba* 2, AC1: *A. caraya* 1, AC2: *A. caraya*.

^a Hembra adulta de *A. caraya*.

MA: Macho adulto, HA: hembra adulta, MSA: Macho sub-adulto, HSA: hembra sub-adulta, JM: juvenil macho, JH: juvenil hembra, Inf: infante.

uso del hábitat, dieta, patrones de actividad y comportamiento vocal de estos cuatro grupos.

Solapamiento del nicho trófico entre *A. guariba* y *A. caraya*

El principio de exclusión competitiva predice que especies muy similares entre sí pueden coexistir exitosamente a través de la diferenciación de nicho (Schoener 1974; Begon *et al.* 1990), ya que si los recursos son limitados y ambas especies coexistentes se solapan ampliamente en la utilización de los mismos, podría haber competencia interespecífica (Tokeshi 1999).

Seguimos a cada uno de los grupos por 3,02 (\pm DE 0,6) días completos por mes (rango entre 1-5 días) hasta noviembre de 2007 (Agostini *et al.* 2010a). El objetivo principal de dicho estudio fue el de conocer el grado de solapamiento en el nicho trófico entre grupos sintópicos de *A. guariba* y *A. caraya* y evaluar el grado de competencia interespecífica por el alimento (Agostini *et al.* 2010a). Durante los días de seguimiento, utilizando el método de «muestreo de barrido» cada 10 minutos (Altman 1974), tomamos datos sobre el comportamiento alimenticio de cada uno de los individuos de los grupos. Registramos el ítem consumido (fruto, hoja, flor, corteza, otros) y su estado de maduración (fruto maduro/inmaduro, hoja joven/madura, flor/pimpollo). También realizamos una estimación de la densidad, distribución y abundancia de los recursos alimenticios a través de relevamientos de vegetación. Seleccionamos 209 puntos (separados cada 20 m) a lo largo de transectas que atravesaban parcialmente las áreas de acción de cada uno de los grupos. Sobre dichas transectas identificamos y medimos en cada uno de los puntos los cuatro árboles más cercanos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) \leq 10 cm a través del método de los cuartos (Krebs 1989). También estimamos la estacionalidad y productividad de las especies vegetales más abundantes en el parque a través de dos transectas de fenología (253 individuos de 40 especies diferentes). Monitoreamos mensualmente cada uno de los árboles seleccionados estimando la abundancia de cada fenofase (hojas jóvenes y maduras, frutos maduros e inmaduros, pimpollos y flores). Los resultados sobre la disponibilidad estacional de alimento mostraron que si bien algunos ítems estaban disponibles durante todo el año (hojas maduras), había variación en la disponibilidad de otros ítems considerados como recursos de alto valor energético para los aulladores, como

las hojas jóvenes, los frutos y las flores. Estos resultados indicaron una marcada estacionalidad en la disponibilidad de recursos y por ello, dividimos el período de estudio en una «estación de abundancia» (septiembre-abril) y una «estación de escasez» (mayo-agosto). La dieta de ambas especies de aulladores mostró una gran similitud en el tiempo que dedicaron a consumir cada uno de los ítems más representados en su dieta: hojas (62 % los grupos de *A. guariba* y 64 % los de *A. caraya*) y frutos (24 % los grupos de *A. guariba* y 19 % los de *A. caraya*). El solapamiento mensual en la dieta de grupos de la misma especie no mostró diferencias significativas con el solapamiento de grupos de diferentes especies (Agostini *et al.* 2010a).

En nuestro sitio de estudio los grupos de ambas especies mostraron perfiles dietarios muy similares entre sí, ya que se alimentaron mayormente de hojas y frutos y en una menor proporción de flores y demás ítems. Ambas especies de aulladores siguieron un patrón similar en el consumo estacional de hojas maduras y hojas nuevas. Aunque en la «estación de abundancia» el consumo de hojas nuevas fue mayor que el de hojas maduras (*A. guariba* = *A. caraya*: 30 % vs. *A. guariba*: 20 %, *A. caraya*: 18 %), en la «estación de escasez» el consumo de hojas maduras ampliamente excedió al de hojas nuevas (*A. guariba*: 50 %, *A. caraya*: 49 % vs. *A. guariba*: 11 %, *A. caraya*: 13 %). Dichos cambios en la dieta de los grupos de aulladores evidenciaron cambios estacionales en la disponibilidad de alimento en el sitio. Aunque el consumo de ítems estacionales como las hojas jóvenes, los frutos y las flores varió entre las estaciones, la dieta de los cuatro grupos mostró que los aulladores no consumieron ítems acorde a su disponibilidad, por lo tanto los picos de productividad no estuvieron acompañados de picos en su consumo. Dichos resultados son similares a los reportados por otros autores y reflejan la selectividad alimenticia del género (Milton 1980; Glander 1981). En el parque provincial El Piñalito, el solapamiento en la dieta entre ambas especies fue uno de los más grandes registrados en estudios de pares de especies de primates en simpatria y el solapamiento mensual no mostró diferencias significativas entre estaciones ni en respuesta a la disponibilidad de alimento. Además, hallamos un grado similar de solapamiento intra e interespecífico en la dieta a lo largo del año. Nuestros resultados dan sustento a la hipótesis de que ambas especies en simpatria explotan los recursos alimenticios disponibles en forma muy similar, por lo que serían ecológicamente equivalentes. Dada

la pequeña área de contacto entre *A. caraya* y *A. guariba* y la similitud en los patrones alimenticios, ambas especies podrían competir por el alimento. A mayor escala geográfica, nuestros resultados sugieren que altos niveles de solapamiento de nicho entre distintas especies de aulladores podrían tener un rol importante en mantener la distribución parapátrica observada en especies pertenecientes al género *Alouatta* en todo el neotrópico (Agostini *et al.* 2010a).

Patrones de desplazamiento y uso de hábitat de *Alouatta guariba* y *A. caraya* en sintopía

Especies similares en simpatría podrían diferir en sus patrones de desplazamiento y uso del hábitat para reducir la competencia por el alimento (Waser 1987). Dos especies sintópicas pueden diferir en sus patrones de uso de hábitat a través de una segregación espacial del nicho, particularmente en períodos de escasez de alimento, para reducir la competencia por el mismo (Waser 1987). A su vez, la variación en los patrones de uso del hábitat puede ser el resultado de diferencias en el tamaño de grupo, variación estacional en la disponibilidad del alimento y la presencia de competidores (Agostini *et al.* 2010b). Un mayor tamaño de las áreas de acción, en las distancias de desplazamiento diario y en las tasas de movimiento (distancia recorrida por unidad de tiempo) de grupos más grandes (con un mayor número de individuos) con respecto a grupos más chicos ha sido interpretado como evidencia de competencia indirecta intra-grupal (Clutton-Brock & Harvey 1977; Janson & Goldsmith 1995). El objetivo de este estudio fue el de comparar los patrones de uso del espacio de ambas especies viviendo en sintopía, para evaluar el grado de solapamiento y conocer el potencial de competencia interespecífica (Agostini *et al.* 2010b), teniendo en cuenta que ambas especies se solapan ampliamente en su nicho trófico (Agostini *et al.* 2010a).

Durante el seguimiento mensual de cada grupo tomamos su posición central con un GPS cada 10 minutos. Registramos solo las posiciones que tenían un error < 20 m junto al registro de la actividad que realizaba cada individuo registramos además la altura del árbol en el que se encontraba.

Obtuvimos 76 días completos de registros de localizaciones de ambos grupos de *A. guariba* y 69 de ambos grupos de *A. caraya*. Para la estimación de las áreas de acción de cada grupo utilizamos el total de las posicio-

Tabla 2. Tamaño del área de acción (en ha, Kernel fijo 95 %) y área núcleo (Kernel fijo 50 %) en base anual y para las diferentes estaciones del año para cada uno de los grupos.

Grupo	Kernel 95 %	Kernel 50 %
Anual		
AG1	70,32	7,39
AG2	31,22	2,05
AC1	111,91	27,03
AC2	17,32	2,36
Estación de abundancia		
AG1	59,44	7,57
AG2	26,17	3,01
AC1	71,42	9,45
AC2	14,33	1,48
Estación de escasez		
AG1	60,37	5,79
AG2	16,32	1,33
AC1	67,74	4,79
AC2	11,82	0,97

AG1: *A. guariba* 1, AG2: *A. guariba* 2, AC1: *A. caraya* 1, AC2: *A. caraya*

nes registradas con el GPS (un total de 3707 puntos para ambos grupos de *A. guariba* y un total de 4039 puntos para ambos grupos de *A. caraya*) a lo largo del período de estudio a través del método de kernel fijo (Kernohan *et al.* 2001). Este método representa el área de acción como el área más pequeña que incorpora un porcentaje de la distribución de las localizaciones. Calculamos las áreas de acción con un contorno de 95 % y luego con un contorno de 50 % representamos las áreas más intensamente utilizadas por cada grupo (áreas núcleo o *core areas*). Calculamos también la variación en el tamaño de las áreas de acción y las áreas núcleo de los grupos en relación a los cambios estacionales en la disponibilidad del alimento («estación de abundancia» vs. «estación de escasez», Tabla 2).

Los resultados mostraron que tanto los patrones de desplazamiento diarios como las tasas de movimiento mensuales no difirieron significativamente entre los cuatro grupos estudiados. Sin embargo, los dos grupos de *A. caraya* se desplazaron más rápido y mayores distancias durante la estación de abundancia que durante la estación de escasez y sus tasas de movimiento aumentaron significativamente cuando la proporción de frutos en la dieta fue mayor. Para los grupos de *A. guariba* no

hallamos diferencias significativas en los patrones de desplazamiento diarios ni en las tasas de movimiento entre las estaciones. Con relación al tamaño de las áreas de acción y a su uso, los resultados mostraron que los grupos más grandes tuvieron áreas de acción de mayor tamaño en ambas especies (Tabla 2). Lo mismo ocurrió con las áreas núcleo, ya que observamos una relación lineal significativa entre tamaño de área núcleo anual y tamaño de grupo (considerando los cuatro grupos). Con respecto al solapamiento entre las áreas de acción entre los diferentes grupos, observamos que existió un amplio solapamiento de las áreas de acción de grupos de las diferentes especies (*A. caraya* con *A. guariba*) y un escaso o nulo solapamiento de las áreas de acción entre grupos de la misma especie. Grupos de una misma especie nunca se solaparon en el uso de las áreas núcleo, en ninguna de las estaciones del año. Con relación al uso de los diferentes estratos del bosque, encontramos que los grupos de *A. caraya* utilizaron mayormente el estrato medio del bosque (11-20 m) mientras que los de *A. guariba* utilizaron proporcionalmente más el estrato alto (>20m) (Agostini *et al.* 2010b).

En El Piñalito las áreas de acción de los cuatro grupos estudiados estuvieron entre las de mayor extensión reportadas para el género (Crockett & Eisenberg 1987; Di Fiore & Campbell 2007). El tamaño de las áreas de acción de los monos aulladores depende de diferentes factores tales como tamaño de grupo, densidad poblacional, calidad de hábitat y presencia de competidores (Crockett & Eisenberg 1987). Los cuatro grupos poseían plantaciones de coníferas dentro de sus áreas de acción (considerados hábitats de baja calidad en comparación con el bosque nativo) y la densidad de aulladores en el área fue extremadamente baja: 0,10 ind/ha para *A. guariba* y 0,15 ind/ha para *A. caraya* (Agostini *et al.* 2010b) en comparación con otros sitios (Crockett & Eisenberg 1987; Di Fiore & Campbell 2007). Teniendo en cuenta el gran solapamiento de nicho de ambas especies, la densidad poblacional combinada de ambas (0,25 ind/ha) aún sigue siendo baja en comparación con otras poblaciones de aulladores. Esta baja densidad poblacional podría explicar la gran extensión de las áreas de acción de grupos de aulladores en El Piñalito. Nuestros resultados con relación a tamaño de área de acción y tamaño de grupo (grupos más grandes ocupan áreas de acción más grandes) apoyan la idea que los grupos de ambas especies experimentaban algún grado de competencia indirecta intra-grupal por el alimento (Clutton-Brock &

Harvey 1977; Isbell 1991). Sin embargo, los grupos más grandes no tuvieron mayores desplazamientos diarios que los pequeños. Esto podría tener dos explicaciones, por un lado podría ser interpretado como la ausencia o muy baja competencia de tipo indirecta entre los individuos de un grupo (Isbell 1991) o como un resultado de la imposibilidad de los aulladores de aumentar sus patrones de desplazamiento diarios debido a la restricción que impone una dieta baja en energía rápida (mayormente de hojas maduras) (Janson & Goldsmith 1995). Este patrón ha sido observado en varias especies de primates folívoros y podría explicar porqué los aulladores disminuyen su gasto energético en épocas de escasez de alimento (Milton 1980; Strier 1992).

En conclusión, en El Piñalito en donde las dos especies de monos aulladores muestran un gran solapamiento en la dieta (Agostini *et al.* 2010a), también muestran un elevado solapamiento en los patrones de uso del espacio (Agostini *et al.* 2010b), sugiriendo la ausencia de segregación en el nicho espacial entre ambas especies.

Patrones de actividad de *A. guariba* y *A. caraya* en sintopía

El modelo socioecológico propone dos factores básicos determinantes en el tamaño de los grupos: el riesgo de predación (el cual impone un tamaño mínimo de grupo) y la competencia intragrupal por el alimento (la cual impone un tamaño máximo del mismo) (Chapman *et al.* 1995; Janson & Goldsmith 1995). A medida que aumenta el tamaño de grupo, los individuos deben moverse más y desplazarse mayores distancias (aumentar el esfuerzo de forrajeo) para satisfacer sus necesidades energéticas (Wrangham *et al.* 1993; Janson & Goldsmith 1995). El objetivo del presente estudio fue el de evaluar la influencia de la disponibilidad del alimento, la dieta, el clima y el tamaño y composición de grupo en los patrones de actividad de ambas especies en sintopía. Teniendo en cuenta que ambas especies no han mostrado una segregación en el nicho trófico ni en el espacial, esperamos una diferenciación en los patrones de actividad diarios para reducir la competencia potencial entre grupos de *A. caraya* y *A. guariba* con áreas de acción superpuestas (Agostini *et al.* 2012a).

A través del «muestreo de barrido» (Altman 1974) registramos cada 10 minutos la actividad de cada uno de los individuos del grupo, dentro de cinco categorías mu-

tuamente excluyentes: descanso, alimentación, movimiento (cambio no direccional de posición espacial del individuo, solo por períodos cortos cuando el grupo no se encontraba desplazándose), desplazamiento (cambios de localización del individuo durante viajes grupales con una orientación y dirección determinadas) y actividad social. Para estimar el presupuesto de tiempo (*time budget*) dedicado a cada una de las actividades seguimos a Clutton-Brock (1977). Calculamos el tiempo dedicado a cada actividad en cada uno de los muestreos de barrido (*scans*) como la proporción de individuos comprometidos en cada una de las actividades dentro de cada grupo. Para calcular el tiempo mensual dedicado a cada actividad, promediamos el tiempo dedicado por hora y luego promediamos el tiempo mensual dedicado a cada actividad para tener un presupuesto de tiempo anual de cada una de las actividades. Expresamos los patrones de actividad diarios (distribución diaria de las actividades) de cada grupo como la proporción promedio de tiempo dedicada a cada una de las actividades mayores (descanso, movimiento + desplazamiento, alimentación) en clases de una hora de 06:00 h a 19:00 h (Agostini *et al.* 2012a).

Los grupos de ambas especies dedicaron la mayor parte del tiempo a descansar (57-65 %), en segundo lugar estuvo la actividad de movimiento y desplazamiento (4-10 % y 11-15 %, respectivamente), alimentación (12-15%) y, finalmente, actividades sociales (1-2 %). La estacionalidad de los recursos alimenticios afectó el tiempo dedicado a cada actividad de manera diferente en cada especie. Ambos grupos de *A. guariba* dedicaron una mayor proporción del tiempo a actividades sociales durante la estación de abundancia en comparación con la estación de escasez. En cambio, ambos grupos de *A. caraya* dedicaron una mayor proporción del tiempo a moverse, desplazarse y a actividades sociales durante la estación de abundancia en relación a la de escasez. En nuestro sitio de estudio, ambas especies presentaron algunas diferencias en relación a los patrones de actividad estacionales. Los grupos de *A. guariba* descansaron menos durante la época de abundancia de frutos maduros y pasaron más tiempo en movimiento cuando hubo un mayor consumo de flores, lo que brinda sustento a la predicción de que los monos aulladores son «minimizadores de energía» (Milton 1980). El comportamiento de *A. caraya* también reforzó esta hipótesis, ya que los grupos mostraron un menor tiempo de descanso cuando hubo un aumento de los frutos maduros en la dieta, más tiempo de descanso con un aumento de consumo de hojas maduras y, por último, más tiempo en movi-

miento cuando hubo un aumento en la disponibilidad de hojas nuevas y más tiempo desplazándose con un aumento en la disponibilidad de frutos maduros.

Con relación al efecto del tamaño de grupo, en los grupos de *A. guariba*, individuos en el grupo más grande (AG1, Tabla 1) pasaron menos tiempo de descanso y más tiempo moviéndose y tendieron a dedicar una mayor proporción del tiempo a comer, que el grupo pequeño (AG2). Individuos en el grupo más grande de *A. caraya* (AC1), dedicaron más tiempo a moverse, desplazarse y a actividades sociales y menos tiempo a alimentarse, que individuos en el grupo más pequeño (AC2). Considerando los cuatro grupos juntos, encontramos una correlación lineal negativa entre tamaño de grupo y actividad de descanso y una correlación positiva entre tamaño de grupo y actividad de movimiento y desplazamiento. Sin embargo, no encontramos ninguna relación entre el tamaño de los grupos y el tiempo dedicado a la alimentación. Tomando en cuenta los efectos de la estacionalidad en cada una de las actividades y el tamaño de grupo, tal como era esperado, la cantidad de tiempo dedicado al desplazamiento fue significativamente mayor para los grupos grandes durante la estación de abundancia. De forma similar, la cantidad de tiempo dedicada a descansar fue menor para los grupos más grandes, pero no hallamos relación con la estacionalidad de los recursos.

Finalmente, analizando los patrones de actividad diarios encontramos que grupos de especies diferentes mostraron leves diferencias en sus horarios pico de alimentación durante la estación de escasez. Sin embargo, la falta de un claro patrón de diferenciación de picos horarios de alimentación entre grupos con áreas muy solapadas entre sí y grupos con áreas poco o no solapadas, nos llevó a descartar la hipótesis de que la partición del nicho temporal representara una respuesta a la competencia entre las dos especies en sintopía (Agostini *et al.* 2012a).

Concluyendo, a pesar de que *A. caraya* y *A. guariba* presentaron algunas diferencias en los patrones de actividad (principalmente ligadas a diferentes respuestas a la estacionalidad de los recursos y al efecto del tamaño del grupo) no hay evidencias de una partición de nicho temporal entre las dos especies. El gran solapamiento en el nicho temporal, así como en el nicho trófico y espacial (Agostini *et al.* 2010 a,b) sugieren que estas especies no estarían segregando sus nichos ecológicos cuando coexisten en sintopía (Agostini *et al.* 2012a).

Los resultados que obtuvimos con relación al solapamiento en la dieta, los patrones de actividad y uso del

espacio entre ambas especies en sintopía nos permitieron explorar otras áreas del comportamiento de los monos aulladores, como la comunicación vocal de manera original y única.

Voces de larga y corta distancia en *A. guariba* y *A. caraya* en sintopía

Las voces de larga distancia (aullidos) de los monos aulladores son consideradas despliegues agresivos involucrados en el espaciamiento entre grupos vecinos (Kitchen *et al.* 2015). La función adaptativa que cumplirían dichos aullidos en la compleja trama de grupos vecinos y sus relaciones a largo plazo, es poco clara y la evidencia ha mostrado diferentes resultados (o diferentes interpretaciones de los mismos) para las distintas especies de aulladores e incluso para las diferentes poblaciones de una misma especie (Hopkins 2013; Van Belle 2015, 2014; Kitchen *et al.* 2015). La función última de estas voces estaría relacionada mayormente a la defensa de recursos y tres hipótesis -no mutuamente excluyentes- proponen que podrían funcionar en la defensa del territorio/alimento, las parejas y los infantes (Kitchen *et al.* 2015). Uno de los objetivos de este estudio fue poner a prueba estas tres hipótesis con relación a la función de los aullidos, utilizando el novedoso escenario de la sintopía (Holzmann *et al.* 2012). La presencia de dos especies tan similares viviendo en sintopía, exhibiendo un alto potencial para la competencia por la dieta y el espacio (Agostini *et al.* 2010 a,b) pero bajo o nulo potencial para la competencia por las parejas, otorgó la oportunidad de diferenciar los recursos a defender a través de los aullidos por los grupos de las diferentes especies. Durante los seguimientos mensuales a los cuatro grupos registramos todos los eventos de aullidos. Aquellos emitidos por el grupo focal (grupo seguido en aquel día) y aquellos oídos y emitidos por un grupo fuera de vista. Registramos la posición espacial (GPS) de cada uno de los eventos de aullidos (tanto los emitidos por el grupo focal como la posición del grupo focal al oír los aullidos de otros grupos), el contexto de emisión: *encuentro entre grupos, respuesta a aullido de otro grupo fuera de vista y espontáneo* (sin motivo aparente para los observadores) además de la identidad del individuo/individuos que participaban en el coro.

Registramos 79 sesiones de aullidos (45 para ambos grupos de *A. guariba* y 34 para ambos grupos de *A. caraya*) emitidos en los siguientes contextos: encuentro entre grupos (N=17), en respuesta a aullidos emitidos

por un grupo fuera de vista (N=9) y espontáneo (N=53). A su vez, registramos 47 encuentros entre grupos (7 entre grupos de *A. caraya*, 11 entre grupos de *A. guariba* y 29 entre grupos de ambas especies). Los resultados mostraron un claro patrón en el cual los individuos de ambas especies aullaron significativamente más durante encuentros con grupos de la misma especie (conespecíficos) que durante encuentros con grupos de la otra especie (interespecíficos). Registramos 49 interacciones entre grupos fuera de vista (aullidos oídos por el grupo focal y emitidos por un grupo fuera del alcance visual) y el patrón fue el mismo que durante los encuentros entre grupos: los monos de ambas especies respondieron significativamente más a los aullidos emitidos por grupos fuera de vista de la misma especie e ignoraron aquellos emitidos por grupos de la otra especie presente en el área. Ninguna de las dos especies aulló más en la época de escasez de recursos alimenticios, así como tampoco hallamos una distribución espacial de las sesiones de aullidos en los límites de las áreas de acción de cada grupo ni en las zonas en las que se hallaron concentrados los recursos alimenticios de mayor valor energético utilizados en ese momento. Con relación a la participación de las hembras en los coros de aullidos, al menos una hembra del grupo acompañó al macho en 29,1 % (N=23) de las veces. Los contextos en los cuales las hembras aullaron fueron en encuentros entre grupos (N=8), en respuesta a un aullido emitido por un grupo fuera de vista (N=1) y espontáneos (N=14). Ni los machos de ninguna de las dos especies, ni las hembras, aullaron más cuando había en el grupo infantes sin destetar (menores a 9 meses de edad) y, por lo tanto, susceptibles a sufrir infanticidio.

Nuestros resultados aportan evidencia para la hipótesis de la defensa de parejas como función última de los aullidos en los monos aulladores, ya que ambas especies aullaron consistentemente más durante encuentros entre grupos con la misma especie y en respuesta a aullidos emitidos por grupos fuera de vista de la misma especie. Además, mientras que los machos aullaron en todas las sesiones, las hembras solo lo hicieron en una pequeña proporción de las mismas. Nuestros resultados no sustentan la hipótesis de la defensa del territorio/alimento, ya que no observamos un aumento en la frecuencia de aullidos en la época de escasez del alimento ni observamos una distribución espacial de los aullidos concentrada en los límites de las áreas de acción o en áreas con recursos alimenticios valiosos. Teniendo en cuenta el amplio solapamiento en la dieta entre ambas especies en

sintopía (Agostini *et al.* 2010a), si los aullidos funcionaran en la defensa de los recursos alimenticios, hubiéramos esperado que tanto encuentros entre grupos con específicos como interespecíficos transcurrieran con aullidos, así como también que aullidos emitidos por un grupo fuera de vista fueran respondidos por el grupo focal independientemente de la especie, ya que ambas especies serían competidoras por los recursos que gatillan los aullidos. Nuestros resultados tampoco apoyan la hipótesis de la defensa de los infantes (con el objetivo de reducir el riesgo de infanticidio al repeler machos solitarios de ingresar al grupo) a través de los aullidos, ya que ni machos ni hembras de ninguna de las dos especies aullaron más cuando había infantes susceptibles a infanticidio en el grupo.

Además de poner a prueba las diferentes hipótesis en torno a la función última de las vocalizaciones de larga distancia en ambas especies, durante junio-noviembre de 2007, grabamos a través de un micrófono Sennheiser ME67 y una grabadora Sony MiniDisc, las vocalizaciones de corta distancia utilizadas en la comunicación intragrupal y emitidas naturalmente por los individuos de los grupos de ambas especies (Holzmann *et al.* en prensa; Holzmann 2012). Realizamos todas las grabaciones con una tasa de muestreo de 44,1 kHz y una resolución de 16 bits. Acompañamos a cada una de las grabaciones con una etiqueta acústica en la cual detallamos la identidad del individuo emisor y el contexto de emisión dentro de seis categorías mutuamente excluyentes: alimentación, juego, agresión entre individuos del grupo, aislamiento, momentos tensos y conflicto madre-cría. Obtuvimos un total de 15 horas completas de grabación con los grupos de *A. caraya* y 16 horas con los grupos de *A. guariba*. Sobre un total de 331 grabaciones de buena calidad para *A. caraya* y 146 para *A. guariba* realizamos mediciones de cuatro parámetros acústicos básicos (frecuencia máxima, mínima, pico y duración) utilizando el software Raven 1.4 (Universidad de Cornell). Todas las mediciones fueron realizadas con una ventana de tipo Hann, 50 % de solapamiento, tamaño de ventana de 0,0522 s y un DFT de 4096 muestras. Todas las voces que grabamos se encuentran depositadas en la Macaulay Library of Natural Sounds de la Universidad de Cornell (<http://macaulaylibrary.org/>) y están disponibles para ser oídas libremente. En base a las mediciones acústicas pudimos diferenciar un total de ocho voces diferentes para *A. caraya* y seis para *A. guariba* (Holzmann *et al.* en prensa). Algunas de las voces han sido descritas en otros estudios de *A. caraya* y *A.*

guariba (da Cunha *et al.* 2015) y algunas aquí descritas son nuevas. La descripción del repertorio vocal de corta distancia de ambas especies en sintopía, es un estudio que servirá de base para proyectar futuras preguntas en torno a la función de cada una de estas voces.

Grupo mixto e hibridación

Durante los seguimientos mensuales a cada uno de los grupos observamos el ingreso de una hembra de *A. caraya* a un grupo de *A. guariba* y la posterior aparición de dos individuos con fenotipo híbrido. Dicha observación nos llevó a indagar más sobre el fenómeno de hibridación, realizar comparaciones con similares observaciones en otros sitios y finalmente analizar sus posibles consecuencias en la conservación de las especies involucradas.

La evidencia de hibridación dentro del género *Alouatta* ha sido confirmada solamente para dos pares de especies: *A. palliata* x *A. pigra* (en México) y *Alouatta guariba* x *A. caraya* (en Brasil y Argentina) (Cortés-Ortiz *et al.* 2015). La formación de grupos mixtos y la aparición de individuos híbridos ocurrió en nuestro sitio de estudio en una muy baja proporción, en comparación con otras zonas de contacto entre las mismas especies de aulladores reportadas para Brasil (Aguiar *et al.* 2007, 2008; Bicca-Marques *et al.* 2008): un solo grupo mixto de nueve grupos censados y solo dos de 62 individuos identificados fueron híbridos potenciales (Agostini *et al.* 2008).

Uno de los dos grupos que seleccionamos de *A. guariba* estaba conformado por cuatro individuos adultos de *A. guariba* y una hembra de *A. caraya* (Tabla 1, Agostini *et al.* 2008). El 5 de diciembre de 2006 observamos a esta hembra de *A. caraya* cargando a un infante muy pequeño de sexo indeterminado. El infante, que estimamos tendría un mes de edad, tenía un color de pelaje atípico para los infantes de *A. caraya*, lo que nos llevó a concluir que se trataba de un individuo híbrido. El color del pelaje del infante era intermedio entre el pelaje característico de los infantes de *A. caraya* y los de *A. guariba*: cabeza, espalda y brazos de un color rosado-anaranjado que gradualmente se transformaba en amarillo claro hacia la parte posterior del cuerpo (Agostini *et al.* 2008). Cuando contactamos al grupo al mes siguiente el infante había desaparecido. Luego de la desaparición de su infante, observamos a esta hembra copular dos veces con diferentes machos de *A. guariba*, la primera vez (enero de 2007) con un macho de otro grupo el cual no formaba parte de nuestros

grupos de estudio y la segunda vez (febrero de 2007) con el macho dominante del grupo en el que residía. El 11 de noviembre de 2007 encontramos al grupo para realizar el seguimiento mensual y observamos que esta hembra llevaba otro infante de alrededor de un mes de edad (macho), con un patrón de coloración similar al de su anterior infante, probablemente híbrido también. Teniendo en cuenta que el período de gestación en los monos aulladores es de seis meses aproximadamente (Glander 1981), este segundo infante no podría haber sido concebido durante las cópulas observadas (Agostini *et al.* 2008). El infante junto a su madre y al resto de los individuos del grupo murieron durante una epidemia de fiebre amarilla a principios de 2008 (Holzmann *et al.* 2010, ver más adelante).

Aunque el contacto entre dos o más especies de monos aulladores podría deberse a la expansión natural de biomas no necesariamente relacionada con actividades humanas (Bicca-Marques *et al.* 2008), un estudio llevado a cabo en México concluyó que la formación de grupos mixtos y la aparición de híbridos se ve facilitada por la fragmentación de hábitat (Dias *et al.* 2013). Futuros estudios en zonas de contacto con hibridación serán necesarios para comprender la influencia de la perturbación del hábitat en dicho proceso. Por otra parte, zonas de contacto como la de *A. caraya* y *A. guariba* en Argentina constituyen un escenario único y sumamente interesante para dicho objetivo, ya que no se encuentran ubicadas en una zona de ecotono entre dos biomas diferentes (sino dentro del Bosque Atlántico), ni constituyen un fragmento pequeño aislado, rodeado por cultivos (Agostini *et al.* 2008).

Conservación de *A. caraya* y *A. guariba*: principales amenazas y acciones para el futuro

El *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina* ha catalogado a *A. caraya* como «Vulnerable» y a *A. guariba* como «En peligro crítico» de extinción (Agostini *et al.* 2012b). Las amenazas para ambas especies son similares: la presión antrópica sobre las áreas de bosque que estos primates necesitan para vivir, el mascotismo y la fiebre amarilla (aunque esta última principalmente confinada a las poblaciones de Misiones por ahora, Agostini *et al.* 2014). La provincia de Misiones ha registrado, en forma recurrente, epidemias de fiebre amarilla que afectan a las poblaciones de monos aulladores y a los seres humanos (e.g., en 1965-1966, Crespo 1974).

Dos brotes de fiebre amarilla ocurrieron entre noviembre de 2007 y octubre de 2008, que afectaron seriamente a las poblaciones de ambas especies de monos aulladores (Holzmann *et al.* 2010). El total de grupos bajo estudio (cuatro grupos = 59 individuos de ambas especies) desapareció en dicho brote. Durante relevamientos que realizamos en enero de 2008 en conjunto con guardaparques e integrantes del Ministerio de Salud de la Nación (veterinarios y médicos epidemiólogos) hallamos 14 monos muertos (siete individuos de cada especie) en el parque El Piñalito, 12 de los cuales correspondían a individuos de nuestros grupos bajo estudio. Luego de este brote de fiebre amarilla decidimos encarar dos acciones concretas: 1) relevamientos en la provincia de Misiones con el objetivo de determinar la presencia y distribución geográfica de ambas especies en la región (Agostini *et al.* 2015; Holzmann *et al.* 2015) y 2) un taller en conjunto con el CBSG (*Conservation Breeding Specialist Group*) de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza; Agostini *et al.* en prensa, Agostini *et al.* 2014; Moreno *et al.* 2015) con el objetivo de realizar un análisis de viabilidad poblacional (AVP) para identificar las principales amenazas para la conservación de *A. guariba* en Argentina y generar conciencia pública sobre el delicado estado de esta especie en nuestro país.

Entre marzo de 2008 y noviembre de 2009, realizamos 12 relevamientos en la provincia de Misiones, visitando un total de 30 localidades. Hallamos nueve localidades nuevas con presencia de *A. caraya* y siete nuevas localidades con presencia de *A. guariba* (Holzmann *et al.* 2015). Durante este relevamiento encontramos tres áreas protegidas contiguas con grupos de ambas especies, ubicadas a 95 km al SO de El Piñalito (Holzmann *et al.* 2015). Utilizamos estas localidades provenientes de nuestro relevamiento en Misiones junto a otras provenientes de la literatura a lo largo de toda la distribución en Sudamérica de ambas especies para construir modelos de distribución geográfica potencial a través del algoritmo MaxEnt (Phillips *et al.* 2006, Holzmann *et al.* 2015). Sucesivamente, en 2010 realizamos nuevos censos repetidos en 31 transectas distribuidas tanto en áreas protegidas como no protegidas y entrevistas semi-estructuradas con pobladores locales cubriendo el área de distribución de *A. guariba* en Misiones (Agostini *et al.* 2015). Durante estos censos no tuvimos ninguna evidencia de presencia de aulladores. En base a las entrevistas y a la comparación con datos de

densidad anteriores a la epidemia de fiebre amarilla, concluimos que la abundancia de ambas especies de aulladores cayó drásticamente luego los brotes de 2008 y 2009 (Agostini *et al.* 2015).

Los resultados de estos relevamientos junto con los resultados en relación a la ecología y el comportamiento de *A. guariba* que obtuvimos durante los años de estudio en el parque El Piñalito resultaron de suma utilidad para la construcción del AVP y para determinar baches críticos en la información de la especie en Argentina. Los resultados del modelado a través de *Vortex* (Lacy & Pollack 2013) demostraron que, tanto la severidad de los brotes de fiebre amarilla (alta tasa de mortalidad de aulladores) como su frecuencia (cuatro brotes en Misiones desde la década del 60 hasta la actualidad, Holzmann *et al.* 2010) podrían tener un alto impacto en la viabilidad de la población de *A. guariba* en Argentina (Agostini *et al.* 2014). También realizamos un modelo de la dinámica de la fiebre amarilla en las poblaciones de *A. guariba* en Misiones a través de *Outbreak* (Lacy *et al.* 2012). Utilizando una novedosa técnica de «metamodelado» vinculamos los parámetros

de *Vortex* y *Outbreak* lo que nos ayudó a comprender la dinámica de los brotes de fiebre amarilla. Este análisis nos permitió dimensionar que estos brotes no son solo eventos catastróficos sino eventos emergentes relacionados con la naturaleza epidemiológica de la enfermedad (Agostini *et al.* 2014, Moreno *et al.* 2015). No hallamos relación entre condiciones climáticas (lluvias intensas y temperaturas elevadas) y los brotes de fiebre amarilla registrados en Misiones (Holzmann *et al.* 2010)

Como resultados relevantes del taller establecimos una serie de recomendaciones sobre las cuales nos encontramos trabajando en la actualidad. Entre las más relevantes, destacamos: estimar la densidad poblacional, la distribución y el tamaño poblacional de *A. guariba* en Misiones, implementar sistemas de vigilancia regulares para alertar a las autoridades sobre un posible brote de fiebre amarilla, realizar estudios sanitarios y genéticos sobre individuos de esta especie, identificar y comprender factores que determinan la capacidad de carga de los ambientes donde habitan monos aulladores y estudiar y monitorear las poblaciones de los mosquitos vectores del virus (Agostini *et al.* 2014).

CONCLUSIÓN

Las áreas de simpatria/sintopía entre dos o más especies de monos aulladores resultan ser escenarios únicos para el abordaje de diversas cuestiones ecológicas y comportamentales, aportando una interpretación complementaria a la de las mismas especies en alopatría. Futuros estudios a largo plazo explorando otras dimensiones del nicho ecológico de las especies en simpatria son necesarios para profundizar nuestro conocimiento sobre estas especies. El gran solapamiento que observamos en la dieta, patrones de uso del espacio y patrones de actividad entre ambas especies, podría llevar a las mismas a coexistir bajo un régimen de competencia de tipo indirecta. Este gran solapamiento de nicho podría ser una de las razones que explicaría la distribución esencialmente parapátrica/alopátrica del género a lo largo de su rango de distribución continental y las escasas zonas donde coexisten dos especies. La sintopía de especies de monos aulladores resulta también ser un escenario sumamente atractivo para el estudio de la comunicación vocal, tanto intra-como inter-específica. Realizar análisis acústicos comparativos intra-específicos entre voces de larga distancia de aulladores viviendo en sintopía con otra espe-

cie de *Alouatta* y viviendo en alopatría, ayudaría a comprender la influencia de la presencia de congéneres en la comunicación a grandes distancias. Determinar la densidad poblacional de la población de *A. guariba* de Misiones e implementar sistemas de vigilancia por posibles eventos de fiebre amarilla, son acciones futuras prioritarias para estimar el real estado de conservación de esta especie en Argentina.

AGRADECIMIENTOS

A los 24 asistentes de campo que colaboraron para la recolección de datos. A Daphne Colcombet y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, PIP 6318), Cleveland Metropark Zoo (Scott Neotropical Fund), Primate Conservation Inc., Conservation International (Primate Action Fund), International Primatological Society (Conservation Grant), Idea Wild, Rufford Small Grant, the Mohammed bin Zayed Species Conservation Fund, American Society of Primatologists, Rowe-Wright Primate Fund, the Banham Zoo, e

BIBLIOGRAFÍA

- Agostini I, Holzmann I & MS Di Bitetti (2008) Infant hybrids in a newly formed mixed-species group of howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) in north-eastern Argentina. *Primates* 49:304-307.
- Agostini I, Holzmann I & MS Di Bitetti (2010a) Are howler monkey species ecologically equivalent? Trophic niche overlap in syntopic *Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*. *American Journal of Primatology* 72:173-186.
- Agostini I, Holzmann I & MS Di Bitetti (2010b) Ranging patterns of two syntopic howler monkey species (*Alouatta guariba* and *A. caraya*) in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 31:363-381.
- Agostini I, Holzmann I & M Di Bitetti (2012a) Influence of seasonality, group size, and presence of a congener on activity patterns of howler monkeys. *Journal of Mammalogy* 93:645-657.
- Agostini I, Aprile G, Baldovino MC, Brividoro M, Di Bitetti M, Fantini L, Fernandez VA, Fernandez Duque E, Holzmann I, Juarez CP, Kowalewski MM, Mudry MD, Nieves M, Oklander LI, Peker SM, Pfoh R, Raño M, Steinberg ER, Tujague P & GE Zunino (por orden alfabético). (2012b) Orden Primates. En: Ojeda R, Chillo V & GB Diaz Isenrath (eds.). *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina*. SAR-REM Editorial. Buenos Aires, Argentina. Pp. 81-86.
- Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS, Oklander LI, Kowalewski MM, Beldoménico PM, Goenaga S, Martínez M, Moreno ES, Lestani E, Desbiez ALJ & P Miller (2014) Building a Species Conservation Strategy for the brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*) in Argentina in the context of yellow fever outbreaks. *Tropical Conservation Science* 7:26-37.
- Agostini I, Pizzio E, De Angelo C & MS Di Bitetti (2015) Population Status of primates in the Atlantic Forest of Argentina. *International Journal of Primatology* 36: 244-258.
- Agostini I, Holzmann I & M Di Bitetti. The brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*) in Argentina: current status, threats and conservation challenges. En: Kowalewski M & L Oklander (eds.) *Primatology in Argentina*. Editorial SAR-REM, (en prensa).
- Aguiar LM, Mellek DM, Abreu KC, Boscarato TG, Bernardi IP, Miranda JMD & FC Passos (2007) Sympatry of *Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans* and the rediscovery of free-ranging potential hybrids in Southern Brazil. *Primates* 48:245-248.
- Aguiar LM, Pie MR & FC Passos (2008) Wild mixed groups of howler species (*Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans*) and new evidence for their hybridization. *Primates* 49:149-152.
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49 (3/4): 227-267.
- Begon M, Harper JL & CR Townsend (1990) Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK. 714 pp.
- Bicca-Marques JC, Prates HM, Aguiar FRC & CB Jones (2008) Survey of *Alouatta caraya* the black-and-gold howler monkey, and *Alouatta guariba clamitans*, the brown howler monkey, in a contact zone, State of Rio Grande do Sul, Brazil: evidence for hybridization. *Primates* 49:246-252.
- Brown AD & GE Zunino (1994) Hábitat, densidad y problemas de conservación de los primates de Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 3:30-40.
- Clutton-Brock TH (1977) Methodology and measurement. Clutton-Brock T H (ed.) En: *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkeys and Apes*. Academic Press, London, UK. Pp. 585-590
- Clutton-Brock TH & PH Harvey (1977) Species differences in feeding and ranging behavior in primates. En: Clutton-Brock TH (ed.) *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*. Academic Press, London, UK. Pp. 557-583.
- Cortés-Ortiz L, Agostini A, Aguiar L, Kelaita M, Silva FE & JC Bicca-Márques (2015) Hybridization in Howler Monkeys: Current Understanding and Future Directions. En: Kowalewski M, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer Press. New York, USA. Pp. 107-131.
- Crespo JA (1954) Presence of the reddish howling monkey (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera) in Argentina. *Journal of Mammalogy* 35:117-118.
- Crespo JA (1974) Comentarios sobre nuevas localidades de mamíferos de Argentina y de Bolivia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Zoología* 11(1):1-31.
- Crespo JA (1982) Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Ecología* 3(2):45-162.
- Crockett CM & JF Eisenberg (1987) Howlers: variations in group size and demography. En: Smuts B, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW & TT Struhsaker (eds.) *Primate Societies* University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 54-68.
- Chapman CA, Wrangham R & LJ Chapman (1995) Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:59-70.
- Da Cunha TRG, Oliveira D, Holzmann I & D Kitchen (2015) Production of loud and quiet calls. En: Kowalewski M, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer Press. New York, USA. Pp: 337-369.
- Dias PAD, Alvarado-Serrano D, Rangel-Negrín A, Canales-Espinosa D & L Cortés-Ortiz (2013) Landscape attributes affecting the natural hybridization of Mexican howler monkeys. En: Marsh L & C Chapman (eds.) *Primates in Fragments II*. Springer, New York, USA. Pp. 423-435.
- Di Bitetti MS, Placci G, Brown AD & DI Rode (1994) Conservation and population status of the brown howling monkey (*Alouatta fusca clamitans*) in Argentina. *Neotropical Primates* 2 (4):1-4.

- Di Bitetti MS (2003) Outlook for primate conservation in Misiones. En: Galindo Leal C & IG Camara (eds.) *The State of the Hotspots: The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. Island Press, Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International. Washington, USA. pp 194-199.
- Di Fiore A & CJ Campbell (2007) The Atelines: Variation in ecology, behavior, and social organization. En: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M & SK Bearder (eds.). *Primates in Perspective*. Oxford University Press, New York, USA. Pp. 155-185.
- Glander KE (1981) Feeding patterns in mantled howling monkeys. En: Kamil A & T Sargent (eds.) *Foraging Behavior. Ecological, Ethological and Psychological Approaches*. Garland STPM Press. New York and London. Pp. 231-257.
- Gregorin R (2006) Taxonomia e variaco geogrfica das especies do genero *Alouatta* Lacepede (Primates, Atelidae) no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23:64-144.
- Groves CP (2001) *The Taxonomy of Primates*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC., USA. Pp 449-473.
- Holzmann I (2012) *Distribucin geogrfica potencial y comportamiento vocal de dos especies de mono aullador (Alouatta guariba clamitans y Alouatta caraya)*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 222 pp.
- Holzmann I, Agostini I & M Di Bitetti (2005) Simpatria de *Alouatta guariba* y *Alouatta caraya* en Misiones. Libro de resmenes de las XX Jornadas Argentinas de Mastozoologa, Congreso SAREM. Buenos Aires, Argentina. 145 pp.
- Holzmann I, Agostini I, Areta J I, Ferreira H, Beldomnico P & MS Di Bitetti (2010) Impact of yellow fever outbreaks on two howler monkey species (*A. guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) in Misiones, Argentina. *American Journal of Primatology* 72:475-480.
- Holzmann I, Agostini I & MS Di Bitetti (2012) Roaring behavior of two syntopic howler species (*Alouatta caraya* and *A. guariba clamitans*): Evidence supports mate defense. *International Journal of Primatology* 33:338-355.
- Holzmann I, Agostini I, De Matteo K, Areta JI, Merino M & MS Di Bitetti (2015) Using species distribution modeling to asses factors that determine the distribution of two parapatric howler monkeys (*Alouatta* spp.) in South America. *International Journal of Primatology* 36:18-32.
- Holzmann I, Agostini I & MS Di Bitetti. Short-Distance Vocalizations of the Black-and gold Howler monkey (*Alouatta caraya*) in the Atlantic Forest of Argentina. En: *Primatology in Argentina*. Kowalewski M. y Oklander L. (Eds). Editorial SAREM. (en prensa)
- Hopkins M (2013) Relative Dominance and Resource Availability Mediate Mantled Howler (*Alouatta palliata*) Spatial Responses to Neighbors' Loud Calls. *International Journal of Primatology* 34:1032-1054.
- Isbell LA (1991) Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology* 2:143-155.
- Janson CH & ML Goldsmith (1995) Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6:326-336.
- Kernohan BJ, Gitzen RA & JJ Millsbaugh (2001) Analysis of animal space use and movements. En: Millsbaugh JJ & JM Marzluff (eds.) *Radio Tracking and Animal Populations*. Academic. San Diego, USA. pp. 125-166.
- Kitchen D, Da Cunha TRG, Holzmann I & D Oliveira (2015) Captulo 14: "Function of loud calls in Howler Monkeys". En: Kowalewski M, Garber P, Corts-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds). *Howler Monkeys, Developements in Primatology: Progress and Prospects*. Springer Press. New York, USA. Pp: 369-399.
- Krebs CJ (1989) *Ecological Methodology*. Harper and Row. New York, USA. 765 pp.
- Lacy RC, Pollak JP, Miller PS, Hungerford L & P Bright (2012) Outbreak Version 2.0. IUCN SSC Conservation Breeding Specialist Group. Apple Valley, Minnesota.
- Lacy R C & JP Pollak (2013) VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 10.0. Chicago Zoological Society. Brookfield, Illinois.
- Milton K (1980) *The Foraging Strategy of Howler Monkey: A Study in Primate Economics*. Columbia University Press. New York, USA. 165 pp.
- Moreno, ES, Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS, Oklander LI, Kowalewski MM, Beldomenico PM, Goenaga S, Martnez M, Lestani E, Desbiez ALJ, & P Miller (2015) Yellow fever impact on brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) in Argentina – a metamodeling approach based in Population Viability Analysis and Epidemiological dynamics. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 110:865-876.
- Phillips SJ, Anderson RP & RE Schapire (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Strier KB (1992) Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology* 88:515-524.
- Tokeshi M (1999) Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives. *Behaviour* 49: 227-267.
- Van Belle S (2015) Female Participation in Collective Group Defense in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*). *American Journal of Primatology* 77: 595–604.
- Van Belle S, Estrada A P & Garber (2013) Spatial and Diurnal Distribution of Loud Calling in Black Howlers (*Alouatta pigra*). *International Journal of Primatology* 34:1209-1224.
- Van Belle S, Estrada A & P Garber (2014) The Function of Loud Calls in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*): Food, Mate, or Infant Defense? *American Journal of Primatology* 76:1196-1206.
- Waser PM (1987) Interactions among primate species. En: Smuts BB, Wrangham RW, Cheney DL, Seyfarth RM, & TT Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 210-226.
- Wrangham R, Gittleman JL & CA Chapman (1993) Constraints on group size in primates and carnivores, population density and day-range as assays of exploitation competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:199-209.

Ecología alimentaria de *Alouatta caraya* en Argentina: patrones de selección del alimento, ¿Una cuestión de métodos?

Vanina A. Fernández^{1*} y Martín M. Kowalewski²

¹Grupo de Genética y Ecología en Conservación y Biodiversidad (GECobi), Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (MACN-CONICET), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

²Estación Biológica Corrientes (EBCo), Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN -CONICET), San Cayetano, Corrientes, Argentina.

*vanifer@gmail.com

Resumen

Existen estudios en donde se sugiere que el tiempo de alimentación no es un buen indicador para estimar patrones alimenticios. En este capítulo comparamos los resultados obtenidos al utilizar el tiempo de alimentación versus el consumo de biomasa ingerida como variable alternativa. Asimismo, evaluamos las diferencias obtenidas al aplicar modelos estadísticos que contemplen la complejidad de datos referidos a la dieta. Se estudió la dieta de dos grupos de *A. caraya* durante siete meses en la provincia de Corrientes, Argentina. Nuestros resultados sugieren que el tiempo de alimentación sobrestima la ingesta de todos los alimentos, excepto los frutos (subestimada) y que la elección del modelo estadístico y el tratamiento de los datos cambian los resultados obtenidos. Así, recolectar y analizar incorrectamente los datos puede llevarnos a conclusiones erróneas, una situación que puede ser grave si nuestras investigaciones son utilizadas o forman parte, por ejemplo, de planes de manejo de la biodiversidad.

Abstract

Feeding ecology in *Alouatta caraya*: patterns of food selection, a matter of methods?

Feeding behavior is usually described as the time invested in feeding on different items. This variable is then used to make inferences about diet composition. However, there is evidence suggesting that it is an inaccurate proxy of, for example, diet composition. The aim of this chapter is to review the feeding strategies inferred from howler monkeys in northeastern Argentina. We compared the results using this variable versus an alternative variable: ingested biomass consumption. We also evaluated the differences in results obtained by applying statistical models that consider the complexity of feeding data. We studied two groups of *A. caraya* for seven consecutive months in the Corrientes Province, Argentina. Our results suggest that 1) feeding time overestimated the intake of all food items but fruit (which was underestimated) and 2) the methodology chosen to analyze data results in differences in our results. Therefore, not properly collected and analyzed data may lead to erroneous conclusions. This situation is serious if the results of our investigations are used for example, to develop management plans for biodiversity and primate conservation.

Palabras clave

Biomasa consumida, estrategias alimentarias, tiempo de alimentación, modelos mixtos.

Key words

Biomass intake, feeding time, feeding strategies, mixing models.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales presentan una alta heterogeneidad, tanto espacial como temporal, en la oferta de recursos alimenticios (Carr & Macdonald 1986; Tuomisto *et al.* 2003). Esto se debe, por ejemplo, a la acción de factores abióticos, tales como la irradiancia (cantidad de radiación solar por unidad de superficie) y el estrés hídrico, los cuales han modelado la fenología de las plantas, dando como resultado, entre otros aspectos, a una sincronización de los períodos de floración y fructificación (van Schaik *et al.* 1993). Esta variabilidad en la oferta de recursos tiene un gran impacto sobre la comunidad de vertebrados que se alimentan de ellas, los cuales pueden adaptar su alimentación e historia de vida a estas ofertas estacionales de alimentos. En primates, por ejemplo, diversos trabajos han sugerido que esta variabilidad en la oferta de alimentos, no solo determina el tipo de estrategia de explotación de los recursos alimenticios que utilizan, sino que también afecta, por ejemplo, la composición estacional de la dieta, la distribución temporal de los nacimientos durante el año, el uso diferencial de las áreas de acción, las estructuras sociales y, posiblemente, los patrones de migración, las tasas de crecimiento y las densidades poblacionales (Milton 1980; van Schaik *et al.* 1993; Chapman *et al.* 1997; Janson & Chapman 1999; Borries *et al.* 2001; Kowalewski & Zunino 2004; Felton 2008; Felton *et al.* 2009b).

En otras palabras, la obtención de recursos alimenticios podría ser considerada una importante fuerza selectiva que actúa sobre la biología de los primates no humanos (Chapman *et al.* 2012). De esta manera, comprender los patrones de alimentación en los primates y la forma en que ellos implementan estrategias para satisfacer sus necesidades nutricionales es importante en cualquier estudio sobre la socioecología de los primates. La forma más tradicional de describir el comportamiento de alimentación de un primate no humano es a través de un estudio comportamental de la dieta, y el tiempo dedicado a alimentarse es la medida convencional para cuantificar este comportamiento (Altmann 1974; Martin & Bateson 2007; Tillberg *et al.* 2007; Festa-Bianchet & Apollonio 2013). Aunque puede considerarse una medida válida, ya que el tiempo es un recurso y brinda información importante sobre cómo los animales lo distribuyen entre las dife-

rentes actividades diarias, las interpretaciones sobre cuáles alimentos son más importantes para los individuos pueden cambiar dependiendo con qué variable –tiempo o biomasa– estemos trabajando (Kurland & Gaulin 1987; Felton *et al.* 2009b; Rothman *et al.* 2011). Así, por ejemplo, Gaulin & Gaulin (1982) en un trabajo seminal sobre la ecología y comportamiento de *Alouatta seniculus* en Colombia, describen para 2 grupos de aulladores que a pesar de invertir más del 50 % del tiempo de alimentación en hojas, esta estructura representaba menos del 25 % de la dieta cuando se consideraba la cantidad de biomasa ingerida (en peso seco). Asimismo, los frutos maduros, que representaron el 40 % del tiempo invertido, consistieron en el 70 % de la cantidad de biomasa ingerida por estos animales. Otro ejemplo de esto es 1 estudio reciente en 2 grupos de aulladores negros, *A. pigra*, en México (Righini 2014), donde al estimar el tiempo invertido en alimentación se encontró que las estructuras foliares representaron en promedio el 50,6 % de su dieta, mientras que los frutos el 40,2 %. Sin embargo, cuando se consideraron las proporciones que representaba cada tipo de alimento, basados en su peso, los frutos pasaron a ser el principal componente de la dieta (58,2 % respecto al 37 % de estructuras foliares).

A modo de ejemplo, esta evidencia sugiere que el tiempo invertido en alimentación no resulta un buen indicador para realizar inferencias sobre la composición cuantitativa de la dieta, la mayoría de los trabajos publicados que describen patrones de alimentación de primates no humanos utilizan el tiempo como variable para estimarla (Oates 1994; Nekaris & Bearder 2007; Di Fiore *et al.* 2011). Esto no solo influye sobre lo que se infiere acerca de las estrategias alimentarias de los animales, sino que sienta las bases para la construcción del conocimiento tanto ecológico, social como evolutivo de los primates. El objetivo general de este capítulo es evaluar las estrategias de alimentación que se han inferido para los monos aulladores negros y dorados en el noroeste de Argentina. Para ello, se estimarán y compararán dos variables para describir la dieta de estos primates: el tiempo invertido en alimentación y el consumo (biomasa ingerida). La comparación de estas variables nos permitirá evaluar cuál es la mejor para describir, en forma más precisa, la composición dieta-

ria de los individuos. Por otro lado, se evaluarán las diferencias obtenidas en los resultados al aplicar modelos estadísticos que contemplen la complejidad de los datos analizados, en lugar de los métodos estadísticos

más tradicionales. Este trabajo nos permitirá proponer recomendaciones generales para realizar en forma más adecuada los estudios de composición de dieta en primates no humanos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio se localiza en el noroeste de la provincia de Corrientes, en los alrededores de la Estación Biológica Corrientes (MACN-CONICET) y Parque Provincial San Cayetano (Lat. S 27°30'; Long. O 58°41'), Argentina. Es un ambiente naturalmente fragmentado de tierra firme, en donde los grupos de estudio se encuentran dispersos en fragmentos de bosque semidecíduo interrumpidos por pastizales, a orillas del río Riachuelo y a 25 km al sureste de la ciudad de Corrientes (Figura 1). Situada al sur del Trópico de Capricornio, la región posee clima subtropical, con una temperatura media anual de 21,18 °C (con extremos de -0,3 °C y 40,6 °C) y una precipitación media anual de 1265,67 mm (valores calculados a partir de la base de datos de la estación Aero, a 17 km del sitio de estudio, suministrada por el Servicio Meteorológico Nacional para el período 2008-

2010). Las lluvias ocurren durante todo el año y disminuyen entre julio y agosto, pero no existe una clara separación entre estación seca y húmeda, en particular debido a la alta variabilidad interanual (Zunino 1989; Zunino 1996a; Zunino *et al.* 2007), para los años 2008-2010. En el año 2010, la temperatura media anual fue 20,69 °C (con extremos de 0,6 °C y 38,9 °C) y la precipitación 1393,30 mm (máximo diario 143 mm).

El área se caracteriza por ser llana y con una elevación de aproximadamente 60 m sobre el nivel del mar (Rumiz 1990; Zunino *et al.* 2007). La vegetación forma un mosaico de bosques altos y bajos en una matriz de sabanas con palmeras, pastizales y zonas deprimidas con lagunas y esteros. El bosque alto original se caracteriza por la presencia de árboles de madera dura de alto valor económico, incluyendo *Astronium balansae* (Anacardiaceae), *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) y *Tabebuia* spp. (Bignoniaceae). Estos bosques han sido intensamente explotados a través de la tala selectiva, agricultura, ganadería y pastoreo. Los bosques altos remanentes, degradados y con superficies que varían entre 5 y 15 ha representan el hábitat de *Alouatta caraya* en este área (Zunino 1989; Zunino 1996b; Zunino *et al.* 2007).

Se seleccionaron 2 grupos de monos aulladores vecinos (grupos S y T) que habitan en 1 fragmento de bosque de 12 ha. Los estudios de ecología y comportamiento de monos aulladores en este fragmento de bosque comenzaron en el año 1981 (Zunino 1986), por lo que estos grupos se encuentran habituados al seguimiento por

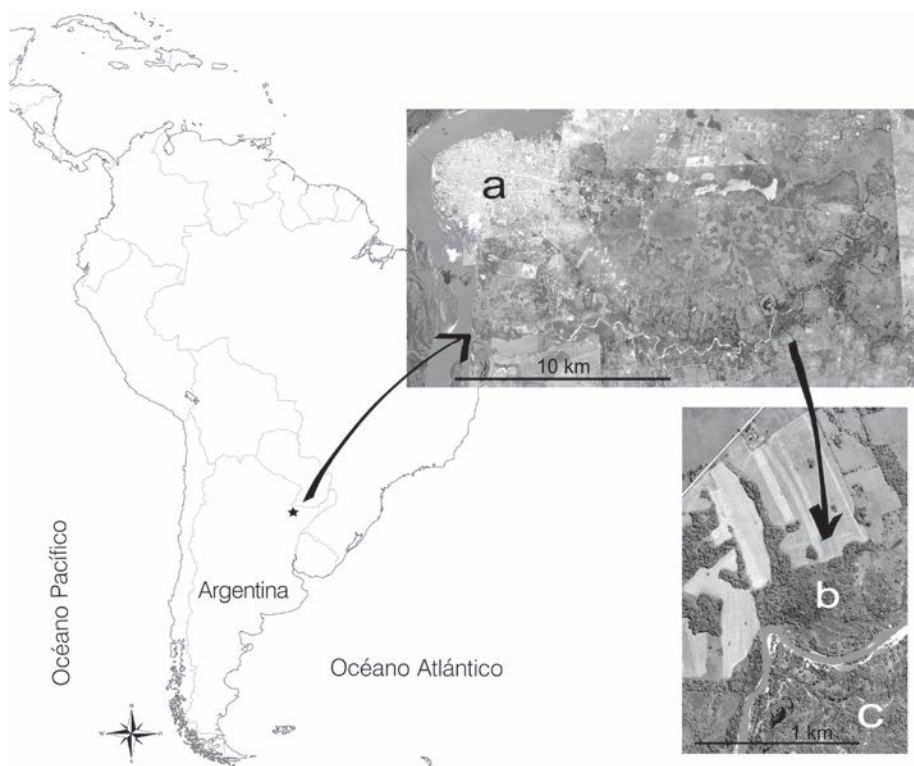


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio (marcado con una estrella) dentro de Argentina. En a) se señala la ciudad de Corrientes, b) la ubicación de los grupos de estudio y c) Parque Provincial San Cayetano, donde se ubica la Estación Biológica Corrientes (EBCo).

parte de los observadores. Desde ese entonces, y debido a la dinámica propia de la especie, los grupos han ido cambiando en su número de individuos y proporción de sexos, número de grupos vecinos, porcentaje de solapamiento entre grupos. Sin embargo, durante el trabajo de campo del presente capítulo, la composición de ambos grupos fue estable y similar, así también la de sus vecinos (un macho adulto, dos o tres hembras adultas, uno o dos machos subadultos, una hembra subadulto, uno o dos juveniles y de una a tres crías en cada grupo).

Para el análisis de las observaciones alimentarias, se emplearon 48 días completos de animal-foco (5 hembras y 2 machos adultos, aproximadamente 482 horas de seguimiento) correspondientes al período junio - diciembre de 2010. Todos los individuos fueron perfectamente identificados a través de caravanas, tobilleras o marcas naturales. Mensualmente, se siguió a cada grupo durante 4 días consecutivos. Durante este período, y con la ayuda de 3 asistentes de campo, se realizaron observaciones continuas sobre individuos focales, desde la salida hasta la puesta de sol (9 a 11,5 horas diarias) (Altmann 1974). Para este trabajo, se utiliza información de 1 día completo de seguimiento mensual por individuo. La estructura del bosque permite distancias relativamente cercanas entre los observadores y los aulladores, siendo la distancia promedio entre los observadores y los individuos focales de 11 ± 3 m (rango 3 - 19 m) durante el período de estudio.

La actividad «alimentación» fue definida como masticado e ingesta de material vegetal. En este trabajo no incluimos dentro de «alimentación» el forrajeo (búsqueda y manipulación del alimento), ya que consideramos que, de esta manera, se sobrestima el tiempo en que los individuos estuvieron ingiriendo alimentos y eso dificulta la comparación con la ingesta medida a través del consumo de biomasa. Registramos la especie consumida, el número del ejemplar y estructura ingerida (hoja madura, hoja nueva, brote, flor, fruto maduro, fruto inmaduro, corteza y otros). El inicio y finalización de esta actividad fueron registrados de manera precisa con la ayuda de un cronómetro de mano. En caso de que el individuo focal hiciera una pausa en la alimentación, la identificamos como «descanso» de manera tal de no sobrestimar el tiempo de alimentación. Para analizar la variación mensual de la composición de la dieta se tuvieron en cuenta dos variables: el tiempo dedicado a la alimentación (como una propor-

ción o porcentaje del tiempo de observación total) y el consumo de alimento (peso seco/día). Para evaluar diferencias entre sexos en el tiempo invertido en alimentación y el consumo de biomasa, se dividieron las estimaciones diarias de estas dos variables por la unidad de masa corporal estimada para primates ($M^{0,762}$) (Nagy 1994).

Todas las plantas incluidas como alimento por los individuos focales fueron señalizadas para su posterior recolecta, la cual fue realizada dentro de los 4 días siguientes. La misma se realizó con la ayuda de tijeras y mangos extensibles y en el caso de muestras a una altura mayor a 7 metros, se recurrió al voleo o a una honda como ayuda. Las muestras fueron recolectadas sobre la misma planta que fue consumida por los individuos focales. Las muestras fueron rotuladas, almacenadas en bolsas plásticas y trasladadas dentro de las 3 horas posteriores al laboratorio. Se recolectaron en total 459 muestras pertenecientes a 32 especies ingeridas por los individuos focales. Una vez en el laboratorio, fueron pesadas frescas, secadas en estufa a 45 °C y pesadas nuevamente hasta que alcanzaron peso constante para determinar el contenido de agua. Asimismo, se estimó visualmente el tamaño aproximado de los bocados de cada estructura y especie consumidos por los individuos focales (por ejemplo, un bocado de fruto maduro de *Enterolobium contortisiliquum* equivale a 1/3 del fruto, cuyo peso seco es aproximadamente 2,4 gramos). Con esta información se calculó el consumo total en peso seco (ver más abajo). Para el análisis de los datos se utilizaron las siguientes definiciones:

Parche: estructuras alimenticias (hojas nuevas, hojas maduras, brotes, corteza, flores inmaduras, flores maduras, frutos maduros e inmaduros) que se encontraban en un árbol/arbusto/enredadera individual o en una agregación de la misma especie cuyas copas estaban en contacto.

Tasa de consumo: número de bocados (introducción de alimento dentro de la boca) / tiempo.

Tiempo de alimentación: número de segundos que el animal focal estuvo alimentándose.

Consumo: equivale a la ingesta de biomasa. Se calcula como la tasa de consumo \times tiempo de alimentación \times peso del bocado. Este valor hace referencia a la ingesta de biomasa basada en el peso seco del alimento (gramos) (Altmann 1998; Irwin *et al.* 2014).

Análisis de los datos

Para analizar las diferentes variables evaluadas en este estudio, se aplicó un análisis de modelos lineales mixtos (MLM) para medidas repetidas (en este caso, las observaciones sobre los individuos a lo largo del tiempo). Previamente, se comprobó la normalidad de la variable dependiente, mediante una prueba Shapiro-Wilks. Se utilizó como variable dependiente aquella a analizar en cada caso (consumo de alimento, tiempo de alimentación y diversidad mensual de la dieta) y como factores fijos consideramos al grupo, el sexo del individuo y sus respectivas interacciones. Como factor aleatorio se consideró a cada individuo, anidado en la interacción grupo \times sexo. Dado que existe correlación residual entre observaciones de un mismo individuo, para la modelación, se consideró la estructura de la matriz de covarianza residual, luego de probar las diferentes opciones (i.e. simetría compuesta, sin estructura, errores independientes, autorregresiva de orden 1, en-

tre otras). En caso de existir heteroscedasticidad para algún criterio de agrupamiento (grupo, sexo o mes), esta fue modelada (Di Rienzo *et al.* 2011). Se basó en la selección del mejor modelo utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike 1978). Los métodos de comparación múltiple de medias a posteriori seleccionados, se basaron en un procedimiento basado en conglomerados (Prueba DGC, Di Rienzo *et al.* 2002) y Prueba LSD de Fisher (Di Rienzo *et al.* 2011). Una vez elegido el modelo, se procedió a realizar inferencias acerca de las medias. El criterio de rechazo utilizado fue para valores de $p < 0,05$.

Para evaluar diferencias entre meses en el tiempo dedicado a la alimentación de cada estructura (brotes, hojas maduras y nuevas pertenecientes a una misma especie) se realizó una prueba de t pareada donde se comparó el promedio en el tiempo de alimentación y su valor equivalente en consumo de biomasa (gramos de peso seco) promedio (haciendo un promedio primero mensualmente por individuo y luego a todos los individuos).

RESULTADOS

Patrón anual y mensual del tiempo invertido en alimentación sobre diferentes estructuras vegetales

Ambos grupos dedicaron aproximadamente 136 ± 37 minutos por día a alimentarse, con un pico máximo en el mes de agosto (180 ± 47 minutos). Esto representó, aproximadamente, el 20 % del tiempo diario de actividad en cada grupo (grupo S = $20,33 \pm 1,64$ % y grupo T = $20,34 \pm 1,55$ %). Al estimar el tiempo invertido en la alimentación de diferentes ítems alimenticios, se observó que los individuos de ambos grupos dedicaron el $28,4 \pm 24,53$ % del tiempo a alimentarse de hojas nuevas; $22,47 \pm 22,58$ % de frutos maduros; $18,6 \pm 28,85$ % de hojas maduras; $8,84 \pm 15,62$ % de brotes; $7,19 \pm 14,18$ % de siconos (inflorescencias e infrutescencias de *Ficus* sp.); $6,74 \pm 16,16$ % de frutos inmaduros; $4,30 \pm 7,36$ % de flores; $2,13 \pm 5,29$ % de capullos; $1,24 \pm 2,75$ % en corteza y $0,11 \pm 0,59$ % en cáscara de frutos. Este resultado fue calculado promediando el tiempo dedicado en alimentación de cada individuo en cada uno de los diferentes ítems, teniendo en cuenta todos los meses de observación (que es la manera en la que se informan tradicionalmente resultados de dieta, ver

por ejemplo Di Fiore *et al.* 2011 para atelinos, Dias *et al.* 2015 para *Alouatta*).

Al comparar el tiempo dedicado a la alimentación de todas las estructuras foliares juntas respecto de los frutos, se observa el típico patrón alimenticio informado en trabajos previos para *A. caraya* (Tabla 11.3, Di Fiore *et al.* 2011), con mayor consumo de estructuras foliares por sobre los frutos y las flores. Sin embargo, estos valores no son constantes y puede observarse una tendencia a un patrón mensual en el tiempo invertido en la alimentación de diferentes estructuras (Figura 2). Durante el invierno (junio a agosto) y comienzo de la primavera (septiembre) más del 50 % del tiempo dedicado a la alimentación fue sobre estructuras foliares (junio y julio, principalmente hojas maduras y agosto y septiembre, hojas nuevas y brotes en especial). Los valores más altos fueron en agosto (grupo S = 91,53 % y grupo T = 80,57 %), aunque cabe destacar que en junio los frutos y los siconos de *Ficus* sp. representaron el 55,57 % (grupo T) y 29,77 % (grupo S) del tiempo de alimentación (Figura 2). Este patrón se revirtió en la primavera (octubre a diciembre), cuando los individuos dedicaron más del 50 % de su tiempo de alimentación al consumo de

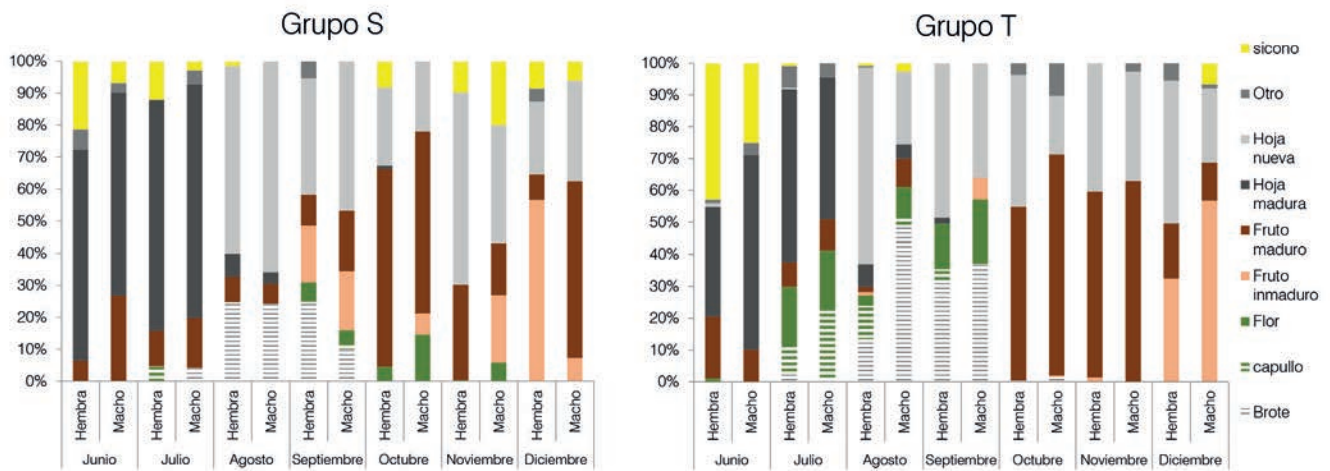


Figura 2. Variación mensual general en el porcentaje de tiempo invertido en la alimentación de cada tipo de estructura en ambos sexos en a) grupo S y b) grupo T.

frutos y flores, con los valores más altos en octubre (75,7 % grupo S y 58,29 % grupo T) (Figura 2).

Para evaluar cómo varía el tiempo invertido en la alimentación de cada estructura mensualmente, pero considerando la dependencia de las observaciones realizadas sobre un mismo individuo y en individuos que pertenecen a un mismo grupo, se consideraron para el análisis los factores fijos «grupo» y «sexo» y a los individuos como factores aleatorios (anidados en la interacción «sexo × grupo»). Como resultado se obtuvo una interacción cuádruple significativa, es decir, el efecto de cada uno de los factores depende del nivel de los otros (LMM, Grupo × Sexo × Mes × Estructura: $AIC = 1793,5$; $\Sigma = 3,62$; $gl = 48/117$; $F = 1,9$; $p = 0,0014$). Esto implica que es necesario observar mensualmente qué es lo que está ocurriendo y que la generalización de los patrones no es una manera correcta de analizar los datos.

Patrón anual y mensual de la biomasa ingerida de diferentes estructuras vegetales: Tiempo de alimentación versus consumo de biomasa (peso seco)

Cuando se comparó el tiempo invertido en alimentación y su equivalente en biomasa en cada una de las estructuras, nuestros resultados sugieren que, utilizando el porcentaje de tiempo invertido en consumir una determinada estructura, existe una sobre/sub estimación de lo que representa esa estructura en la ingesta de biomasa diaria (calculada en base a su peso seco) en la dieta de los individuos focales (Tabla 1). En particular, en la mayoría de las estructuras el tiempo de alimentación sobrestima la ingesta, con excepción de los frutos maduros en donde los individuos consumen, en promedio, un 29 % más de lo que sugiere el tiempo que dedican a alimentarse en

Tabla 1. Prueba T pareada para la comparación entre la proporción de tiempo invertido en alimentación (segundos) y su equivalente en consumo de biomasa (gramos peso seco). (*) Subestimación, (‡) Sobrestimación

Estructura	Media(dif)	Media (g)	Media(t)	DE(dif)	T	p (Bilateral)	Proporción promedio de sobre o subestimación
Brote	0,009	0,095	0,086	0,136	0,485	0,629	0,91
Capullo	-0,018	0,001	0,019	0,050	-2,610	0,012	1,81‡
Cáscara	0,003	0,004	0,001	0,015	1,350	0,183	0,29‡
Corteza	-0,010	0,001	0,011	0,025	-2,809	0,007	0,98‡
Flor	-0,012	0,011	0,023	0,038	-2,343	0,023	1,25‡
Fruto inmaduro	-0,004	0,044	0,048	0,028	-1,010	0,317	0,39
Fruto maduro	0,291	0,516	0,225	0,194	10,816	0,000	29,09*
Hoja madura	-0,052	0,130	0,182	0,121	-3,097	0,003	5,18‡
Hoja nueva	-0,120	0,163	0,283	0,173	-4,985	0,000	11,98‡
Sicono	-0,036	0,036	0,072	0,101	-2,592	0,012	3,62‡

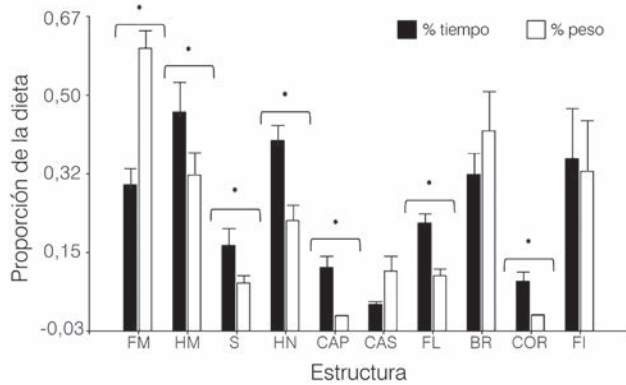


Figura 3. Comparación entre la proporción promedio (+ E.E.) de tiempo invertido en alimentación y su equivalente en consumo de biomasa (peso seco). FM: fruto maduro; HM: hoja madura; S: sicono de *Ficus* sp.; HN: hoja nueva; CAP: capullo; CAS: cáscara; FL: flor; BR: brote; COR: corteza; FI: fruto inmaduro.

esta estructura (Tabla 1, Figura 3). Asimismo, se pudo observar que tiempos similares de alimentación sobre

una misma estructura pueden tener un equivalente en ingesta de biomasa diferente. Esto puede deberse, por un lado, a que se trate de diferentes especies cuyos bocados pesen diferentes o porque varía la tasa de consumo (número de bocados por unidad de tiempo) o una combinación de ambas. Por ejemplo, se observaron diferencias cuando se consumen durante 60 segundos hojas nuevas de *Gleditsia amorphoides*, respecto al mismo tiempo de alimentación en hojas nuevas de *Phytolacca dioica*. Cuando se calculó el equivalente en peso, encontramos que esos 60 segundos equivalen a un consumo de 0,195 g (en peso seco) de *Gleditsia amorphoides*, mientras que equivalen a 4,32 g de hoja nueva (en peso seco) de *Phytolacca dioica*. Esto podría deberse al peso de los bocados (*Gleditsia amorphoides*: 0,16 g; *Phytolacca dioica*: 0,3 g), ya que, en este caso, la tasa de consumo fue similar (15 bocados por minuto).

DISCUSIÓN

Al igual que propusieron Gaulin & Gaulin (1982), Kurland & Gaulin (1987), Felton *et al.* (2009a), Rothman *et al.* (2011) y, recientemente, Righini (2014) y Fernández (2014), nuestros resultados también sugieren que cuando se comparan los porcentajes de tiempo en lo que se refiere a los porcentajes de consumo de todas las categorías de alimento analizadas, la importancia relativa de ciertos alimentos con respecto a otros cambia. En este trabajo, considerando el porcentaje de tiempo dedicado a la alimentación, se sobrestima la ingesta de hojas, flores, siconos y otros (corteza y capullos). Por ejemplo, nuestros resultados sugieren que los individuos observados de *A. caraya* consumen en promedio un 29 % más de frutos que lo que sugiere el tiempo invertido en alimentación (Tabla 1, Figura 4). Esto puede tener grandes implicancias a la hora de inferir una estrategia alimentaria. Por ejemplo, para *A. pigra* en México (Righini 2014) cuando se considera la ingesta en biomasa, los frutos maduros pasaron a ser el 58,2 % de la dieta en comparación al 40,2 % que representaban cuando se infería la dieta a partir del tiempo invertido en alimentación. Estos resultados ponen de manifiesto que la categorización de los primates, dentro de diferentes estrategias alimenticias (folivoria, semifolivoria, frugivoría, entre otras), inferidas a partir del tiempo que los individuos dedican a alimentarse de cada fenofase puede llevarnos a resultados que no refle-

jan la composición dietaria real de los primates en cuestión. De esta manera, el tiempo invertido en alimentación no refleja lo que los individuos están realmente ingiriendo, por lo que no es recomendable utilizarlo como predictor o para inferir las estrategias alimentarias de los primates.

Los monos aulladores junto con los muriqués (*Brachyteles* spp.) son tradicionalmente considerados los primates neotropicales más folívoros, ya que invierten una gran proporción de su tiempo total de alimentación al consumo de estructuras foliares (más del 50 %) (revisado en Di Fiore *et al.* 2011). En ciertos períodos del año, los monos aulladores pueden dedicar más del 70 % - 80 % de su tiempo de alimentación al consumo de hojas (Milton 1980; Zunino & Rumiz 1986; Pavlka & Knopff 2004; Kowalewski 2007; Palma *et al.* 2011). En el caso de los monos aulladores negros y dorados que habitan en el norte de Argentina y en el extremo sur de la distribución del género, durante el invierno por ejemplo, el consumo de hojas puede alcanzar valores superiores al 70 % del tiempo de alimentación (revisado en Fernández *et al.* en prensa), llegando incluso a un consumo del 91,3 % del tiempo de alimentación (Delgado 2005). No obstante, los análisis estadísticos aplicados en los trabajos antes mencionados (por ejemplo: ANOVAs –sin considerar medidas repetidas ni factores de anidamiento– o pruebas Chi-Cua-

drado, entre otros similares), a modo de ejemplo, no nos permiten observar las diferencias en el individuo, ya que, en el mejor de los casos, se promedian los datos de un mismo individuo, cuando no se utilizan violando el supuesto de independencia de las observaciones [«pseudoréplicas» (Hurlbert 1984)].

Acorde se va avanzando en el desarrollo de análisis estadísticos que contemplen la complejidad de este tipo de información (como los modelos mixtos, generales y generalizados) –y los software que nos permitan y simplifiquen su análisis– (ver Zuur *et al.*

2009; Bolker *et al.* 2009; Zuur *et al.* 2010; Schielzeth & Nakagawa 2013, entre otros), ya que se vuelve indispensable tener estas consideraciones. En este trabajo, al analizar los datos siguiendo estas recomendaciones, observamos que nuestros resultados cambian con respecto al resultado obtenido cuando solo se promedian los datos. Asimismo, es necesario planificar la recolección de datos de manera precisa si se pretenden responder preguntas asociadas a la ecología nutricional y alimentaria de los primates (por ejemplo, ver Rothman *et al.* 2011 para métodos estandarizados en primates).

CONCLUSIONES

A pesar de que pasaron más de 30 años desde la publicación del trabajo de Gaulin & Gaulin (1982) –en donde se mostraba evidencia de que aunque las estructuras foliares representaran más del 50 % del tiempo de alimentación, solo aportaban el 25 % de la biomasa (en peso seco) ingerida por *A. seniculus*– la mayoría de los trabajos continúan utilizando el «tiempo de alimentación» como variable para estimar la composición de la dieta, probablemente por la facilidad en recolectar este tipo de información o porque muchos de los trabajos publicados sobre alimentación no fueron originalmente diseñados para este tipo de estudios. Si bien el tiempo invertido en alimentación está aceptado como un buen indicador de, por ejemplo, el esfuerzo de forrajeo, resulta muy pobre para estimar el consumo de nutrientes y para inferir estrategias relacionadas con la adquisición de los mismos y el consumo de energía (Zinner 1999; Felton *et al.* 2009a; Rothman *et al.* 2011). Por lo tanto, sugerimos que al definir la «composición de la dieta» debe hacerse referencia exclusiva a la incorporación de biomasa por parte de un individuo, mientras que el «tiempo de alimentación» debería utilizarse para referirse a la cantidad de tiempo que un individuo dedica a ingerir dicho alimento en relación con el tiempo de alimentación total.

La distinción entre las variables utilizadas para inferir estrategias alimenticias puede ser clave en estudios de filogenia y evolución de primates. Por ejemplo, los monos aulladores junto con los muriquíes (*Brachyteles* spp.) son considerados los primates neotropicales más folívoros, ya que invierten una gran proporción de su tiempo total de alimentación en el consumo de estructuras foliares (más del 50 %) (revisado en Di Fiore *et al.*

2011). Sin embargo, solo los monos aulladores reúnen las características morfológicas y comportamentales de lo que se considera un «buen modelo» de folivoría: su relación tamaño del cerebro-tamaño corporal, la morfología de los molares y del intestino posterior (como evaginaciones en forma de saco y bandas longitudinales), y su comportamiento «minimizador» del gasto de energía (áreas de acción pequeñas, desplazamientos diarios cortos y una gran proporción del tiempo de actividad dedicado al reposo) (Hartwig *et al.* 2011; Rosenberger *et al.* 2011). Esto ha llevado a proponer diferentes caminos evolutivos hacia la folivoría para estos dos géneros (Hartwig *et al.* 2011; Rosenberger *et al.* 2011), ya que si bien comparten una alta inversión de su tiempo de alimentación en la ingesta de estructuras foliares, *Brachyteles* no exhibe el complejo de adaptaciones que sería característico de un folívoro «típico». También se ha hipotetizado que si bien *Brachyteles* no tiene las adaptaciones típicas de un folívoro, la capacidad de consumir un gran porcentaje de hojas puede haber surgido como una adaptación a la vida en ambientes estacionales, en donde existen períodos de escasez de frutos (Strier 1992).

En conclusión, cabe preguntarse si esta interpretación de la evolución de *Alouatta* y *Brachyteles* hacia la folivoría –que supone una gran convergencia en la estrategia alimentaria, a pesar de las marcadas divergencias morfológicas y comportamentales (Rosenberger 1992; Rosenberger *et al.* 2009; Hartwig *et al.* 2011; Rosenberger *et al.* 2011)– no proviene, en realidad, de la consideración errónea de que las estructuras foliares constituyen su alimento principal. Notablemente, cuando se tiene en cuenta la biomasa ingerida en lugar del tiempo de alimentación, los frutos pueden pasar a

representar una parte fundamental de la dieta. Así, el estimar la biomasa ingerida, en vez del tiempo de alimentación, podría ayudarnos a comprender mejor los factores ecológicos que podrían haber impulsado o limitado la evolución de los primates platirrinos. Esto probablemente nos conduzca a la necesidad de plantearnos si no sería preciso revisar algunas de las interpretaciones evolutivas que se han realizado en el pasado sobre estas características en ambos géneros, en especial si se considera que los trabajos antes mencionados se basan en trabajos ecológicos que utilizan el tiempo invertido en alimentación para inferir estrategias alimentarias. Sabemos que muchas veces recolectar información precisa como la que sugerimos no es fácil, sobre todo en sitios con baja visibilidad de los grupos bajo estudio. En este caso, sugerimos que se exploren otros métodos para responder preguntas relacionadas con la alimentación de los primates, como, por ejemplo, la microhistología de heces (Basabose 2002), el uso de isótopos estables a partir de diversos tejidos (Sponheimer *et al.* 2003; Codron *et al.* 2006; Crawford *et al.* 2008; Schillaci *et al.* 2014; Blumenthal *et al.* 2016) u orina (Deschner *et al.* 2012; Vogel *et al.* 2012); la secuenciación de ADN de las plantas ingeridas a partir de heces (Soininen *et al.* 2009; Czernik *et al.* 2013; Kartzinel *et al.* 2015) o una combinación de estos métodos.

AGRADECIMIENTOS

VF y MK agradecen al Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», la Estación Biológica Corrientes y al CONICET. VF agradece el financiamiento de International Primatological Society's Martha J. Galante Award; «Sigma Xi Committee on Grants-in-Aid of Research», The Scientific Research Society; Latin American Student Field Research Award, The American Society of Mammalogists y a todos los asistentes de campo que participaron en la recolección de datos. MK agradece a Bruno K por enseñarle cada día las diferencias entre biomasa ingerida y tiempos de alimentación de azúcares, y a Mariana Raño por compartir cada día la biomasa que deja Bruno K. VF agradece el apoyo incondicional de Pablo Arístide.

BIBLIOGRAFÍA

Akaike H (1978) A Bayesian Analysis of the Minimum AIC Procedure. *Annals of the Institute of Statistical Mathematics* 30:9-14.

- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49(3):227-267.
- Altmann SA (1998) *Foraging for survival: yearling baboons in Africa*. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. 607 pp.
- Basabose A K (2002). Diet composition of chimpanzees inhabiting the montane forest of Kahuzi, Democratic Republic of Congo. *American Journal of Primatology* 58(1):1-21.
- Blumenthal SA, Rothman JM, Chritz KL & TE Cerling (2016) Stable isotopic variation in tropical forest plants for applications in primatology. *American Journal of Primatology* 78(10):1041-1054.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH & JSS White (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24(3):127-35.
- Borries C, Koenig A & P Winkler (2001) Variation of life history traits and mating patterns in female langur monkeys (*Semnopithecus entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50(5):391-402.
- Carr GM & DW Macdonald (1986) The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Animal Behaviour* 34:1540-1549.
- Chapman CA, Rothman JM & JE Lambert (2012) Food as a selective force in Primates. En: Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA & JB Silk (eds.) *The evolution of primate societies*. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU. 149-168 pp.
- Chapman CA, Chapman LJ, Wrangham RW, Isabirye-Basuta G & K Ben-David (1997) Spatial and temporal variability in the structure of a tropical forest. *African Journal of Ecology* 35(4):287-302.
- Codron D, Lee-Thorp JA, Sponheimer M, de Ruiter D & J Codron (2006) Inter- and intrahabitat dietary variability of chacma baboons (*Papio ursinus*) in South African savannas based on fecal $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, and %N. *American Journal of Physical Anthropology* 129(2):204-14.
- Crawford K, McDonald RA & S Bearhop (2008) Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review* 38:87-107.
- Czernik M, Taberlet P, Swisłocka M, Czajkowska M, Duda N & M Ratkiewicz (2013) Fast and efficient DNA-based method for winter diet analysis from stools of three cervids: moose, red deer, and roe deer. *Acta theriologica* 58:379-386.
- Delgado A (2005) *Estudio de patrones de uso de sitios de defecación y su posible relación con infecciones endoparasitarias en dos grupos de monos aulladores negros y dorados (Alouatta caraya) en el nordeste Argentino*. Tesis de Licenciatura. Universidad del Nordeste. Corrientes, Argentina. 54 pp.
- Deschner T, Fuller BT, Oelze VM, Boesch C, Hublin JJ, Mundry R, Richards MP, Ortmann S & G Hohmann (2012) Identification of energy consumption and nutritional stress by isotopic and elemental analysis of urine in bonobos (*Pan paniscus*). *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 26(1):69-77.
- 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(1):137-46.
- Di Fiore A, Link A & C Campbell (2011) The atelines: behavioral and socioecological diversity in a New World radiation. En: Campbel CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M & S Bearer (eds.) *Primates Perspective*. 2.^a ed. Oxford University Press. Oxford, UK. 155-188 pp.
- Di Rienzo JA, Guzmán AW & F Casanoves (2002) A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 7(2):129-142.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M & CW Robledo (2011) *InfoStat. Manual del Usuario*. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. 334 pp.
- Felton AM (2008) *The Nutritional Ecology of Spider Monkeys (Ateles chamek) in the Context of Reduced- Impact Logging*. Ph.D. Tesis. Fenner School of Environment and Society. The Australian National University. Canberra, Australia. 163 pp.
- Felton AM, Felton A, Lindenmayer DB & WJ Foley (2009a) Nutritional goals of wild primates. *Functional Ecology* 23(1):70-78.
- Felton AM, Felton A, Wood JT, Foley WJ, Raubenheimer D, Wallis IR & DB Lindenmayer (2009b) Nutritional Ecology of *Ateles chamek* in lowland Bolivia: How Macronutrient Balancing Influences Food Choices. *International Journal of Primatology* 30(5):675-696.
- Festa-Bianchet M & M Apollonio (2013) *Animal Behavior and Wildlife Conservation*. Island Press. 380 pp.
- Fernández VA (2014) Ecología nutricional del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) en el límite sur de su distribución. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. 207 pp.
- Fernández VA, Righini N & J Rothman (en prensa) Diet and nutritional ecology of primates in Argentina: Current knowledge and new directions. En: Kowalewski MM & LI Oklander (eds.) *Primatology in Argentina*. Argentinean Society for the Study of Mammals. Buenos Aires, Argentina.
- Gaulin S & C Gaulin (1982) Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *International Journal of Primatology* 3(1):1-32.
- Hartwig W, Rosenberger AL, Norconk MA & MY Owl (2011) Relative brain size, gut size, and evolution in New World monkeys. *The Anatomical Record* 294(12):2207-2221.
- Hurlbert SH (1984) Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological monographs* 54(2):187.
- Irwin MT, Raharison JL, Raubenheimer D, Chapman CA & JM Rothman (2014) Nutritional correlates of the «lean season»: effects of seasonality and frugivory on the nutritional ecology of diademeds sifakas. *American Journal of Physical Anthropology* 153(1):78-91.
- Janson C & C Chapman (1999) Resources and primate community structure. En: Fleagle JG, Janson C & K Reed (eds.) *Primate communities*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 237-267 pp.
- Kartzinel TR, Chen PA, Coverdale TC, Erickson DL, Kress WJ, Kuzmina ML, Rubenstein DI, Wang W & RM Pringle (2015) DNA metabarcoding illuminates dietary niche partitioning by African large herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(26):8019-8024.
- Kowalewski MM (2007) *Patterns of Affiliation and Co-operation in Howler Monkeys: An Alternative Model to Explain Social Organization in Non-human Primates*. Ph.D. Tesis. University of Illinois at Urbana-Champaign. Illinois, EE. UU. 384 pp.
- Kowalewski M & G Zunino (2004) Birth seasonality in *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *International Journal of Primatology* 25(2):383-401.
- Kurland JA & SJC Gaulin (1987) Comparability among measures of primate diets. *Primates* 28(1):71-77.
- Martin P & P Bateson (2007) *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. 2.^a ed. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 222 pp.
- Milton K (1980) *The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics*. Columbia University Press. New York, EE. UU. 165 pp.
- Nagy K (1994) Field bioenergetics of mammals-what determines field metabolic rates. *Australian Journal of Zoology* 42(1):43-53.
- Nekaris A & S Bearder (2007) The Lorisiform primates of Asia and mainland Africa. En: Campbell C, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S & R Stumpf (eds.) *Primates in Perspective*. First. Oxford University Press. New York, EE. UU. 24-45 pp.
- Oates J (1994) The natural history of African colobines. En: Davies G & J Oates (eds.) *Colobine monkeys: Their ecology, behaviour, and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 75-128 pp.
- Palma AC, Vélez A, Gómez-Posada C, López H, Zárate DA & PR Stevenson (2011) Use of space, activity patterns, and foraging behavior of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in an Andean forest fragment in Colombia. *American Journal of Primatology* 73(10):1062-1071.
- Pavelka M & Knopff (2004) Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: does degree of frugivory influence activity level? *Primates* 45(2):105-111.
- Righini N (2014) *Primate nutritional ecology: the role of food selection, energy intake, and nutrient balancing in mexican black howler monkey (Alouatta pigra) foraging strategy*. Ph.D. Thesis. University of Illinois at Urbana-Champaign. Illinois, EE. UU. 193 pp.
- Rosenberger AL (1992) Evolution of feeding niches in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 88(4):525-62.
- Rosenberger AL, Halenar L & SB Cooke (2011) The making of platyrrhine semifolivores: models for the evolution of folivory in primates. *The Anatomical Record* 294(12):2112-30.
- Rosenberger AL, Tejedor MF, Cooke SB & S Pekar (2009) Platyrrhine ecophylogenetics in space and time. En: Garber PA (ed.) *South American Primates*. Springer Science. 69-113 pp.

- Rothman JM, Chapman CA & PJ Soest (2011) Methods in Primate Nutritional Ecology: A User's Guide. *International Journal of Primatology* 33(3):542-566.
- Rumiz DI (1990) *Alouatta caraya*: population density and demography in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 21:279-294.
- van Schaik CP, Terborgh J & S Wright (1993) The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- Schielzeth H & S Nakagawa (2013) Nested by design: model fitting and interpretation in a mixed model era *Methods in Ecology and Evolution* 4(1):14-24.
- Schillaci MA, Castellini JM, Stricker CA, L Jones-Engel, Lee BPH & O'Hara TM (2014) Variation in hair $\delta(13)C$ and $\delta(15)N$ values in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) from Singapore. *Primates* 55(1):25-34.
- Soininen EM, Valentini A, Coissac E, Miquel C, Gielly L, Brochmann C, Brysting AK, Sønstebø JH, Ims RA, Yoccoz NG & P Taberlet (2009) Analysing diet of small herbivores: the efficiency of DNA barcoding coupled with high-throughput pyrosequencing for deciphering the composition of complex plant mixtures. *Frontiers in Zoology* 6(1):16.
- Sponheimer M, Robinson T, Ayliffe L, Passey B, Roeder B, Shipley L, Lopez E, Cerling T, Dearing D & J Ehleringer (2003) An experimental study of carbon-isotope fractionation between diet, hair, and feces of mammalian herbivores. *Canadian Journal of Zoology* 81(5):871-876.
- Strier K (1992) Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology* 88(4):515-524.
- Tillberg CV, Breed MD & SJ Hinners (2007) *Field and Laboratory Exercises in Animal Behavior*. Academic Press. 232 pp.
- Tuomisto H, Ruokolainen K & M Yli-Halla (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299(5604):241-4.
- Vogel ER, Crowley BE, Knott CD, Blakely MD, Larsen MD, Dominy NJ (2012) A Noninvasive Method for Estimating Nitrogen Balance in Free-Ranging Primates. *International Journal of Primatology* 33(3):567-587.
- Zinner D (1999) Relationship between feeding time and food intake in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) and the value of feeding time as predictor of food intake. *Zoo Biology* 18(6):495-505.
- Zunino GE (1986) *Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (Alouatta caraya) en hábitat fragmentados*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. 152 pp.
- Zunino GE (1989) Hábitat, dieta y actividad del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en el noreste de la Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano* 1(1):78-94.
- Zunino G (1996a) Análisis de nacimientos en *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae), en el noreste de la Argentina. *Nueva Serie, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 133:1-10.
- Zunino GE (1996b) Análisis de nacimientos en *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae) en el Noroeste de la Argentina. *Museo Argentino de Ciencias Naturales* 133:1-10.
- Zunino G & D Rumiz (1986) Observaciones sobre el comportamiento territorial del mono aullador negro (*Alouatta caraya*). *Boletín Primatológico Argentino* 4:136-152.
- Zunino G, Kowalewski MM, Oklander LI & V González (2007) Habitat fragmentation and population size of the black and gold howler monkey (*Alouatta caraya*) in a semideciduous forest in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 69(9):966-975.
- Zuur AF, Ieno EN & CS Elphick (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1(1):3-14.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA & GM Smith (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media. 574 pp.

Ontogenia del comportamiento de infantes de *Alouatta caraya* en el noreste de Argentina

Romina Pavé*¹, Gabriel E. Zunino², Martin Kowalewski³
y M. Amparo Pérez-Rueda³

¹Instituto Nacional de Limnología, CONICET-UNL, Santa Fe, Argentina.

²Instituto del Conurbano, Universidad Nacional de General Sarmiento, Los Polvorines, Buenos Aires, Argentina.

³Estación Biológica Corrientes, Museo Argentino de Ciencias Naturales (CONICET), Corrientes, Argentina.

*rominaepave@yahoo.com.ar.

Resumen

En este estudio exploramos el desarrollo comportamental de infantes del mono aullador negro y dorado, *Alouatta caraya*, en condiciones silvestres, con relación al patrón de actividad y comportamiento social. Estudiamos 35 infantes de edad conocida pertenecientes a 11 grupos durante 27 meses (septiembre 2008-noviembre 2010) en dos sitios cercanos del noreste argentino. Registramos 11 categorías comportamentales mediante los métodos de animal focal y puntos de muestreo instantáneos durante 2266 horas de observación. Encontramos un patrón de desarrollo gradual, similar a lo encontrado en otras especies del género. Las relaciones sociales entre los infantes y el resto del grupo fueron principalmente afiliativas y la relación madre-infante fue dinámica durante el desarrollo. A la edad de 9-10 meses los infantes, ya destetados, adquirieron el patrón comportamental de los individuos adultos. En resumen, desde temprana edad los individuos de *A. caraya* exhiben comportamientos especie-específicos que facilitan su inclusión en el grupo.

Abstract

Behavioral ontogeny of *Alouatta caraya* infants in northeastern Argentina

In this study, we explored the behavioral development of wild black and gold howler monkey infants, *Alouatta caraya*, in relation to the activity pattern and social behavior. We studied 35 infants of known age, belonging to 11 social groups, during 27 months (September 2008-November 2010) at two nearby sites in northeastern Argentina. We recorded 11 behavioral categories using focal animal and instantaneous point sampling techniques, during 2,266 hours of observation. We found a gradual development pattern, similar to those found in other *Alouatta* species. Social relationships between infants and other group members were principally affiliative interactions, and mother-offspring relationship was dynamic throughout the development. At 9-10 months, the weaned infants attained the behavioral pattern of adult individuals. In summary, since early age *A. caraya* individuals exhibit species-specific behaviors that facilitate their inclusion in the groups.

Palabras clave

Desarrollo infantil, mono aullador negro y dorado, patrón de actividad, relaciones sociales.

Key words

Activity pattern, black and gold howler monkey, infant development, social relationship.

INTRODUCCIÓN

Durante la infancia, los primates desarrollan habilidades motoras, manipulativas y sociales que les permitirán sobrevivir y desarrollarse de una manera exitosa en su vida de adultos (Altmann 1980; Strier 2000). Durante todo el desarrollo, los infantes son dependientes de sus madres y otros individuos del grupo en cuanto a sus necesidades nutricionales, de traslado y protección (Clutton-Brock 1991; Strier 2000; Silk 2005). En gran parte de las especies de primates, y aun en la mayoría de las especies de mamíferos, las madres son las que realizan la mayor inversión parental (Trivers 1972; Clutton-Brock 1991; Strier 2000). Trivers (1972) definió la inversión parental como «cualquier inversión del progenitor en su hijo actual que aumenta la probabilidad de supervivencia del infante y por lo tanto su éxito reproductivo, pero que reduce la capacidad del progenitor para invertir en hijos futuros». Una forma de inversión es la lactación, considerada como la forma más costosa de inversión maternal debido a que las madres deben convertir sus nutrientes y reservas en leche (Oftedal 1984; Lee 1987). La lactación permite a las madres proveer a sus hijos de energía y nutrientes necesarios para el crecimiento y desarrollo (Lee 1987). La inversión maternal a través de la lactación puede dividirse en dos períodos: uno inicial y más corto que consiste en el suministro exclusivo de leche (período de lactación exclusiva) y otro en el cual el infante además de consumir leche, comienza con su alimentación independiente (período de alimentación mixta) (Langer 2003). La transición entre los dos períodos no es abrupta y en la mayoría de las especies de Primates, el período de alimentación mixta es más largo que el de lactación exclusiva. Luego de este período, el infante debe alimentarse de manera independiente (Langer 2003).

A medida que el infante crece y se independiza gradualmente de su madre en cuanto a la alimentación y motricidad, comienzan a manifestarse conflictos comportamentales entre ambos (Trivers 1974; Altman 1980; Strier 2000). El conflicto comportamental ocurre porque el *fitness* de los padres y el de los hijos se maximiza a diferentes niveles de inversión parental (Trivers 1974). Trivers (1974) propuso que el conflicto comportamental ocurrirá en algún momento del desarrollo infantil durante el cual el infante demandará mayor duración de tiempo en el cuidado parental en la etapa de dependen-

cia y un período más prolongado de inversión parental durante la finalización de la dependencia. La manifestación más evidente del conflicto madre-infante es el proceso de destete (Trivers 1974), el mismo comienza durante la infancia temprana de los primates. Su finalidad es que el infante comience con el pasaje del consumo de leche (alimento nutricionalmente balanceado y digerible) a la incorporación de alimento sólido y de esta manera, finalizar con la lactación. Esta transición es difícil para el infante porque debe aprender a consumir alimentos adecuados y además su sistema digestivo no está desarrollado completamente para digerir de manera eficiente el alimento como ocurre en un adulto (Lee 1996; Langer 2003). En los primates, la duración del destete no es una característica especie-específica sino que puede depender de las oportunidades de la madre para reproducirse nuevamente (Gomendio 1991; Schino *et al.* 2001; Deviney *et al.* 2003; Pavé *et al.* 2010) y de las condiciones ambientales espacio-temporales (Lee 1996; Hauser & Fairbanks 1988; Lycett *et al.* 1998).

El estudio de las primeras etapas de la ontogenia, como son el período infantil y el juvenil, contribuye con información vital para responder preguntas relacionadas a los procesos evolutivos, debido a que el *fitness* depende de cómo los individuos responden a su ambiente, social y ecológico, durante los distintos estados del desarrollo y alcanzan su éxito reproductivo (Altmann 1998). Los estudios sobre desarrollo infantil en primates no-humanos en general existen en especies de África y Asia como babuinos (Altmann 1980), macacos (Brown & Dixson 2000), cercopitecos (Forster & Cords 2002), chimpancés (van Lawick-Goodall 1967), gorilas (Nowell & Fletcher 2007), orangutanes (Horr 1977), lémures (Gould 1990; Volampeno *et al.* 2011). Con respecto a los monos aulladores, género *Alouatta*, existen estudios limitados en cuanto a número de individuos y periodo de estudio. En general, los estudios más completos se han realizado en el mono aullador de manto, *A. palliata* (Baldwin & Baldwin 1973; Whitehead 1986; Clarke 1990; Lyall 1996; Clarke *et al.* 1998; Bezanson 2006; Raguet-Schofield & Pavé 2015). Otras especies estudiadas incluyen *A. arctoidea* (Izawa 1989; Agoramorthy & Rudran 1992), *A. caraya* (Bicca-Marques & Calegario-Marques 1994; Prates & Bicca-Marques 2008; Pavé *et al.* 2010, 2015), *A. guariba* (Kats &

Otta 1991; Miranda *et al.* 2005; Podgaiski & Assis Jardim 2009), *A. pigra* (Schneider *et al.* 1999) y *A. seniculus* (Mack 1979).

Los monos aulladores son primates diurnos, principalmente arborícolas y su dieta es folívora-frugívora (Dias & Rangel-Negrín 2015). Son dimórficos sexualmente, es decir que los machos son más grandes y pesados que las hembras; viven en grupos sociales unimacho-multihembra o multimacho-multihembra de tamaño muy variable y en general, exhiben dispersión bisexual (Crockett & Eisenberg 1987; Di Fiore *et al.* 2010). Si bien los grupos están formados en gran parte por individuos no emparentados, los grupos son cohesivos y en general los miembros interactúan de manera tolerante, coordinada y cooperativa (Garber & Estrada 2009). Los

monos aulladores exhiben menor estacionalidad de nacimientos que los monos frugívoros de similar tamaño y el intervalo entre nacimientos varía entre 16 meses en *A. caraya* a 22,5 meses en *A. palliata* (Glander 1980; Rumiz 1990; Di Bitetti & Janson 2000; Kowalewski & Zunino 2004). El período de gestación es de 5-6 meses y las hembras paren un único infante por vez (Glander 1980; Rumiz 1990; Kowalewski 2007). Los infantes son destetados entre los 7 y 18 meses de edad (Clarke 1990; Pavé *et al.* 2010; Raguét-Schofield & Pavé 2015).

El objetivo de este capítulo es comenzar a llenar un vacío sobre el conocimiento existente del desarrollo comportamental de infantes del género *Alouatta* en condiciones silvestres, con relación al patrón de actividad y comportamiento social.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron dos poblaciones de *A. caraya* en sitios cercanos del noreste argentino distantes 27 km entre sí: uno es isla Brasilera, en la provincia de Chaco (27° 18' S - 58° 38' O) y el otro es San Cayetano, en la provincia de Corrientes (27° 30' S - 58° 41' O). Estos ambientes forestales no varían en temperatura, precipitación, fotoperíodo o latitud, pero sí en disponibilidad y estacionalidad del alimento, estructura y composición florística (Rumiz 1990; Kowalewski & Zunino 2004; Pavé *et al.* 2015). Isla Brasilera (IB) se encuentra a 5 km S de la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay, tiene una superficie de 292 ha, de las cuales aproximadamente 140 ha están cubiertas por selva continua y el resto por lagunas y pastizales (González *et al.* 2002). La isla experimenta inundaciones anuales que varían en intensidad y duración, pudiendo permanecer inundada durante varios días o meses, incluso un año (Neiff *et al.* 1985). La población de monos aulladores de IB no es un sistema cerrado, existen migraciones entre la isla y tierra firme debido a que los monos cruzan nadando el río. San Cayetano (SC) se encuentra rodeando parte del río Riachuelo. La vegetación terrestre conforma una matriz de bosque denso y semideciduo, bosque ribereño en galería, bosque abierto con palmeras y pastizales. El bosque semideciduo que constituye el principal hábitat de los monos aulladores, se encuentra formando parches (Zunino 1989). El área de ambos sitios de estudio presenta un clima subtropical, con temperatura media anual de 21,6 °C y precipitaciones medias anuales de 1200 mm (Servi-

cio Meteorológico Nacional 2000-2004). IB al estar rodeada de una importante masa de agua presenta una atemperación de las temperaturas extremas respecto de tierra firme (Neiff *et al.* 1985). En la Tabla 1 se muestran las principales características ecológicas, demográficas y sociales de las poblaciones de monos aulladores en ambos sitios. Ambas poblaciones de estudio no difieren en la longitud del intervalo entre nacimientos, tasa de mortalidad infantil, patrón de actividad de adultos e infantes y en la relación madre-infante (Bravo & Sallénave 2003; Kowalewski 2007; Pavé *et al.* 2015).

Los datos comportamentales se recolectaron durante 27 meses (septiembre 2008-noviembre 2010) en 35 infantes de edad conocida (21 machos y 14 hembras), 14 infantes pertenecían a 5 grupos en IB y 21 infantes pertenecían a 6 grupos en SC. De estos grupos, 36,7 % fueron multimacho (con 2 o 3 machos adultos y 1-4 hembras adultas) y 63,3 % unimacho (con 1 macho adulto y 2-3 hembras adultas). Dentro de cada grupo, los individuos fueron identificados según su edad, sexo y marcas naturales o artificiales (cortes y caravanas en orejas, tobilleras de colores), utilizando las categorías sexo-etarias de Rumiz (1990). En todos los casos, las madres de los infantes eran múltiparas y 9 de ellas tuvieron entre 1 y 3 infantes durante el estudio. Los datos se recolectaron comenzando en el mes de nacimiento (N=13) o en meses posteriores (N=22). En ambos casos, los infantes fueron estudiados hasta alcanzar el año de vida, hasta su desaparición, muerte

Tabla 1. Características ecológicas, demográficas y sociales de los sitios de estudio.

	Isla Brasilera (Selva de inundación)	San Cayetano (Selva de tierra firme)	Fuente
Hábitat	Selva continua	Selva fragmentada (fragmentos de hasta 29 ha)	1-3
Vegetación (Riqueza y diversidad)	53 spp.; índice H, rango=1-2.5	61 spp.; índice H, rango=1-13	1, 3-7
Predación	No	Bajo nivel	2, 4-5, 8
Disponibilidad de alimento	Alta y constante a lo largo del año	Baja a lo largo del año y estacional (disminuye en invierno)	3-5, 7
Densidad poblacional	3,25 ind./ha	1,04 ind./ha	2-3
Estructura social de los grupos	Principalmente multimacho-multihembra (65 %)	Principalmente unimacho-multihembra (72 %)	1-4, 8
Tamaño de grupos	9,7 ind.; rango=3-20 ind.	6,8 ind.; rango=2-19 ind.	2-3
Tamaño de área de acción	4,6 ha; rango=2.3-6 ha	7 ha; rango=1-11,4 ha	4-6, 9
Superposición de áreas de acción	64,2 %; rango= 60-77 %	31 %; rango=0-75 %	4-6
Tasa de encuentros entre grupos	2 encuentros/día	0,75 encuentros/día	4, 6, 10
Nacimientos	A lo largo del año	Estacional, pico en otoño-invierno	3, 8
Intervalo entre nacimiento	14,07 meses; rango=11-17 meses	15 meses; rango=11-26 meses	1, 5, 8
Edad de destete	12,14 meses; rango=11-15 meses	10 meses; rango=7-12 meses	5, 11
Mortalidad infantil	38 %	35 %	1, 8
Infanticidio	18,6 %	25 %	8, 12

Referencias: 1: Rumiz 1990; 2: Zunino *et al.* 2007; 3: Kowalewski & Zunino 2004; 4: Kowalewski 2007; 5: Pavé 2013; 6: Fernández 2014; 7: Zunino 1989; 8: Pavé *et al.* 2012; 9: Zunino *et al.* 2015; 10: Raño 2010; 11: Pavé *et al.* 2010; 12: Zunino *et al.* 1986.

o surgimiento de lesión física o hasta que se completó el cronograma previsto del estudio.

Para registrar el comportamiento y las interacciones de los infantes se emplearon en forma complementaria y de manera continua los métodos de animal focal y puntos de muestreo instantáneos (Altmann 1974). Los datos se tomaron de manera mensual, asignando un día de observación por infante por mes de vida, desde la mañana hasta el atardecer. Con el método animal focal se obtuvo la duración y ocurrencia de las actividades de los infantes con respecto al patrón de actividad (alimentación de material sólido, lactación, lactación potencial, traslado, movimiento independiente, descanso y exploración), interacciones sociales afiliativas generales (es decir interacciones con madres y otros individuos del grupo: juego, acicalamiento, interés, cuidado e intento de amamantamiento), interacciones sociales agonistas generales (rechazo, pelea, suplantación, vocalizaciones agonistas) y exclusivas con madres (rechazo maternal). En interacciones sociales se incluyeron interacciones dadas y recibidas a/por el infante. Lactación potencial se refiere a cuando el infante estuvo junto al vientre de la madre u otra hembra adulta pero desconocimos si lactaba debido a que su cara no

estaba visible. Las definiciones del resto de los comportamientos pueden obtenerse de Pavé (2013) y Pavé *et al.* (2010, 2015). Los puntos de muestreo instantáneos se tomaron cada 5 min durante el muestreo focal y con ellos se registró el tiempo en contacto madre-infante (es decir la proporción de puntos en que el infante estuvo dorsal, ventral o lateral sobre la madre o en una rama junto a ella, independientemente de la actividad de ambos). Se obtuvo un total de 2266 horas de observación (1586 hs para SC y 680 hs para IB) y 27 208 puntos de muestreo instantáneos (19 081 puntos para SC y 8127 puntos para IB), que corresponden aproximadamente a $10 \pm 1,5$ hs de observación y 100 puntos por infante por mes de vida.

Para analizar el efecto de la ontogenia sobre las distintas categorías comportamentales registradas de los infantes se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos de estructura binomial (Zuur *et al.* 2009). Este tipo de análisis controla por medidas repetidas del mismo individuo estudiado en distintas edades, incorpora efectos fijos y al azar y permite el análisis de proporciones de tiempo (Bolker *et al.* 2009). Para realizar estos análisis, los datos fueron transformados a proporciones. Debido a que cada infante estuvo representado por un

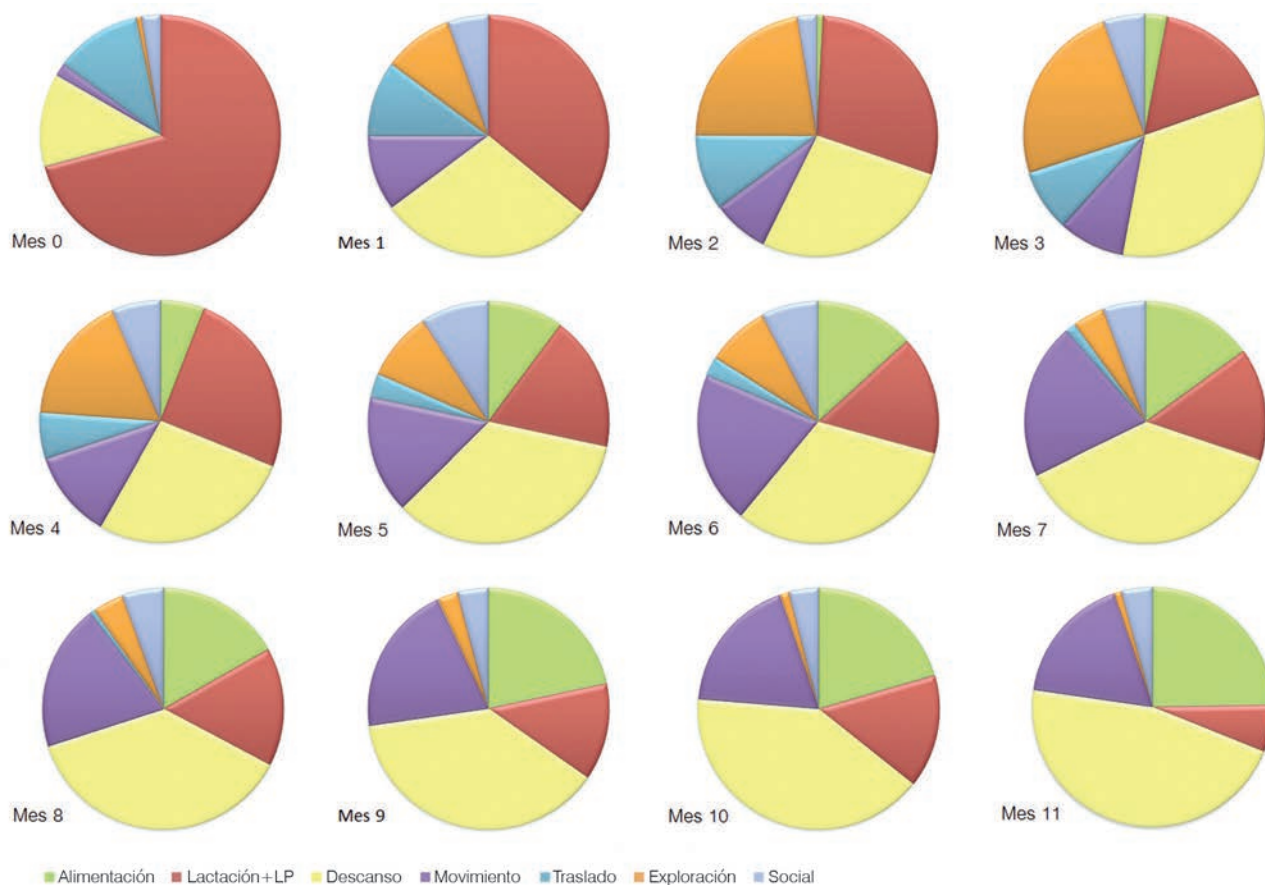


Figura 1. Patrón de actividad de los infantes de *Aouatta caraya* entre los 0 y 11 meses de edad. Se presenta el porcentaje del tiempo total invertido en cada actividad y los valores se expresan como porcentajes promedios de todos los infantes presentes por edad. Alimentación incluye consumo de agua. Social incluye interacciones con madres y otros individuos.

número diferente de horas y puntos de muestreo en cada mes de vida estudiado (a causa de variaciones entre las estaciones en el tiempo de observación y a que en algunos casos los infantes se perdieron durante el seguimiento), el tiempo invertido en cada actividad obtenido por infante por edad fue dividido por el tiempo total de actividad obtenido por infante por edad. En los modelos, la variable respuesta fue la proporción de tiempo invertido

en cada actividad y del tiempo invertido en contacto madre-infante. La variable predictora (efecto fijo) fue la edad de los infantes y los efectos aleatorios fueron la identidad de los infantes agrupados en los grupo de estudio y estos a su vez, agrupados en los sitios de estudio. Los análisis estadísticos se realizaron con R versión 3.0.3 (*R Development Core Team 2013*) con el paquete MASS y se consideró un nivel de significación de 0,05.

RESULTADOS

En la Figura 1 se muestra el patrón de actividad general por edad de los infantes. Lactación más lactación potencial fue la principal actividad de los infantes en el mes de nacimiento (mes 0) expresada con el $73,67 \pm 15,96$ % del tiempo total de actividad. Esta proporción de tiempo fue disminuyendo a medida que los infantes crecieron. La alimentación (consumo de alimento sólido y agua) comenzó en el mes 2 con

$0,86 \pm 0,88$ % y alcanzó el $24 \pm 5,2$ % promedio en el mes 11, último mes del periodo infantil. El descanso fue aumentando a medida que los infantes crecieron, alcanzando 37-46 % promedio del tiempo total de actividad desde el mes 7 en adelante. La actividad movimiento (dentro de un mismo árbol y de un árbol a otro) se incrementó entre los meses 6 y 9. Los infantes fueron trasladados por sus madres y otros indivi-

Tabla 2. Resultados de GLMM para el efecto de la edad (meses) de los infantes (factor fijo) sobre los distintos comportamientos analizados. La identidad de cada infante (N=35), su grupo social (N=11) y los sitios de estudios (N=2) fueron incorporados en los modelos como factores aleatorios.

	$\beta \pm S,E$	DF	t	p
Lactación				
Intercepto	-2,7723 \pm 0,1735	185	-15,977	<0,0001*
Edad	-0,0397 \pm 0,0209	185	-1,903	0,0586
Lactación + LP				
Intercepto	-0,1107 \pm 0,134	185	-0,826	0,4098
Edad	-0,2229 \pm 0,0225	185	-9,901	<0,0001*
Alimentación				
Intercepto	-4,0931 \pm 0,1378	185	-29,704	<0,0001*
Edad	0,2982 \pm 0,0138	185	21,576	<0,0001*
Traslado				
Intercepto	-1,6946 \pm 0,1156	185	-14,656	<0,0001*
Edad	-0,3674 \pm 0,0204	185	-17,964	<0,0001*
Movimiento				
Intercepto	-2,392 \pm 0,1326	185	-18,031	<0,0001*
Edad	0,1086 \pm 0,0137	185	7,923	<0,0001*
Descanso				
Intercepto	-1,1199 \pm 0,0835	185	-13,409	<0,0001*
Edad	0,0734 \pm 0,0111	185	6,609	<0,0001*
Exploración				
Intercepto	-1,4594 \pm 0,1556	185	-9,377	<0,0001*
Edad	-0,2014 \pm 0,0243	185	-8,279	<0,0001*
Comp. social afiliativo				
Intercepto	-3,1469 \pm 0,1674	185	-18,801	<0,0001*
Edad	-0,0734 \pm 0,0111	185	-0,677	0,4993
Comp. social agonista				
Intercepto	-4,4401 \pm 0,4254	185	-10,438	<0,0001*
Edad	0,0204 \pm 0,0274	185	0,745	0,457
Tiempo en contacto				
Intercepto	2,0001 \pm 0,1931	185	10,358	<0,0001*
Edad	-0,3639 \pm 0,0243	185	-14,945	<0,0001*
Rechazo maternal				
Intercepto	-2,6301 \pm 0,1717	185	-15,316	<0,0001*
Edad	0,0262 \pm 0,0236	185	1,112	0,2675

*indica efecto estadísticamente significativo de la edad en el modelo.

duos desde el mes de nacimiento; a partir del mes 5 esta actividad comenzó a disminuir hasta alcanzar el $0,14 \pm 0,23$ % en el mes 9. Los infantes comenzaron a explorar su ambiente en el mes 0, los mayores valores se expresaron entre los meses 2 y 4 (22-17 % promedio) cuando los infantes comenzaron a alejarse de sus madres y luego esta actividad disminuyó, alcanzando el 1 ± 1 % en el mes 11. Las interacciones sociales con madres y otros individuos (acicalamiento, intentos de amamantamiento, juego, puente, cuidado, interés, rechazo, pelea, suplantaciones) se mantuvieron con bajos valores a lo largo del periodo infantil, con un promedio de 5 % del tiempo total de actividad. Cada una de las actividades es analizada a continuación de manera más detallada.

Lactación

Los infantes fueron amamantados por sus madres y por otras hembras adultas de sus grupos sociales (alo-madres) desde el nacimiento (mes 0) hasta los 11 meses de edad. Sin embargo, el alo-amamantamiento representó el 0,55 % del tiempo total de amamantamiento y solo 9 de los 35 infantes lactaron de otras hembras. La edad de los infantes no influyó el tiempo invertido en lactación (Tabla 2). Sin embargo, cuando se analizó en conjunto lactación más lactación potencial (LP), se obtuvo que estas actividades en conjunto disminuyeron significativamente con la edad de los infantes (Tabla 2, Figura 2). En el mes de nacimiento los infantes lactaron o estuvieron en LP $73,67 \pm 15,95$ % del tiempo total de actividad diario (n=13 infantes), este tiempo disminuyó a $19 \pm 16,68$ % del tiempo total de actividad diario en el mes 5 (n=19 infantes). Considerando solo lactación, a la edad de 11 meses los infantes invirtieron $1,42 \pm 2,3$ % (rango=0-9,5 %; n=20 infantes) del tiempo total en esta actividad (Figura 2) y el 55 % de los infantes lactaron. Los infantes finalizaron la lactación (de sus madres y alo-madres) a una edad media de $10 \pm 1,66$ meses (rango=7-13 meses; n=20 infantes).

Alimentación

Los infantes comenzaron a ingerir alimentos sólidos en el mes 1 de vida (5 semanas). A esta edad, el 35,71 % de los infantes estudiados (5 de 14) manipularon e ingirieron alimento, a los 2 meses, 81,25 % de los infantes consumieron alimento sólido. La presencia de otro individuo en cercanía al infante (individuos principalmente adultos, pero también juveniles e infantes) generalmente afectó la alimentación de este, debido a que en el 64,9 % de los puntos de muestreo en que el infante ingirió alimento (entre los 2 y 11 meses), el vecino más cercano también estaba comiendo. Además, en el 96,4 % de los puntos de muestreo en el que se pudo conocer qué comían el infante y su vecino más cercano (entre 2 y 11 meses), ambos comieron el mismo alimento.

Los infantes entre 1 y 11 meses de edad difirieron significativamente en el tiempo invertido en alimentación independiente por mes, incrementándose este tiempo con la edad (Tabla 2, Figura 2). Los infantes,

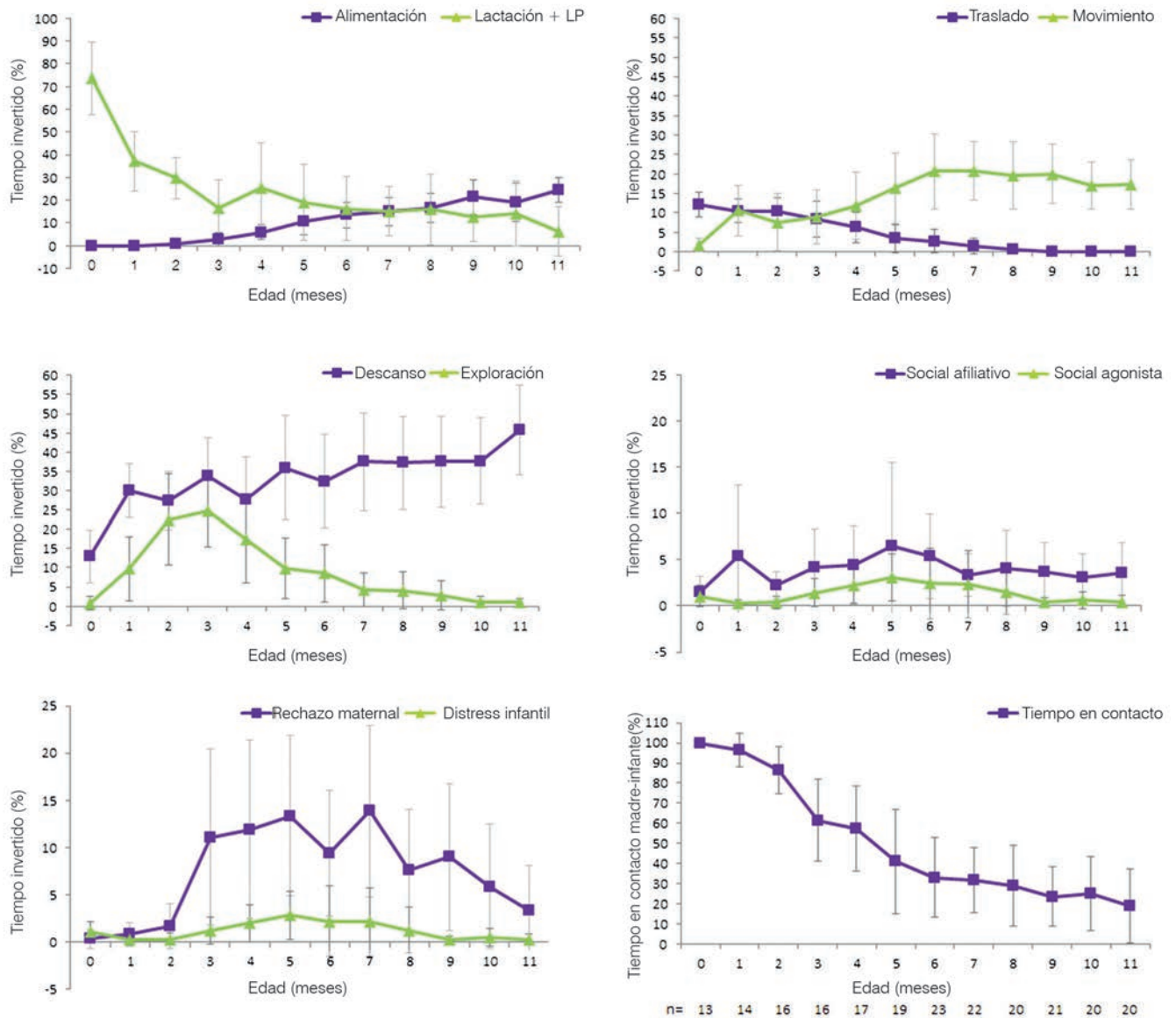


Figura 2. Tiempo invertido en distintas actividades para infantes de *Aouatta caraya*. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los individuos presentes por edad.

de todas las edades en su conjunto y a lo largo de los 2 años de estudio incluyendo todas las estaciones del año, dedicaron gran parte del tiempo de alimentación a consumir hojas ($57,05 \pm 26,93$ %) y frutos ($37,20 \pm 28,9$ %), además consumieron flores ($4,7 \pm 11,52$ %) y tallos ($1,05 \pm 3,51$ %). En cada sitio de estudio, la dieta de los infantes (y sus madres) fue variada, en SC la dieta incluyó 61 especies vegetales, principalmente nativas, pertenecientes a 33 familias (44 especies de árboles y arbustos, 15 enredaderas y epífitas y 2 palmeras); en IB la dieta incluyó 39 especies, principalmente nativas, pertenecientes a 24 familias (22 especies de árboles y arbustos, 16 enredaderas, apoyantes, herbáceas y epí-

fitas y 1 palmera). Además en cada sitio de estudio, 5 especies vegetales representaron aproximadamente el 60 % del tiempo total de alimentación.

Traslado y movimiento

El tiempo invertido en traslado de los infantes (incluyendo traslado ventral, lateral y dorsal) por parte de las madres y otros individuos del grupo, difirió significativamente entre los meses 0 y 11 de edad, y disminuyó con la edad (Tabla 2, Figura 2). En el mes de nacimiento, los infantes fueron transportados exclusivamente por sus madres. A partir del mes 1, el

tiempo invertido en traslado por las madres disminuyó e incrementó el tiempo de traslado por parte de otros individuos del grupo. Durante todo el periodo infantil, el traslado por parte de las madres representó el 79,3 % del tiempo invertido en esta actividad y el traslado por parte de otros individuos el 20,7 % restante. En ambos casos, el transporte de infantes grandes (> de 7 meses) ocurrió principalmente durante encuentros entre grupos, cuando todo el grupo se movía rápidamente.

De manera complementaria al traslado, a medida que los infantes crecieron, el tiempo invertido en movimiento independiente se incrementó significativamente con la edad (Tabla 2, Figura 2). En los meses 0 y 1, la locomoción de los infantes ocurrió enteramente sobre la madre u otro individuo y además sobre ramas pero junto a la madre u otro vecino más cercano. En el mes 2, los infantes comenzaron a moverse pequeñas distancias (10-50 cm) sobre las ramas siguiendo a la madre o al individuo a cargo del infante y siempre seguían el mismo patrón de alejarse y acercarse (*rubber ball pattern* de Clarke 1990). En general, a partir del mes 3, los infantes se trasladaron por su cuenta de un árbol a otro (10 de 16 infantes presentes).

Descanso

Los infantes entre 0 y 11 meses de edad difirieron significativamente en el tiempo invertido en descanso (Tabla 2, Figura 2). A medida que los infantes crecieron, incrementaron el tiempo dedicado al descanso. Con los puntos de muestreo se estudió quién fue el vecino más cercano al infante durante el descanso a lo largo de todo el período infantil; el análisis se basó en 9332 puntos de descanso recolectados para los 35 infantes entre los 0 y 11 meses. La madre fue el vecino más cercano al infante durante el descanso a lo largo de todo el periodo infantil (71,21 % madre *vs.* 28,79 % otro individuo), siendo las diferencias más marcadas durante los 6 primeros meses.

Exploración

Se observó una diferencia significativa entre las edades de los infantes con respecto a exploración (Tabla 2; Figura 2). Esta actividad se incrementó notablemente entre los meses 2 y 4, cuando los infantes comenzaron a alejarse de sus madres para explorar los

alrededores, y luego disminuyó gradualmente. La exploración ocurrió principalmente mientras la madre o vecino más cercano estaba descansando o alimentándose. Durante esos momentos, el infante se alejaba para agarrar, romper o morder ramitas y hojas, sea sentado o colgado de la cola, manipular y morder hojas o el alimento que estuviera comiendo su vecino más cercano.

Interacciones sociales

Durante todo el periodo infantil, el tiempo invertido por mes en interacciones afiliativas entre los infantes y sus madres y otros individuos del grupo fue mayor al tiempo invertido en interacciones agonistas (Figura 2). La edad de los infantes no afectó el tiempo invertido en interacciones afiliativas y tampoco el tiempo invertido en interacciones agonistas (Tabla 2). Para ambos tipos de interacciones, los mayores niveles se registraron en los meses 5 y 6, cuando los infantes comenzaron a interactuar en mayor medida con otros individuos del grupo, principalmente otros infantes y juveniles.

En general, las principales interacciones sociales afiliativas registradas fueron acicalamiento y juego. De todas maneras, durante los 3 primeros meses (0-2), la interacción afiliativa más importante fue el interés hacia los infantes, esto ocurrió cuando individuos de distintas clases sexo-etarias se aproximaron para oler, tocar y abrazar a los nuevos infantes del grupo. Entre los meses 4 y 6, la interacción más importante fue el juego social. Además, a partir del mes 5, se registraron los mayores niveles de acicalamiento entre los infantes y sus madres y otros individuos del grupo.

Las principales interacciones agonistas registradas fueron peleas no agresivas (manotazos, mordidas y gritos) que ocurrieron principalmente en contextos de alimentación y el rechazo (de transporte, cuidado y lactación) por parte de madres y otros individuos del grupo. El rechazo maternal fue la principal interacción agonista registrada y representó aproximadamente el 91 % de todas las interacciones agonistas registradas en la diada madre-infante. De todos modos, el rechazo maternal fue principalmente no agresivo, es decir las madres utilizaron distintas estrategias para terminar un encuentro de contacto o lactación o negarse a trasladar o amamantar a sus hijos, como alejar al infante suavemente con el

brazo, alejarse del infante, colocarse con el pezón inaccesible, darle la espalda o acicalar al infante. En algunos casos las madres mordieron, pellizcaron y tironearon del pelo a sus hijos pero sin ocasionar daño físico. El rechazo maternal ocurrió a lo largo de todo el periodo infantil pero las mayores frecuencias ocurrieron entre los meses 3 y 9 aunque no se registró un efecto significativo de la edad en esta interacción (Tabla 2, Figura 2). En ese periodo, el rechazo fue principalmente de lactación y traslado,

posiblemente debido a que las madres comenzaron a independizar a sus hijos.

El tiempo invertido en contacto madre-infante disminuyó significativamente con la edad de los infantes (Tabla 2, Figura 2). Durante el mes de nacimiento, el tiempo en contacto fue de $99,67 \pm 0,92$ % (rango=96,58-100 %, n=13), a partir del mes 1 comenzó a disminuir y en el mes 11 los infantes pasaron $18,82 \pm 18,28$ % (rango= 0-63 %, n=20) del tiempo junto a sus madres.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Los resultados sugieren que el desarrollo comportamental de los infantes de *A. caraya* es gradual y que antes de finalizar el periodo infantil, los individuos adquieren el patrón de actividad de los individuos adultos. Durante el primer mes de nacimiento, los infantes fueron totalmente dependientes de sus madres en cuanto a nutrición, traslado y protección y comenzaron a socializar con otros individuos. En los meses 1 y 2, los infantes realizaron movimientos independientes cortos en cercanía a su madre para explorar el ambiente y la mayoría de los infantes comenzó a comer alimento sólido. A partir del mes 3, si bien los infantes fueron todavía dependientes de sus madres en cuanto a la nutrición, comenzaron a realizar actividades características del resto de los miembros del grupo social, por ejemplo todos los infantes ingirieron alimentos sólidos y comenzaron a trasladarse por su cuenta para seguir al grupo. A los 9-10 meses, los infantes comenzaron a invertir similar proporción de tiempo diario en las distintas actividades que los individuos adultos (Bicca-Marques & Calegare-Marques 1994; Bravo & Sallenave 2003; Kowalewski 2007; Prates & Bicca-Marques 2008). Nuestros datos indican también que los infantes de *A. caraya*, como otras especies del género, como *A. arctoidea*, *A. guariba* y *A. palliata*, tienen un período corto de lactación exclusiva y un período prolongado de alimentación mixta, que correspondió a aproximadamente el 81,82 % del periodo de lactación (entre los meses 2 y 10) (Crockett & Rudran 1987; Clarke 1990; Kats & Otta 1991; Miranda *et al.* 2005; Podgaiski & de Assis Jardim 2009). Estos datos coinciden con lo expuesto por Langer (2003) quien propuso que en las especies cuya dieta consiste principalmente en alimentos de baja ca-

lidad (es decir, con alto contenido de fibras y bajo contenido de proteínas y grasas) los infantes comienzan a ingerir alimento sólido luego de un periodo corto de lactación exclusiva para obtener la nutrición adecuada para su desarrollo.

El inicio y finalización de las distintas actividades mostraron similitudes y diferencias con otras especies de aulladores, indicando una variación dentro del género *Alouatta* en el desarrollo de ciertas actividades. Por ejemplo, los infantes finalizaron la lactación en promedio a los 10 meses como ocurre en *A. arctoidea* (Crockett & Rudran 1987) pero inferior a lo registrado para *A. palliata* de 12-18 meses (Clarke 1990; Raguet-Schofield & Pavé 2015). El comienzo de la alimentación independiente se registró en el mes 1, al igual que lo observado en *A. guariba* (Miranda *et al.* 2005), *A. palliata* (Serio-Silva & Rodriguez-Luna 1994; Lyall 1996) y *A. seniculus* (Mack 1979), sin embargo otros estudios indican el comienzo de la alimentación independiente entre los 2 y 4 meses (*A. guariba*: Kats & Otta 1991; Podgaiski & de Assis Jardim 2009; *A. palliata*: Clarke 1990). El comienzo del movimiento independiente entre los meses 1 y 2 coincide con lo reportado para *A. palliata* (Clarke 1990; Lyall 1996; Bezanson 2006). Además, los infantes de *A. caraya* adoptaron el patrón dietario de un individuo adulto alrededor de los 9-10 meses junto o antes del cese de la lactación. Esta variación encontrada en algunos aspectos del desarrollo comportamental de los infantes del género, puede deberse a la diferencia en el número de infantes estudiados en cada investigación, además del efecto de distintos aspectos de historia de vida, demográficos y sociales (Raguet-Schofield & Pavé 2015; Pavé *et al.* 2015).

Con respecto al comportamiento social, es importante destacar que las interacciones afiliativas entre los infantes y el resto del grupo social, madres y no madres, fueron mayores a las interacciones agonistas aunque no encontramos un efecto de la edad en el desarrollo de este comportamiento. Si bien existen variaciones interespecíficas en la sociabilidad de los infantes, por ejemplo, en *A. palliata* las interacciones agonistas superan a las afiliativas durante la infancia (Clarke 1990; Clarke *et al.* 1998); un estudio en 21 especies de primates platirrinos (entre ellas de los géneros *Alouatta*, *Brachyteles*, *Cebus* y *Saimiri*) encontró que si bien los primates invierten 5 % del tiempo total de actividad a las interacciones sociales, el 80 % de las mismas son afiliativas (Sussman & Garber 2007). Por lo tanto, nuestros resultados estarían indicando por un lado, que la alta tolerancia interindividual dentro de un grupo social de *A. caraya* es evidente desde el periodo infantil y además que *A. caraya* sigue el patrón de afiliación social que caracteriza a los atelinos y a los primates neotropicales en general (Kowalewski 2007; Sussman & Garber 2007).

La madre fue el individuo más cercano al infante durante todo el periodo infantil, coincidiendo con estudios en otros primates: *Papio cynocephalus* (Altmann 1980), *Cercopithecus mitis* (Forster & Cords 2002). Además, el tiempo en contacto madre-infante siguió el patrón reportado para otros primates, a medida que se incrementa la edad del infante, el tiempo en contacto con la madre disminuye (e.g. *A. palliata*: Clarke 1990; *Brachyteles arachnoides*: Odalia-Rimoli & Otta 1997; *Cercopithecus aethiops*: Hauser & Fairbank 1988; *Papio cynocephalus*: Altmann 1980; *Rhinopithecus bieti*: Li *et al.* 2013; *Trachypithecus leucocephalus*: Zhao *et al.* 2008; *Lemur catta*: Gould 1990; *Eulemur flavifrons*: Volampeno *et al.* 2011; *Gorilla gorilla gorilla*: Nowell & Fletcher 2007). La disminución notoria en el tiempo de contacto entre los meses 0 y 5 junto a los cambios en el patrón de actividad estarían reflejando que los infantes de *A. caraya* adquieren temprano en su desarrollo las habilidades comportamentales (principalmente de forrajeo y motoras) y sociales que les permiten hacer frente a las demandas del ambiente.

Las interacciones agonísticas se registraron en mayor frecuencia con las madres en comparación a otros individuos del grupo social, posiblemente debido a que los infantes pasaron más tiempo en contacto

con sus madres que con el resto del grupo y solicitaron de ellas mayor cuidado. En este sentido, la principal interacción agonística registrada entre los infantes y sus madres fue el rechazo maternal no agresivo. Esta interacción comenzó temprano, en el primer mes de nacimiento y se prolongó hasta el final del periodo infantil. Para otras especies de primates en condiciones silvestres también se ha encontrado que el rechazo maternal, como medida de conflicto madre-infante, comienza a poco tiempo de nacer, en las primeras semanas de vida del infante (*Papio cynocephalus*: Altmann 1980; *Cercopithecus mitis*: Forster & Cords 2002; *Trachypithecus leucocephalus*: Zhao *et al.* 2008). Los rechazos fueron mayores entre los meses 3 y 7; sin embargo, las madres siguieron amamantando y trasladando a sus hijos hasta meses posteriores. Esto sugiere que la respuesta maternal de incrementar el rechazo maternal durante ese periodo no tiene como función finalizar la inversión maternal sino por el contrario, promover la independencia de los infantes (Trivers 1974; Altmann 1980; Forster & Cords 2002; Zhao *et al.* 2008).

Finalmente concluimos que a medida que los infantes crecen, el patrón de actividad se va asemejando al de los individuos adultos y alrededor del mes 9 los infantes invierten similar proporción de tiempo en cada actividad que un adulto. También sugerimos que la interacción madre-infante es un proceso dinámico y mes a mes la relación varía para lograr la independencia infantil. En resumen, desde temprana edad los infantes de *Alouatta caraya* comienzan a incorporarse a la vida de sus grupos sociales. Futuras líneas de investigación deberían evaluar si existe variación entre las madres en la composición de la leche y la composición nutricional de los alimentos ingeridos por los infantes en las distintas etapas del desarrollo, ambos estudios permitirían entender la amplitud del rango en la edad de destete. Además se debería evaluar el rol de las enfermedades de madres e infantes en las relaciones de la diada y en la nutrición de los infantes, por ejemplo la presencia de parásitos intestinales. La aplicación de nuevas técnicas de análisis no invasivas (e. g. análisis nutricionales y uso de isotopos recolectados de materia fecal para determinación de la dieta) y la aplicación de nuevos enfoques (e. g. ecología nutricional, microbiología intestinal), permitirá elucidar muchas de estas cuestiones.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a todos los asistentes de campo que nos ayudaron a recolectar los datos. Este estudio fue financiado por becas doctorales y postdoctorales de CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina) y subsidios de Idea Wild, Zoológico de Barcelona y *American Society of Mammalogists*.

BIBLIOGRAFÍA

- Agoramoorthy G & R Rudran (1992) Adoption in free-ranging red howler monkeys, *Alouatta seniculus* of Venezuela. *Primates* 33:551-555.
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Altmann J (1980) *Baboon Mothers and Infants*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA. 242 pp.
- Altmann SA (1998) *Foraging for Survival: Yearling Baboons in Africa*. University of Chicago Press. Chicago, USA. 617 pp.
- Baldwin JD & JI Baldwin (1973) Interactions between adult female and infant howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatologica* 20:27-71.
- Bicca-Marques JC & C Calegario-Marques (1994) Activity budget and diet of *Alouatta caraya*: An age-sex analysis. *Folia Primatologica* 63:216-220.
- Bezanson MF (2006) Leap, bridge, or ride? Ontogenetic influences on positional behavior in *Cebus* and *Alouatta*. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM & L Leucke (eds.) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. Springer. New York, USA. Pp. 333-348.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MH & JS White (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24:127-35.
- Bravo SP & A Sallenave (2003) Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the Northeastern Argentinean flooded forest. *International Journal of Primatology* 24:825-846.
- Brown GR & AE Dixson (2000) The development of behavioural sex differences in infant rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates* 41:63-77.
- Clarke MR (1990) Behavioral development and socialization of infants in a free ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatologica* 54:1-15.
- Clarke MR, Glander KE & EL Zucker (1998) Infant-nonmother interactions of mantled howler infants with group members. *International Journal of Primatology* 19:451-472.
- Clutton-Brock TH (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press. Princeton, USA. 368 pp.
- Crockett CM & JF Eisenberg (1987) Howlers: Variations in group size and demography. En: Smuts BB, Cheney D, Seyfarth R, Wrangham R & T Struhsaker T (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 54-68.
- Crockett CM & R Rudran (1987) Red howler monkey birth data I: Seasonal variation. *American Journal of Primatology* 13:347-368.
- Devinney BJ, Berman CM & KLR Rasmussen (2003) Individual differences in response to sibling birth among free-ranging yearling rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Behaviour* 140: 899-924.
- Dias PA & A Rangel-Negrín (2015) Diets of howler monkeys. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer. New York, USA. Pp. 21-56.
- Di Bitetti MS & CH Janson (2000) When will the stork arrive? Patterns of birth in Neotropical Primates. *American Journal of Primatology* 50:109-130.
- Di Fiore A, Link A & CJ Campbell (2010) The atelines: Behavioral and socioecological diversity in a New World radiation. En: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK & R Stumpf (eds.) *Primates in perspective* Second Edition. Oxford University Press, Oxford, USA. Pp. 155-188.
- Fernández VA (2014) *Ecología nutricional del mono aullador negro y dorado (Alouatta caraya) en el límite sur de su distribución*. Tesis de doctorado. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. 192 pp.
- Forster S & M Cords (2002) Development of mother-infant relationships and infant behavior in wild blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*). En: Glenn ME & M Cords (eds.) *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York, USA. Pp. 245-272.
- Garber PA & A Estrada (2009) Advancing the study of South American Primates. En: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW & KB Strier (eds.) *South American Primates*. Springer. New York, USA. Pp. 3-19.
- Glander KE (1980) Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 53:25-36.
- Gomendio M (1991) Parent/offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques. *Animal Behaviour* 42: 993-1005.
- González V, Zunino GE, Kowalewski MM & SP Bravo (2002) Densidad de monos aulladores (*Alouatta caraya*) y composición y estructura de la selva de inundación en una isla del Río Paraná medio. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 4:7-12.
- Gould L (1990) The social development of free-ranging infant *Lemur catta* at Berenty Reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology* 11:297-318.
- Hauser MD & LA Fairbanks (1988) Mother-offspring conflict in vervet monkeys: Variation in response to ecological conditions. *Animal Behaviour* 36:802-813.
- Horr DA (1977) Orangutan maturation: Growing up in a female world. En: Chevalier-Skolnikoff S & FE Poirier (eds.) *Primate Bio-Social Development*. Garland. New York, USA. Pp. 289-321.

- Izawa K (1989) The adoption of an infant observed in a wild group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Columbia* 2:33-36.
- Kats B & E Otta (1991) Comportamento ludico do bugio (*Alouatta fusca clamitans*, Cabrera, 1940) (Primates: Ce-bidae: Alouattinae). *Biotemas* 4:61-82.
- Kowalewski MM (2007) *Patterns of affiliation and co-operation in howler monkeys: An alternative model to explain social organization in non-human primates*. Tesis de doctorado. University of Illinois, Urbana-Champaign, USA. 384 pp.
- Kowalewski MM & GE Zunino (2004) Birth seasonality in *Alouatta caraya* in northern Argentina. *International Journal of Primatology* 25:383-400.
- Langer P (2003) Lactation, weaning period, food quality, and digestive tract differentiations in Eutheria. *Evolution* 57:1196-1215.
- Lee PC (1987) Nutrition, fertility, and maternal investment in primates. *Journal of Zoology* 213:409-422.
- Lee PC (1996) The meaning of weaning: Growth, lactation, and life history. *Evolution Anthropology* 5:87-96.
- Li T, Ren B, Li D, Zhu P & M Li (2013) Mothering style and infant behavioral development in Yunnan Snub-Nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in China. *International Journal of Primatology* 34:681-695.
- Lyll Z (1996) The early development of behavior and independence in howler monkeys, *Alouatta palliata mexicana*. *Neotropical Primates* 4:4-8.
- Lycett JE, Henzi SP & L Barrett (1998) Maternal investment in mountain baboons and the hypothesis of reduced care. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42:49-56.
- Mack D (1979) Growth and development of infant red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in a free-ranging population. En: Eisenberg J (ed.) *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*. Smithsonian Institution Press. Washington DC, USA. Pp. 127-136.
- Miranda JMD, Aguiar LM, Ludwig G, Moro-Rios RF & FC Passos (2005) The first seven months on an infant of *Alouatta guariba* (Humboldt) (Primates, Atelidae): Interactions and the development of behavioral patterns. *Revista Brasileira de Zoologia* 22:1191-1195.
- Neiff JJ, Reboratti HJ, Gorlero MC & M Basualdo (1985) Impacto de las crecientes extraordinarias sobre los bosques fluviales del bajo Paraguay. *Boletín de la Comisión Especial del Río Bermejo* 4:13-31.
- Nowell AA & AW Fletcher (2007) Development of independence from the mother in *Gorilla gorilla gorilla*. *International Journal of Primatology* 28:441-455.
- Odalia-Rimoli A & E Otta (1997) The mother-infant spatial relationship as a measure of the development of the offspring's independence in the muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *A Primatologia no Brasil* 5:15-27.
- Oftedal OT (1984) Milk composition, milk yield and energy output at peak lactation: A comparative review. *Symposia of the Zoological Society of London* 51:33-85.
- Pavé R (2013) *El conflicto madre-infante en el mono aullador negro y dorado (Alouatta caraya) y su comparación en dos sitios del noreste argentino*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina. 186 pp.
- Pavé R, Kowalewski MM, Peker SM & GE Zunino (2010) Preliminary study of mother-offspring conflict in *Alouatta caraya*. *Primates* 51:221-226.
- Pavé R, Kowalewski MM, Garber PA, Zunino GE, Fernandez VA & SM Peker (2012) Infant mortality in *Alouatta caraya* (black-and-gold howlers) living in a flooded forest in Northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 3:937-957.
- Pavé R, Kowalewski MM, Zunino GE & AR Giraudo (2015) How do demographic and social factors influence parent-offspring conflict? The case of wild black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). *American Journal of Primatology* 77:911-923.
- Podgaiski L & M Assis Jardim (2009) Early behavioral development of a free-ranging howler monkey infant (*Alouatta guariba clamitans*) in Southern Brazil. *Neotropical Primates* 16:27-31.
- Prates HM & JC Bicca-Marques (2008) Age-sex analysis of activity budget, diet, and positional behavior in *Alouatta caraya* in an orchard forest. *International Journal of Primatology* 29:703-715.
- Raguet- Schofield M & R Pavé (2015). An ontogenetic framework for *Alouatta*: Infant development and evaluating models of life history. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Examining the Evolution, Physiology, Behavior, Ecology and Conservation of the Most Widely Distributed Neotropical Primate*. Springer. New York, USA. Pp. 289-316.
- Raño M (2010) *Determinantes del desplazamiento diario en monos aulladores negros y dorados (Alouatta caraya)*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. 66 pp.
- Rumiz DI (1990) *Alouatta caraya*: Population density and demography in Northern Argentina. *American Journal of Primatology* 21:279-294.
- Schneider EC, Hunter LF & RH Horwich (1999) Adoption of a young juvenile in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Neotropical Primates* 7:47-51.
- Schino G, Majolo B, Ventura R & A Troisi (2001) Resumption of sexual activity affects mother-infant interactions in Japanese macaques. *Behaviour* 138:261-275.
- Serio-Silva JC & E Rodriguez-Luna (1994) Howler monkey (*Alouatta palliata*) behavior during the first weeks of life. En: Roeder JJ, Thierry B, Anderson JR & N Herrenschmidt (eds.). *Current Primatology, Vol. II: Social Development, Learning and Behaviour*. Louis Pasteur. Strasbourg, France. Pp. 309-313.
- Silk JB (2005) The evolution of cooperation in Primate groups. En: Gintis H, Bowles S, Boyd R & E Fehr (eds.) *Moral sentiments and material interests: On the foundations of cooperation in economic life*. MIT Press, Cambridge, USA. Pp. 43-74.
- Strier KB (2000) *Primate Behavioral Ecology*. Allyn and Bacon, Boston, USA. 392 pp.

- Sussman RW & PA Garber (2007) Cooperation and competition in primate social interactions. En: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M & SK Bearder (eds.) *Primates in Perspective*. Oxford University Press. New York, USA. Pp. 636-651.
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. En: Campbell B (ed.) *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. Chicago Aldine, Chicago, USA. Pp. 136-179.
- Trivers RL (1974) Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14:249-264.
- van Lawick-Goodall J (1967) Mother-offspring relationships in free-ranging chimpanzees. En: Morris D (ed.) *Primate Ethology*. Weidenfeld and Nicolson, London, UK. Pp. 287-346.
- Volampeno MSN, Masters JC & CT Downs (2011) Life history traits, maternal behavior and infant development of blue-eyed black lemurs (*Eulemur flavifrons*). *American Journal of Primatology* 73:474-484.
- Whitehead JM (1986) Development of feeding selectivity in mantled howling monkeys, *Alouatta palliata*. En: Else JG & PC Lee (eds.) *Primate ontogeny, cognition and social behavior*. Cambridge University Press. New York, USA. Pp 105-117.
- Zhao Q, Tan CL & W Pan (2008) Weaning age, infant care, and behavioral development in *Trachypithecus leucocephalus*. *International Journal of Primatology* 29:583-591.
- Zunino GE (1989) Hábitat, dieta y actividad del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en el Noreste de Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano* 1:74-97.
- Zunino GE, Chalukian SC & DI Rumiz (1986) Infanticide and infant disappearance related to male take over in groups of *Alouatta caraya*. *Primatología no Brasil* 2:185-190.
- Zunino GE, Kowaleski MM, Oklander L & V Gonzalez (2007) Habitat fragmentation and population size of the black and gold howler monkey (*Alouatta caraya*) in a semideciduous forest in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 69:966-975.
- Zunino GE, Pavé R, Brivodoro, M & MM Kowalewski (2015) Effects of climatic seasonality and food availability on the activity budget and the diet of black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). En: Kowalewski MM & LI Oklander (eds.) *La primatología de Argentina*. Serie Libros SAREM. Buenos Aires, Argentina.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA & GM Smith (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer. New York, USA. 574 pp.

Abrazos entre machos de *Alouatta caraya* como ejemplo de comportamientos afiliativos

Martin M. Kowalewski*, Mariana Raño y Sol Gennuso

Estación Biológica Corrientes, Museo Argentino de Ciencias Naturales BR – CONICET, San Cayetano, 3400, Corrientes, Argentina.

*martinkow@gmail.com

Resumen

Los primates establecen relaciones sociales de duración y calidad variable con otros individuos coresidentes. En lo que respecta a los machos en particular, tradicionalmente se espera que los mismos compitan en forma agresiva por el acceso a hembras fértiles y apareamientos, dejando poco espacio para el desarrollo de comportamientos afiliativos y cooperativos más complejos. En este trabajo describimos por primera vez el comportamiento de abrazos entre machos para los monos aulladores negros y dorados. Los datos fueron recolectados durante 12 meses en 2004 en el noreste de Argentina en dos grupos multimacho. Se registraron un total de 129 abrazos, y sus contextos de ocurrencia principales fueron 71 %: encuentros entre grupos, 13 %: aullidos sin contacto visual con otros grupos, 11 %: cambios de posición del macho central y 5 %: excursiones extra grupo. Los resultados indican que los abrazos entre machos se manifestaron principalmente durante momentos de tensión grupal. Algunas de las funciones sugeridas son las de aliviar tensión intergrupal, reforzar lazos sociales y evitar eventos agresivos.

Abstract

Male embraces as an example of affiliative behaviors in *Alouatta caraya*

Primates establish social relationships with other co-resident individual that are characterized by a variable duration and quality. Males in particular are expected to compete aggressively to access to fertile females and mating, leaving almost no time to invest in cooperative and affiliative complex behaviors. In this study, we describe the behavior of male embracing for the first time in *Alouatta caraya*. Data were collected over 12 months in 2004 in Northern Argentina studying two multimale groups- We registered a total of 129 embraces, in the following contexts 71 % intergroup encounters, 13 %: howling without intergroup visual contact, 11 %: change of central male position, and 5 %: male dyads excursions. Our results suggested that male embracing occurred during events of group tension. Some of the proposed functions of this behavior are to relieve group tension, reinforce social bonds, and prevent escalation of aggressions.

Palabras clave

Argentina, cooperación, función de los abrazos, monos aulladores negros y dorados.

Key words

Argentina, black-and-gold howlers, cooperation, embrace function.

INTRODUCCIÓN

Los primates establecen relaciones sociales a lo largo de su vida con otros individuos de sus unidades sociales, cuya duración suele ser variable dependiendo del tiempo de permanencia de los individuos en cuestión en un mismo grupo. Existen varias formas de cuantificar la intensidad de estas relaciones sociales, como, por ejemplo, a través de la evaluación de alianzas y coaliciones, patrones de acicalamiento, tolerancia social respecto al uso de diversos recursos y comportamientos afiliativos y agresivos (Wittig & Boesch 2005; Van Schaik *et al.* 2006; Silk 2002; Aureli *et al.* 2012). Un comportamiento afiliativo presente en algunas especies de primates es el descrito como abrazos o ceremonias de saludo entre machos (*Ateles geoffroyi*: Aureli & Schaffner 2007; *Papio* spp.: Colmenares 1991; *Pan* spp.: Hohmann & Fruth 2002; Kummer *et al.* 1974; *Colobus guereza*: Kutsukake *et al.* 2006; *Cebus* spp.: Perry *et al.* 2003; Smuts & Watanabe 1990; Whitham & Maestripieri 2003; *Alouatta palliata*: Wang & Milton 2003; Dias *et al.* 2008; *Alouatta arctoidea*: Sekulic 1982). Por otro lado, recientemente se atribuyó una marcada importancia al papel de los comportamientos afiliativos entre individuos en la estructuración de los grupos sociales (Sussman & Garber 2004, 2011 y Sussman *et al.* 2005). Estos autores sugieren que, en los primates no humanos, la frecuencia de los comportamientos afiliativos excede a la de los agresivos. Más aún, sugieren un cambio de perspectiva en donde los beneficios de los comportamientos coordinados y afiliativos cumplen un papel más prominente en la sociabilidad de primates, las interacciones sociales y la vida en grupo que los costos resultantes de la agresión y la competencia por alimentos (ver modelo socioecológico: Sterck *et al.* 1997; Clutton-Brock & Janson 2012). En lo que respecta a los machos en particular, tradicionalmente se espera que los mismos compitan en forma agresiva por el acceso a hembras fértiles y apareamientos, dejando poco espacio para el desarrollo de comportamientos afiliativos y cooperativos más complejos (Strier 1994a; van Schaik 1996; van Hooff 2000). Inclusive varios estudios sostienen que cuando surgen comportamientos mayormente cooperativos entre machos, estos responden más que nada a selección por parentesco (por ejemplo, *Saimiri oerstedii*:

Boinski 1994; *Pan troglodytes*: Furuichi & Ihobe 1994; *Brachyteles hypoxanthus*: Strier 1994b). Van Hooff (2000) propone que las interacciones de afiliación entre machos de un grupo social que demuestran tolerancia intergrupala pueden ser en realidad una fuerza evolutiva alternativa que modela la afiliación entre machos. Los machos, a su vez, dentro de un grupo social pueden formar lazos sociales (*social bonds*) que pueden resultar de relaciones diádicas repetidas (Hinde 1976, 1983; Ostner & Schülke 2014). Según Ostner & Schülke (2014) para que una relación social sea reconocida como lazo social, esta relación tiene que ser estable en el tiempo y los participantes deberían participar en forma aproximadamente equitativa, además de ser intensa en comparación con las relaciones con otros individuos del grupo. Un comportamiento que puede caracterizar estos lazos sociales son los abrazos que, entre otras funciones, puede tener la de reforzar la relación entre individuos (Smuts 1985; Smuts & Watanabe 1990; Whitham & Maestripieri 2003). Por otro lado, estos abrazos pueden tener otras funciones posibles: 1) comunicación de estatus social entre individuos cuando las relaciones son inciertas o tienden a ser egalitarias (Maynard Smith & Price 1973; Zahavi 1980); 2) reconciliación luego de una pelea (Kummer *et al.* 1974; Aureli *et al.* 2002, de Waal & Ren 1988); 3) demostración de un alto status social (de Waal & Luttrell 1988; de Waal 2000), y 4) reducción de tensión entre individuos con relaciones sociales ambiguas (Moss & Poole 1983; Osborne 1986; Preuschoft & van Schaik, 2000, Kutsukake *et al.* 2006; Aureli & Schaffner 2007; Días *et al.* 2008).

Por otra parte, los comportamientos afiliativos y el establecimiento y mantenimiento de lazos sociales se encuentran signados por un componente fisiológico muchas veces no incluido cuando se explora su funcionalidad en primates no humanos (Dunbar 2010; Seyfarth & Cheney 2012; Trumble *et al.* 2015). La decisión de relacionarse cooperativa o competitivamente con otros individuos se expresa en la actividad de las áreas del cerebro involucradas en el aprendizaje y valoración (Bush *et al.* 2000; Rilling *et al.* 2002; Lee 2008). Uno de los principales sistemas neuronales de recompensa es el sistema de la dopami-

na (Schultz 1998) y en la actualidad se estudia el rol preponderante de la oxitocina y vasopresina (Suay *et al.* 2015). A pesar de ser un campo en exploración, estos resultados sugieren que los comportamientos afiliativos tienen recompensas neuronales *per se*, y esto les otorga una ventaja adaptativa intrínseca.

En este trabajo nos proponemos describir en forma cualitativa los comportamientos de abrazos en monos aulladores negros y dorados por primera vez para la especie, sugerimos su potencial función y también, líneas de investigación necesarias para comprender estos comportamientos afiliativos entre individuos de primates no humanos.

MÉTODOS

Sitio de estudio

Los datos sobre los comportamientos de abrazos entre machos de monos aulladores negros y dorados fueron recolectados entre diciembre 2003 y noviembre 2004 en la isla Brasilera localizada sobre la confluencia de los ríos Paraguay y Paraná (Lat. S 27°20' – Long. O 58°40') en la provincia del Chaco, Argentina. La isla posee un total de 292 ha sin poblaciones humanas permanentes y está cubierta de un bosque de inundación continuo y lagunas temporarias. En ella habitan unos 35 grupos de *Alouatta caraya* (Kowalewski & Zunino 2004; Pavé *et al.* 2012). El clima es subtropical con una temperatura media anual de 21,6 °C y una precipitación anual total de 1200 mm. Para una descripción más detallada del lugar ver González *et al.* (2002), Kowalewski & Zunino (2004) y Kowalewski (2007).

Datos comportamentales

Se recolectaron al menos 1465 h de datos comportamentales en dos grupos vecinos de aulladores. Los individuos de cada grupo fueron estudiados durante 5 días

completos y continuos por mes desde el amanecer hasta el anochecer. El grupo X tenía 9 miembros durante el estudio: 3-4 machos adultos y 3-4 hembras adultas (el grupo fue cambiando durante el estudio). El grupo G tenía entre 11–12 individuos con 4 machos adultos y 4 hembras adultas. Todos los individuos adultos del estudio estaban marcados con tobilleras de color para su rápida identificación. Se registraron las interacciones de abrazos entre los machos de cada grupo.

La densidad poblacional en la isla Brasilera es 348 ind/km². Esta alta densidad en comparación con otros sitios permite una alta superposición de áreas de acción (hasta 75 %, Kowalewski 2007) y una frecuencia de al menos dos encuentros intergrupales diarios (Kowalewski & Garber 2015). Para este estudio definimos como abrazo entre machos de aulladores a la interacción entre dos individuos durante la cual se pasan al menos un brazo por sobre el hombro del otro, seguido también por movimientos de cabeza por debajo del abdomen del otro y frotación del abdomen con abdomen o con la parte dorsal del otro; algunas veces van acompañados de vocalizaciones (Figura 1). Se registraron la frecuencia, duración e identidad de los individuos participantes y el contexto.

RESULTADOS

En los dos grupos multimacho estudiados se registró un total de 129 abrazos, 64 para los machos del grupo G, 65 para los machos del Grupo X. En los abrazos no participaron más de dos machos. La duración promedio de estos abrazos fue de 17,6 s \pm 5,3 s (Grupo G: 17,7 s \pm 5,4 s; Grupo X: 17,5 s \pm 5,3 s). Los machos que participaron fueron en promedio para el Grupo G de 2,75 \pm 0,8 machos y para el Grupo X de 2,4 \pm 0,5. Por otro lado, los contextos en los que se dieron estos abrazos fueron (considerando los dos grupos juntos): 71 % durante encuentros entre grupos, 13 % durante aullidos que realizaba el gru-

po sin otro grupo cercano a alcance visual, 11 % en el contexto de un cambio en la posición de macho central del grupo, y 5 % durante excursiones realizadas por machos en búsqueda de hembras extra grupo. Si exploramos lo sucedido en cada grupo el patrón resultante es interesante. En el Grupo G, el 52 % de los eventos ocurrieron en el contexto de encuentros entre grupos, el 21 % en el cambio de machos centrales dentro del grupo, y 27 % en el contexto de aullidos dirigidos a grupos fuera del alcance visual. En el Grupo X por otro lado, el 89 % de los abrazos ocurrieron en el contexto de encuentros entre

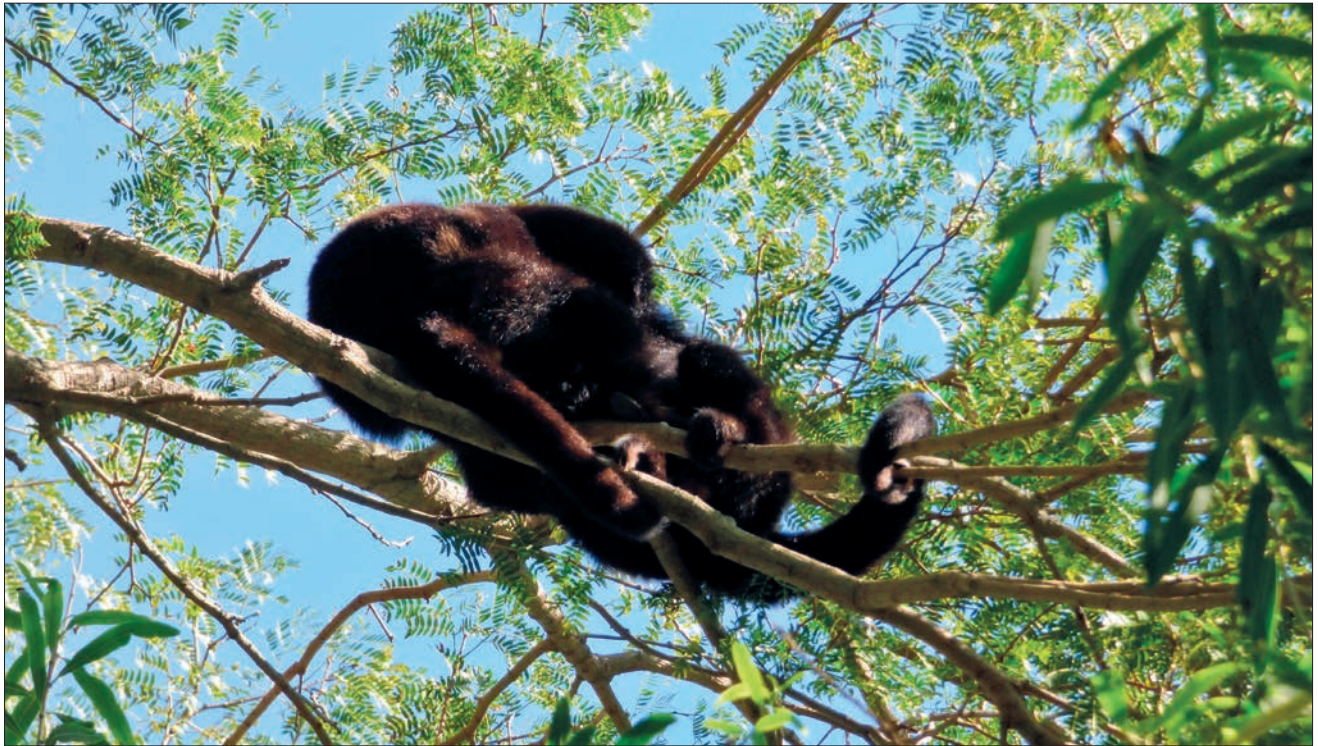


Figura 1. Machos de *Alouatta caraya* en comportamiento de abrazos en el sitio isla Brasilera durante el contexto de encuentro intergrupual Foto: M. Belén Natalini.

grupos y el 11 % en excursiones de machos en búsqueda de hembras no residentes (machos no centrales) (Figura 2). Este patrón diferencial en la proporción de abrazos según los contextos puede obedecer a que solo el grupo G sufrió un cambio de posición del macho central, por otro lado, el Grupo G no tuvo machos que salieran de excursión alejados de su grupo de residencia. En cuanto al cambio de posición del macho central en el Grupo G, el macho JO perdió su posición frente a HE durante los me-

ses de octubre y noviembre 2004. Estos machos no estaban emparentados. Por otro lado, en el 95 % de los abrazos participó el macho central, en los siete casos en los que esto no ocurrió, fueron interacciones entre los machos JE y PRI, durante sus excursiones en búsquedas de hembras no residentes. La tasa de abrazos por macho (considerado ambos grupos) fue de 0,022 abrazos por hora, lo que indica que son comportamientos no tan infrecuentes) (alrededor de 16 abrazos por macho por mes).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados constituyen el primer reporte sobre el comportamiento de abrazos en *Alouatta caraya*. Los abrazos entre machos se manifestaron principalmente durante momentos de tensión grupal, como por ejemplo encuentros entre grupos, y luego sesiones de aullidos, inestabilidad durante el cambio de posición de un macho central y durante excursiones de diadas en busca de hembras (Kowalewski & Garber 2010). Cabe mencionar que, durante dichas excursiones, los machos se ven expuestos no solo a la persecución de con-específicos sino también a los diversos costos aso-

ciados por alejarse de su grupo (por ej. depredación o desconocimiento del área).

Este comportamiento de abrazos o ceremonia de saludo se ha encontrado en otras especies de Atelinos. Por ejemplo, este comportamiento fue descrito por Glander (1975, 1980) quien lo llamó *greeting ceremony* o ceremonia de saludo, en la Hacienda La Pacífica, Costa Rica. En general individuos del mismo sexo se aproximaban, se olfateaban la parte axilar y luego los genitales. Young (1983) describió en BCI (Barro Colorado Island, Panamá) un comportamiento similar entre machos de

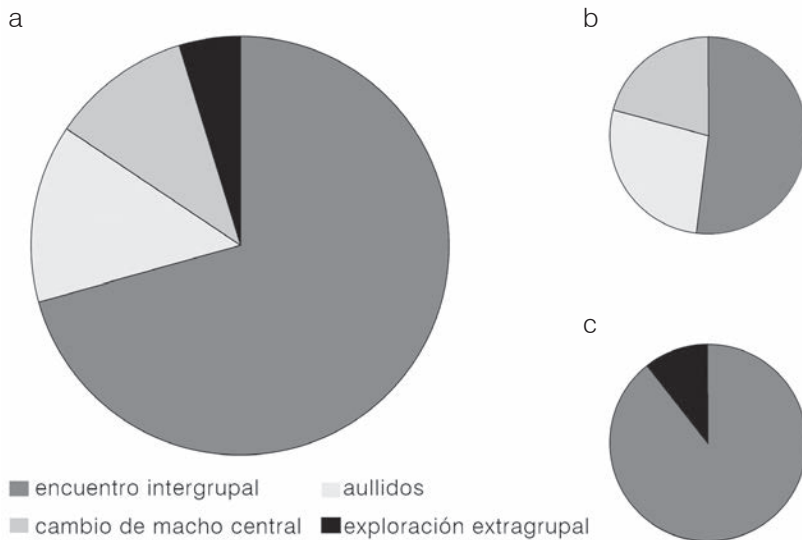


Figura 2. Distribución de abrazos según contextos comportamentales (encuentros intergrupales, aullidos, cambios de macho central y exploración extragrupal –excursión de al menos dos machos alejados del grupo residente–) durante el periodo de estudio en ambos grupos de estudio (a), y detallado para cada grupo: Grupo G (b) y Grupo X (c).

A. palliata que aparentemente se acercan y se suben uno sobre el otro incluyendo olfateo de genitales. Este grupo poseía cuatro machos adultos y fue estudiado por seis meses en 1974 en el mismo sitio. Wang & Milton (2003) estudiaron un grupo de *A. palliata* con seis machos adultos en BCI por nueve meses durante el año 2001, y encontraron una tasa de abrazos macho-macho de 0,02 abrazos por hora. La tasa es similar a la encontrada en *A. caraya*, y en el mismo caso las hembras no parecen involucrarse en este tipo de comportamientos. Wang y Milton (2003) definieron el abrazo ritual como dos machos que se acercan y se toman el uno al otro en un abrazo, vocalizando y olfateando los genitales antes y después del abrazo, con una duración total entre 2 a 15 s. Los autores sugieren que estos comportamientos refuerzan los lazos sociales. Esta idea fue también propuesta por Zucker & Clarke (1986) para la misma especie, pero en Hacienda La Pacifica, Provincia de Guanacaste, Costa Rica donde al menos cuatro machos bajo estudio durante dos meses participaron de 12 ceremonias de saludo con una tasa aproximada de 0,025 ceremonias por hora/individuo. Más recientemente, Días *et al.* (2008) analizaron la función de esta ceremonia de saludo entre machos de un grupo multimacho de la isla de Agaltepec, México. En este trabajo se operacionaliza más exhaustivamente la definición de la ceremonia de saludos para *A. palliata*, la misma se divide en cuatro pasos: 1) Un ma-

cho se aproxima a otro y comienzan vocalizaciones características, y si uno de los machos está sentado, toma posición cuadrúpeda y espera hasta el contacto de los cuerpos. 2) Los machos se olfatean las axilas opuestas mientras se toman de las espaldas con una mano, las vocalizaciones continúan. 3) Los machos se olfatean los genitales. 4) Los machos se alejan o siguen interactuando entre ellos. A diferencia de esto, los abrazos de *A. caraya* no parecen tener siempre la fase de vocalizaciones en los puntos 1 o 3. Días *et al.* (2008) estudiaron un grupo con 13 individuos machos durante 12 meses consecutivos entre 1998-1999, y registraron 0,21 ceremonias/hora (0,016 considerando los 13 machos adultos), lo que arroja tasas similares a otros sitios. Los contextos principales de las ceremonias de saludo para este sitio fueron periodos de

locomoción o cuando un macho llegaba a un subgrupo (los autores describen un sistema de fusión-fisión para este grupo).

Si consideramos a todos los Atelinos, por un lado, *Brachyteles* y *Ateles* están caracterizados por la dispersión sexual de hembras y filopatria de machos, por otro lado, en *Lagothrix* y *Alouatta* tanto machos como hembras se dispersan de los grupos sociales, por lo tanto, al menos en cierto grado las unidades sociales resultantes están formadas por machos no relacionados (Glander 1980; Bonvicino 1989; Mendes 1989; Clarke 1990; Rumiz 1990; Kinzey 1997; Crockett 1998; Pope 2000 a, b; Oklander *et al.* 2010; Di Fiore *et al.* 2011). En *Brachyteles* y *Lagothrix* los abrazos también ocurren entre machos y en particular en encuentros entre grupos, similar a lo encontrado en nuestro trabajo (Kavanagh & Dresdale 1975; Ramírez 1988; Strier *et al.* 2002; Strier 1994b). Strier *et al.* (2002) estudiaron a 13 machos adultos de un grupo de muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*) en Brasil (Estação Biológica de Caratinga Minas Gerais) quienes presentaron una tasa de abrazos de 0,11 abrazos por hora, mientras defienden en forma cooperativa hembras residentes de machos extra grupo (no se provee tasa de este comportamiento, Strier 1994b; Strier *et al.* 2002). A diferencia de *Ateles* y *Alouatta*, los muriquis se envuelven en abrazos donde participan más de dos machos y son más prolongados en el tiempo (Strier *et al.* 2002).

Para el caso de monos arañas, Fedigan & Baxter (1984) reportaron para *Ateles geoffroyi* en Guatemala (Parque Nacional Tikal), que el comportamiento de abrazos en machos es más frecuente que en hembras (machos: 0,52 abrazos por hora *vs.* hembras: 0,21 abrazos por hora) y sugieren que este comportamiento ocurre en el contexto de encuentros intergrupales. Shaffner *et al.* (2012) realizaron un estudio sobre 12 machos adultos de *Ateles geoffroyi yucatanensis* pertenecientes a dos comunidades en la reserva Otoch Ma'ax en la península de Yucatán, México durante 18 meses en 2003–2004. En general, encontraron que los abrazos eran frecuentes entre machos de edad similar. Los autores sugieren que los abrazos entre machos aparecen en situaciones de riesgo como, por ejemplo, durante eventos de fusión grupal y en grupos con ambos sexos posiblemente para aliviar tensiones (Schaffner & Aureli 2005; Aureli & Schaffner 2007; Slater *et al.* 2007). Además, Slater *et al.* (2009) sugieren que la función de los abrazos en la misma población podría aliviar tensiones y esto sería de importancia ya que se ha demostrado que los comportamientos agresivos entre machos pueden ser letales en diferentes poblaciones (Campbell 2006; Valero *et al.* 2006). En particular en esta población de monos arañas se ha reportado una tasa de abrazos de $1,177 \pm 0,35$ por hora (Slater *et al.* 2009). Abondano y Link (2012) en un estudio de aproximadamente 12 meses en Hacienda San Juan Carare, Colombia, de al menos cinco machos adultos en un grupo social, reportan para *Ateles hybridus* una tasa de abrazos entre machos de $0,18 \pm 0,05$ por hora. Esta tasa es baja comparada con otras poblaciones de *Ateles*. En este caso los autores sugieren que este resultado se debe a que los grupos no ofrecen oportunidades para la cooperación entre machos debido a que competencia entre grupos es rara, asociando también este comportamiento a una función de aliviar tensiones.

Hay otras especies de primates donde se manifiestan comportamientos similares. A modo de ejemplo, estas ceremonias de saludo son frecuentes entre machos de babuinos de sabana con relaciones de dominancia débiles o ambiguas, o habilidades de peleas similares, donde se sugiere que estas ceremonias de saludos servirían para negociar el estatus social entre machos (Colmenares 1990, 1991; Smuts & Watanabe 1990). Tanto el comportamiento como la función fue también reportado para los capuchinos cara blanca (*Cebus capucinus*) en un estudio realizado en Lomas

Barbudal, Costa Rica durante una reversión en el rango del macho alfa (Perry 1998). Sin embargo, en la isla de Barro Colorado (BCI) en Panamá, los abrazos entre machos de *Cebus apella* no estuvieron relacionados a patrones de dominancia, sino que estarían más asociados a afiliación social (Matheson *et al.* 1996).

Como hemos reportado, para los Atelinos, se encontró que el comportamiento de abrazos suele ocurrir con frecuencia en los contextos de encuentro entre grupos. En los primates, los encuentros entre grupos implican situaciones de estrés en las cuales, desde un punto de vista fisiológico ocurren muchos cambios relacionados con reacciones de alerta. Por ejemplo, los individuos pueden presentar un aumento en los niveles de cortisol, hormona vinculada tradicionalmente con la fisiología del estrés ya que actúa movilizandolos depósitos energéticos del cuerpo estabilizando así al individuo frente a situaciones de estrés (Feng *et al.* 2011). En este escenario se producen comportamientos afiliativos, como por ejemplo los abrazos entre machos del mismo grupo. Este comportamiento podría generar sensaciones positivas del sistema límbico mediante la liberación de dopamina, permitiendo que los individuos que participan cooperen en una misma causa (por ej. desplazar al otro grupo). No obstante, la respuesta fisiológica de los comportamientos afiliativos debe considerarse como un proceso complejo (con retroalimentación) y a largo plazo en la historia del individuo que involucra de manera conjunta a los sistemas nervioso y endocrino favoreciendo el desarrollo de las áreas de la memoria y aprendizaje, lo cual resulta sumamente adaptativo tanto individual como grupal (Rilling 2011).

En el caso particular de abrazos en el contexto de cambios de posición del macho central (Grupo G), el abrazo parecería tener una función de reconciliación post conflicto. Este abrazo, ocurría luego de que los machos se enfrentaran en forma agresiva pero no letal por el acceso a una hembra o espacio físico cercano a ella. Una vez finalizado el proceso de cambio de posición social, tanto las agresiones como los abrazos no volvieron a ocurrir, y ambos machos permanecieron en el grupo. Este comportamiento, entonces, podría tener la función de evitar la escalada de comportamientos agresivos, más allá de las recompensas neuronales de su implementación. Estos abrazos y ceremonias de saludos podrían asociarse a un aumento de la tolerancia social y una disminución de las inte-

racciones agresivas en el contexto de competencia por recursos limitados (Colmenares *et al.* 2000; Kuester & Paul 2000; Whitman & Maestriperi 2003; Kutsukake *et al.* 2006; Aureli *et al.* 2012). En este contexto los abrazos también pueden ser considerados como reconciliatorios, y por lo tanto como un com-

portamiento reparador de una relación que ha sufrido cierta inestabilidad (Kappeler & van Shaik 1992; de Waal & Aureli 1997; Cords & Aureli 2000) o bien, un comportamiento que constituye una señal honesta dando aviso de que el conflicto ha terminado (Silk 2000, 2002).

CONCLUSIONES

En nuestro sitio de estudio, los machos de *Alouatta caraya* de los grupos multimacho se involucraron en abrazos; y estos abrazos pueden tener múltiples funciones, entre ellas, la función de aliviar tensiones durante momentos de inestabilidad grupal, reforzar lazos sociales y evitar el aumento de agresiones entre machos. En aulladores, en particular, las confrontaciones directas son infrecuentes entre machos residentes, y la cohesión social se mantiene fundamentalmente a través del contacto visual, tolerancia social y comunicación vocal (Whitehead 1987). Si bien la evitación de peleas ha sido asociada a la necesidad de ahorro energético debido a su dieta con una importante proporción de hojas que se asocia a constreñimientos energéticos (Crockett & Eisenberg 1987; Milton 1980); es también posible que las interacciones afiliativas entre machos estén más relacionadas a reforzar lazos sociales y establecer lazos cooperativos en tiempo para obtener beneficios diversos tales como la defensa de hembras, formación de parejas de dispersión, encuentros entre grupos y mantenimiento de cohesión grupal, entre otros. Está claro, que para los aulladores el potencial de pelea es alto (por ej. tamaño de caninos, Kay *et al.* 1988), y se han reportado peleas entre machos asociadas a heridas y muerte (Crockett & Pope 1988; Kowalewski *et al.* 1995; DeGusta & Milton 1998; Cristóbal-Azkarate *et al.* 2004). Sin embargo, la mayoría de estos conflictos solo incluyen machos residentes *vs.* machos extra grupo. La existencia de estos eventos agresivos no excluye la posibilidad de que puedan ocurrir entre machos residentes. En este marco, se puede también interpretar la existencia de abrazos entre machos coresidentes en varias especies. Más allá de que otros Atelinos también presentan comportamientos afiliativos entre machos, algunos de los cuales son similares a los de los aulladores negros y dorados, los datos publicados para la mayoría de las especies son todavía escasos o no existen aún. El hecho de que el

comportamiento aparezca en forma similar en todas las especies de Atelinos, sugiere al menos, que los abrazos entre machos podrían haber estado presentes en un macho ancestral de todos los Atelinos. Por lo tanto, sugerimos a investigadores que consideren abrir líneas de trabajo en este sentido y desarrollar metodologías de estudio para cuantificar los costos y beneficios para los machos centrales y no centrales de participar en estos abrazos y la importancia de las negociaciones en las relaciones sociales que involucran el intercambio de servicios y recursos en primates.

AGRADECIMIENTOS

MK, MR y SG pertenecen al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Argentina. Agradecemos al Dr. Gabriel Zunino por su apoyo durante el trabajo de campo y discusiones sobre la biología de los aulladores. MK agradece a todos los asistentes de campo que participaron de sus viajes de campo, y en especial a: Silvana Peker, Romina Pavé, Vanina Fernández, Nelson Novo, Soledad Díaz, Laura Prodocimi, Manuela Chomnalez, Nancy López, Ezequiel Noriega, Lilian Ferre, Mariana Carro, Juan Emilio Sala, Diego Bombelli, y Raúl Sobrero. MK agradece a la Escuela Comunitaria Guacara-Isla del Cerrito por el apoyo logístico durante el trabajo de campo. También agradecemos a todo el personal de la Estación Biológica Corrientes, por sus aportes en la producción de este trabajo. Este trabajo estuvo financiado por The Graduate College-UIUC (MK), The Wenner Gren Foundation Grant #7034 (MK), The Leakey Foundation (MK), IdeaWild (MK) and American Society of Primatologists (MK) y CONICET. Este estudio posee los permisos de trabajo requeridos en la Argentina y en Estados Unidos (IACUC protocol 01071). MK agradece a Bruno K por brindarle abrazos diarios desde el primer día que se conocieron.

BIBLIOGRAFÍA

- Abondano LA & A Link (2012) The social behavior of brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in a fragmented forest in Colombia. *International Journal of Primatology* 33:769-783.
- Aureli F & CM Schaffner (2007) Aggression and conflict management at fusion in spider monkeys. *Biology Letters* 3:147-149.
- Aureli F, Cords M & CP Van Schaik (2002) Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. *Animal Behaviour* 64(3):325-343.
- Aureli F, Schaffner CM, Asensio N & D Lusseau (2012) What is a subgroup? How socioecological factors influence interindividual distance. *Behavioral Ecology* 23(6):1308-1315.
- Boinski S (1994) Affiliation patterns among male Costa Rican squirrel monkeys. *Behaviour* 130(3-4):191-209.
- Bonvicino CR (1989) Ecología e comportamento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) na mata Atlântica. *Revista Nordestina Biologica* 6:149-179.
- Bush G, Luu P & MI Posner (2000) Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends in cognitive sciences* 4(6):215-222.
- Campbell CJ (2006) Lethal intergroup aggression by adult male spider monkeys. *American Journal of Primatology* 68:1197-1201.
- Clarke MR (1990) Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatologica* 54(1-2):1-15.
- Clutton-Brock T & C Janson (2012) Primate socioecology at the crossroads: past, present, and future. *Evolutionary Anthropology* 21:136-150
- Colmenares F (1990) Greeting behaviour in male baboons, I: communication, reciprocity and symmetry. *Behaviour* 113(1):81-115.
- Colmenares F (1991) Greeting behaviour between male baboons: oestrous females, rivalry and negotiation. *Animal Behaviour* 41(1):49-60.
- Colmenares F, Hofer H & ML East (2000) Greeting ceremonies in baboons and hyenas. En: Aureli F & FBM de Waal (eds) *Natural conflict resolution*. University of California Press, Los Angeles, USA. Pp 94-96.
- Cords M & F Aureli (2000) Reconciliation and relationship qualities. En: Aureli F & FBM de Waal (eds) *Natural conflict resolution*. University of California Press, Los Angeles, EE. UU. Pp. 177-198.
- Cristóbal-Azkarate J, Dias PA & J Veà (2004) Causes of intraspecific aggression in the mantled howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*): evidence from injuries, demography, and habitat. *International Journal of Primatology* 25:939-953.
- Crockett CM (1998) Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* 19(3):549-578.
- Crockett CM & JF Eisenberg (1987) Howlers: Variations in Group Size and Demography. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wangham RW & TT Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University Chicago Press, USA. Pp. 54-68.
- Crockett CM & TR Pope (1988) Inferring patterns of aggression from red howler monkey injuries. *American Journal of Primatology* 14:1-21.
- de Waal FBM (2000) Primates - A natural heritage of conflict resolution. *Science* 289 (5479):586-590.
- de Waal FBM & F Aureli (1997) Conflict resolution and distress alleviation in monkeys and apes. En: Carter CS, Kirkpatrick B & I Lenderhendler (eds.) *The Integrative Neurobiology of the Affiliation*. *Annals of the New York Academy of Sciences*. New York, USA. Pp. 317-328.
- de Waal FBM & LM Luttrell (1988) Mechanisms of social reciprocity in three primate species: symmetrical relationship characteristics or cognition? *Ethology and Sociobiology* 9:101-118.
- de Waal FBM & R Ren (1988) Comparison of the reconciliation behavior of stump-tail and Rhesus macaques. *Ethology* 78:129-142.
- DeGusta D & K Milton (1998) Skeletal pathologies in a population of *Alouatta palliata*: behavioral, ecological, and evolutionary implications. *International Journal of Primatology* 19:615-650.
- Di Fiore A, Link A & CJ Campbell (2011) The atelines: behavior and socioecological diversity in a New World monkey radiation. En: Campbell CJ, Fuentes AF, MacKinnon KC, Bearder S & R Stumpf (eds.) *Primates in Perspective*. Oxford University Press, Oxford Pp. 155-188.
- Dias PAD, Rodríguez-Luna E & D Canales-Espinosa (2008) The greeting ceremony of mantled howlers (*Alouatta palliata*): functions of ritual behavior among males in a Neotropical primate. *American Journal of Primatology* 70:621-628.
- Dunbar RIM (2010) The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 34:260-268.
- Fedigan LM & MJ Baxter (1984) Sex differences and social organization in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates* 25:279-284.
- Feng X, Wang L, Yang S, Qin D, Wang J, Li C, Lonhbao L, Yuanyae MA & X Hu (2011) Maternal separation produces lasting changes in cortisol and behavior in rhesus monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(34):14312-14317.
- Furuichi T & H Ihobe (1994) Variation in male relationships in bonobos and chimpanzees. *Behaviour* 130(3-4):211-228.
- Glander KE (1975) *Habitat and Resource Utilization: An Ecological View of Social Organization in Mantled Howling Monkeys*. Ph.D. Thesis, University of Chicago, Chicago. 534 pp.
- Glander KE (1980) Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 53:25-36.
- González V, Zunino GE, Kowalewski M & SP Bravo (2002) Densidad de monos aulladores (*Alouatta caraya*) y composición y estructura de la selva de inundación en una isla del Río Paraná medio. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 4(1):7-12.

- Hinde RA (1976) Interactions, relationships and social structure. *Man* 11:1-17.
- Hinde RA (1983) Ethology and child development. En: Mussen PH & JJ Campos (eds.) *Handbook of Child Psychology. Vol. 2. Infancy and Developmental Psychology*. John Wiley and Sons. New York, USA. Pp. 27-93.
- Hohmann G & B Fruth (2002) Dynamics in social organization of bonobos (*Pan paniscus*). En: Boesch C, Hohmann G & LF Marchant (eds.) *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 138-150.
- Kappeler PM & CP van Schaik (1992) Methodological and evolutionary aspects of reconciliation among primates. *Ethology* 92:51-69.
- Kavanagh M & L Dresdale (1975) Observations on the woolly monkey (*Lagothrix lagothricha*) in northern Colombia. *Primates* 16(3):285-294.
- Kay RF, Johnson D & DJ Meldrum (1988) A new pitheciin primate from the middle Miocene of Argentina. *American Journal of Primatology* 45(4):317-336.
- Kinzey WG (1997) *New World Primates: Ecology, Evolution, and Behavior*. Aldine de Gruyter, New York, USA. 436 pp.
- Kowalewski MM (2007) Patterns of affiliation and co-operation in howler monkeys: an alternative model to explain social organization in non-human primates. Ph.D. dissertation. University of Illinois. Urbana, USA. 362 pp.
- Kowalewski MM & GE Zunino (2004) Birth seasonality in *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *International Journal of Primatology* 25:383-400.
- Kowalewski MM & PA Garber (2010) Mating promiscuity and reproductive tactics in female lack and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting an island on the Parana River, Argentina. *American Journal of Primatology* 72:734-748
- Kowalewski MM & PA Garber (2015) Solving the Collective Action Problem During Intergroup Encounters: The Case of Black and Gold Howler Monkeys (*Alouatta caraya*). En: Kowalewski M, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation*. Springer Press. New York, USA. Pp. 413-428.
- Kowalewski MM, Bravo SP & GE Zunino (1995) Aggressions Between Males of *Alouatta caraya* in Forest Patches from Northern Argentina. *Neotropical Primates* 3(4):179-181.
- Kuester J & A Paul (2000) The use of infants to buffer male aggression. En: Aureli F & FBM De Waal (eds.) *Natural Conflict Resolution*. University of California Press. Berkeley, USA. Pp 91-93.
- Kummer H, Goetz W & W Angst (1974) Triadic differentiation: an inhibitory process protecting pair bonds in baboons. *Behaviour* 49:62-87.
- Kutsukake N, Suetsugu N & T Hasegawa (2006) Pattern, distribution, and function of greeting behaviour among black-and-white colobus. *International Journal of Primatology* 27:1271-1291.
- Lee D (2008) Game theory and neural basis of social decision making. *Nature Neuroscience* 11(4):404-409.
- Matheson MD, Johnson JS & J Feuerstein (1996) Male reunion displays in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology* 40(2):183-8.
- Maynard Smith J & GR Price (1973) The logic of animal conflict. *Nature* 246:15-18.
- Mendes SL (1989) Estudo ecologico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na estação biologica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biologia* 6(2):71-104.
- Milton K (1980) *The Foraging Strategy of Howler Monkey: A Study in Primate Economics*. Columbia University Press. New York, USA. 165 pp.
- Moss CJ & J Poole (1983) Relationships and social structure in African elephants. En: Hinde RA (ed.) *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Blackwell Scientific. Oxford, UK. Pp. 315-325.
- Oklander L, Kowalewski MM & D Corach (2010) Genetic consequences of habitat fragmentation in black-and-gold howler (*Alouatta caraya*) populations from Northern Argentina. *International Journal of Primatology* 31:813-832.
- Osborne RW (1986) A behavioral budget of Puget Sound killer whales. En: Kirkevold BC & JS Lockard (eds.) *Behavioral ecology of killer whales*. Alan R. Liss. New York, USA. Pp. 211-249.
- Ostner J & O Schülke (2014) The evolution of social bonds in primate males. *Behaviour* 151:871-906
- Pavé R, Kowalewski M, Garber P, Zunino G, Fernández V & S Paker (2012) Infant mortality in black-and-gold howlers (*Alouatta caraya*) living in a flooded forest in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 33:937-957.
- Perry S (1998) A case report of a male rank reversal in a group of wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Primates* 39(1):51-70.
- Perry S, Baker M, Fedigan L, Gros-Louis J, Jack K, MacKinnon KC, Manson JH, Panger M, Pyle K & L Rose (2003) Social conventions in wild white-faced capuchin monkeys – evidence for traditions in a neotropical primate. *Current Anthropology* 44:241-268.
- Pope TR (2000a) Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48(4):253-267.
- Pope TR (2000b) The evolution of male philopatry in neotropical monkeys. En: Kappeler PM (ed.) *Primate Males: Causes and Consequence of Variation in Group Composition*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 219-235.
- Preuschoft S & CP van Schaik (2000) Dominance and communication. En: Aureli F & FBM deWaal (eds.) *Natural Conflict Resolution*. University of California Press. Berkeley, USA. Pp. 77-105.
- Ramírez M (1988) The woolly monkeys, genus *Lagothrix*. En: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho AF & GAB da Fonseca (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Volume 2*. WWF. Washington, D.C., USA. Pp. 539-575.
- Rilling JK, Gutman DA, Zeh TR, Pagnoni G, Berns GS & CD Kilts (2002) Neural basis for social cooperation. *Neuron* 35(2):395-405.

- Rilling JK (2011) The neurobiology of cooperation and altruism. En: Sussman RW & CR Cloninger (eds.) *Origins of Altruism and Cooperation, Developments in Primatology-Progress and Prospects*. Springer. Berlin, Germany. Pp. 295-306.
- Rumiz DI (1990) *Alouatta caraya*: Population density and demography in Northern Argentina. *American Journal of Primatology* 21:279-294.
- Schaffner CM & F Aureli (2005) Embraces and grooming in captive spider monkeys. *International Journal of Primatology* 26:1093-1105.
- Schultz W (1998) Predictive reward signal of dopamine neurons. *Journal of Neurophysiology* 80(1):1-27.
- Sekulic R (1982) Daily and seasonal patterns of roaring and spacing in four red howler (*Alouatta seniculus*) troops. *Folia Primatologica* 39:22-48.
- Seyfarth RM & DL Cheney (2012) The evolutionary origin of friendship. *Annual Review of Psychology* 63:153-177.
- Silk JB (2000) The function of peaceful post-conflict interactions: an alternate view. En: Aureli F & FBM de Waal (eds.) *Natural Conflict Resolution*. University of California Press. Berkeley, CA, USA. Pp. 179-181.
- Silk JB (2002) The form and function of reconciliation in primates. *Annual Review of Anthropology* 31:21-44.
- Slater KY, Schaffner CM & F Aureli (2007) Embraces for infant handling in spider monkey: evidence for a biological market? *Animal Behavior* 74:455-461.
- Slater KY, Schaffner CM & F Aureli (2009) Sex differences in the social behaviour of wild spider monkeys. *American Journal of Primatology* 71: 21-29.
- Smuts BB (1985) *Sex and Friendship in Baboons*. Aldine. New York, USA. 303 pp.
- Smuts BB & JM Watanabe (1990) Social relationships and ritualized greetings in adult male baboons (*Papio cynocephalus anubis*). *International Journal of Primatology* 11:147-172.
- Sterck EHM, Watts DP & CP van Schaik (1997) The evolution of female social relations in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41:291-309.
- Strier KB (1994a) Myth of the typical primate. *Yearbook of Physical Anthropology* 37:233-271.
- Strier KB (1994b) Brotherhoods among atelins. *Behaviour* 130:151-167.
- Strier KB, Dib L & JE Figueira (2002) Social dynamics of male muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *Behaviour* 139:315-342.
- Suay Lerma F, Martí Vilar M & S López Tarín (2015) Bases hormonales de la conducta prosocial: una revisión de la literatura. *Anuario de Psicología de la Societat Valenciana de Psicologia* 16(1):189-210.
- Sussman RW & PA Garber (2004) Rethinking sociality: Cooperation and aggression among primates. En: Sussman RW & AR Chapman (eds.) *The Origins and Nature of Sociality*. Aldine de Gruyter. Hawthorne, NY, USA. Pp. 161-190.
- Sussman RW & PA Garber (2011) Cooperation, collective action, and competition in primate social interactions. En: Campbell CJ, Fuentes A, Mackinnon KC, Bearder SK & RSM Stumpf (eds.) *Primates in Perspective: 2nd Edition*. Oxford University Press, New York, USA. Pp. 587-599.
- Sussman RW, Garber PA & JM Cheverud (2005) Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology* 128:84-97.
- Trumble BC, Jaeggi AV & M Gurven (2015) Evolving the neuroendocrine physiology of human and primate cooperation and collective action. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 370 (1683):20150014.
- 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.
- van Hooff J (2000) Relationships among non-human primate males: a deductive framework. En: Kappeler PM (ed.) *Primate Males*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 183-191.
- van Schaik CP (1996) Social evolution in primates: the role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings of the British Academy* 88:9-31.
- van Schaik CP, Pandit SA & ER Vogel (2006) Toward a general model for male-male coalitions in primate groups. En: Kappeler PM & CP van Schaik (eds.) *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Springer Press. Heidelberg, Germany. Pp. 151-171.
- Wang E & K Milton (2003) Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panamá. *International Journal of Primatology* 24:1227-1244.
- Whitehead JM (1987) Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Animal Behavior* 35:1615-1627.
- Whitham JC & D Maestriperi D (2003) Primate rituals: The function of greetings between male Guinea Baboons. *Ethology* 109:847-859.
- Wittig RM & C Boesch (2005) How to repair relationships – Reconciliation in Wild Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Ethology* 111:736-763.
- Young OP (1983) An example of “apparent” dominance–submission behavior between adult male howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Primates* 24:283-287.
- Zahavi A (1980) Ritualization and the evolution of movement signals. *Behaviour* 72:77-80.
- Zucker EL & M Clarke (1986) Male-male interactions in a group of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology* 10(4):443.

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

Jean Baulu

Barbados Primate Research Center and Wildlife Reserve, Farley Hill, St. Peter, Barbados.

j.baulu@gmail.com

Abstract

The Barbados Primate Research Center and Wildlife Reserve (BPRC & WR) conducts an ongoing Monkey Crop Damage Control Program, on the island of Barbados since 1980. This organization introduced humane trapping on the island nation and developed a captive breeding facility to provide specific-pathogen-free (SPF) African Green Monkeys (*Chlorocebus sabaesus*, formerly *Cercopithecus aethiops sabaesus*), for biomedical needs, including poliomyelitis vaccine testing, while helping maintain the wild population at approximately 14,000 individuals. The experiences in program establishment, despite problems such as animal activism, can be modeled in countries with similar problems. The creation of a wildlife reserve and the restoration of the Grenade Hall Signal Station, significantly contributed to the local education, as well as the eco and heritage tourism sectors with the breeding of endangered and threatened animal species of the Caribbean. It has also offered job opportunities and increased food production (Baulu 1981). The 35-year conservation success story of the BPRC & WR involves cooperative effort with local farmers and government to protect Barbados' fragile economy and preserve its wild primate population.

Resumen

Centro de Investigación de Primates de Barbados y Reserva de Vida Silvestre. Treinta y cinco años del programa de control de daños en cultivos atribuidos a monos

El Centro de Investigación de Primates de Barbados y Reserva de Vida Silvestre (BPRC & WR, por sus siglas en inglés) lleva a cabo un Programa de control de daños en cultivos causado por monos, en la isla de Barbados desde 1980. Esta organización introdujo trampas humanas en la isla-nación y desarrolló una instalación para la cría en cautiverio, con el fin de proveer monos verdes africanos (*Chlorocebus sabaesus*, anteriormente *Cercopithecus aethiops sabaesus*) libres de patógenos específicos (SPF), para requerimientos biomédicos, incluyendo pruebas de vacunas de poliomiélitis,

Key words

Barbados Primate Research Center & Wildlife Reserve, *Chlorocebus sabaesus*, Monkey Crop Damage Control Program, Poliomyelitis

Palabras clave

Centro de Investigación de Primates de Barbados y Reserva de Vida Silvestre, *Chlorocebus sabaesus*, Programa de control de daños en cultivos causado por monos, poliomiélitis.

al tiempo que ayuda a mantener la población silvestre en 14.000 individuos aproximadamente. Las experiencias en el establecimiento del programa, a pesar de las dificultades como el activismo animal, pueden servir de modelo en países con problemas similares. La creación de una reserva de vida silvestre y la restauración de la *Grenade Hall Signal Station* contribuyeron significativamente a la educación local, así como a los sectores ecoturismo y turismo patrimonial, a través de la cría de especies animales amenazadas y en peligro de extinción del Caribe. Además, ha ofrecido oportunidades de trabajo e incrementado la producción de alimentos (Baulu 1981). Los 35 años de exitosa historia de conservación del BPRC & WR implica esfuerzos de cooperación con los agricultores locales y el gobierno para proteger la frágil economía de Barbados y preservar su población de primates silvestres.

BACKGROUND ON THE INTRODUCTION OF GREEN MONKEYS TO THE ISLAND OF BARBADOS

Prior to European settlement, the small 425 km² coral island of Barbados in the southern part (Lesser Antilles) of the Caribbean was inhabited by Arawak Indians and possibly the Caribs, although neither Amerindian tribe was present when the British landed in Barbados in 1627. The geography of the island favored sugar cane cultivation and soon, the colony needed help for the thriving sugar export industry to Britain. With no native workforce present, help came in the form of slaves from West Africa. Around 1640 along with slaves, primarily from the Senegambia region of West Africa, green monkeys (*Chlorocebus sabaues*) were introduced to the island (Dunn 1973; Denham 1981). Slave traders may have allowed, or encouraged, the enslaved people to bring along their pet monkeys on the boats, for their diversion during the long journey to the New World. Upon arrival in Barbados, traders would have bartered or gifted the primates to the colonial sugar cane growers as exotic pets, given that the wildlife on the island was limited to bats, birds and a few reptiles. Over the following 50 years, thousands of ships docked on the island carrying slaves and African greens. However, they did not make good pets and many owners released them into the wild when they attacked or bit a household member. Schomburgk (1847) surmised that it could have been possible some New World monkeys were present in the island when the settlers arrived, but African greens dis-

placed them. The introduction of monkeys into the wild stopped by 1679, when they became so numerous and such serious agricultural pests that the government passed legislation and placed a bounty of 5 shillings on each animal whose head was delivered to a parish church warden (Labatt 1722), a legislation which was repealed in 1853.

Over the next hundred years, the primate population likely stabilized with the animals living predominantly inside the island's gullies found mostly in 4 of the 11 parishes of the island with limited human population, located in the northeastern part. The gullies continued to be used for cutting firewood and as marginal lands for growing produce and fruit trees. In the early 1950s, with the advent of kerosene and a reduced need for firewood, the abandoned gullies soon became reforested. This offered a protected environment where the animals flourished, as food was never a limiting factor with the nearby availability of food crops and sugar cane. With these ideal conditions, the monkey population increased dramatically with the consequent intense crop damage, forcing the government to reinstate the bounty system, in 1975. The bounty was set at \$2.50 USD per primates killed, with presentation of its tail to authorities. By 2015, the government bounty increased to \$7.50 USD per tail, as compared to \$25 USD for the humane capture of animals, with the help of the BPRC.

MISSION OBJECTIVES

This chapter's goal is to review the history of the Barbados Monkey Crop Damage Control Program (MCDCP), the Barbados Wildlife Reserve (BWR) and the Barbados Primate Research Center (BPRC). The

green monkey of Barbados, *Chlorocebus sabaesus*, is interchangeably called African green monkey (AGM), vervet or non-human primate (NHP) in the text.

MONKEY CROP DAMAGE CONTROL IN BARBADOS (CARDI 1982)

The extent of the monkey agricultural pest problem was revealed to this author in the first visit to Barbados, in 1977. Discovery (and success) of attempts by government and farmers to control or eliminate the primates were examined. Attempted measures included: "scarecrows", wind-driven decoys, sticking dead monkeys on poles, foul-smelling substances, poisoning of fruits or vegetables, producing loud sounds at irregular intervals (usually gunshots), electrical and 3 m tall galvanized sheet metal fences, dogs, and ultimately the shooting of monkeys by farmers, hunters and even the Barbados Defense Force, when these animals raided crops. In addition to the government bounty, many plantation owners also paid hunters for every primate shot. None of these methods had long-standing success in stopping either crop-raiding by the island's green monkeys or their population growth.

Obviously, a detailed study was needed on AGM crop-raiding activities, as well as their population in Barbados. Was there population growth and at what rate? What control method(s) and reward/monitoring system were best suited? The local government had no money in their budget for this kind of research and so the Caribbean Development Bank (CDB), a regional funding agency was approached. Through this agency, the Caribbean Agricultural Research and Development Institute (CARDI) granted \$50,000 USD to the author, for a one-year preliminary study (1979-1980) and report.

One hundred ten farms (10 farms from each parish) experiencing problems with monkeys were

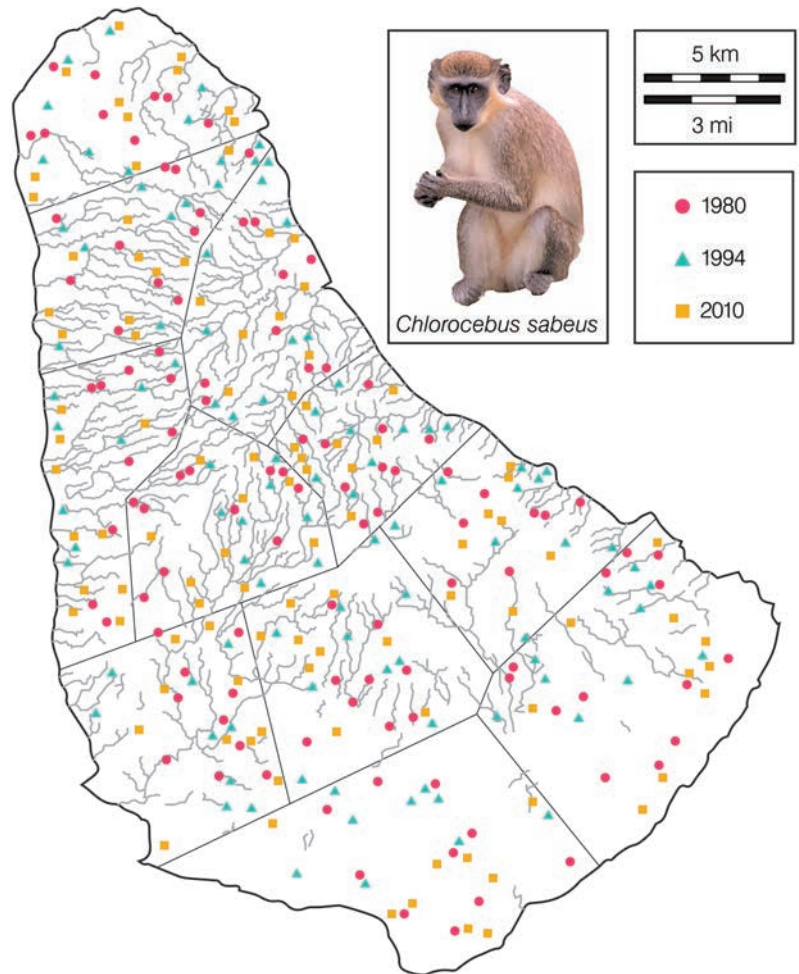


Figure 1. Location of gullies and farms surveyed in Barbados in 1980, 1994 and 2010.

chosen for the year-long survey. A questionnaire comprising of over 120 questions was prepared. This determined the crops grown by Barbadian farmers, the extent of specific crop damage by monkeys, the numbers, location and times farmers observed them. Identical surveys were conducted in 1994 and 2010 at different farms (Figure 1).

Concomitantly, various foods were distributed around the island to confirm the reports of the farmers about primate presence and to determine the best suited food item(s) for baiting traps. Different humane capturing methods were attempted while evaluating the extent of farmer cooperation in the trapping process. Perhaps the most challenging aspect was finding a suitable market for the captured AGMs. The species was the most numerous of all nonhuman primates in Africa and had traditionally been exported to the United States and Europe by thousands every year for a variety of purposes (U.S. importers 1979-1981, personal communication). The main findings of the study (CARDI 1982) are as follows:

Population estimate

On average, groups comprised of 13.3 individuals, a number consistent with studies on this species in Africa at the time (Hall & Gartlan 1965; Struhsaker 1967; Gartlan & Brain 1968). Farmers observed an average of 10 monkeys per 50 m² with up to 27 individuals in trees and 13 on the ground, usually during early mornings and late afternoons. Primate presence and numbers in the groups were confirmed at 46 sites by provisioning them with corn, bananas, etc. The mean estimate of the AGM population on the island as of 1980, which was extrapolated from the corrected estimates of the 110 surveyed respondents, was approximately 13,800.

Crop damage

Significant variations among farms and parishes were observed from the crop damage data. Over 40 fruits and vegetables were grown on the island. For instance, 44 respondents grew cucumbers (one of the monkeys' favorite foods) and experienced an average crop loss of 22%. In 1979, 2,100 tons of cucumbers were produced on the island, as reported by the Ministry of Agriculture, with a retail value of \$0.75 USD per lb., making AGMs directly responsible for \$0.7 million USD losses. Similarly, 34 respondents reported an average of 13% in losses of carrots due these animals. Of the 2,140 tons of carrots grown in 1979 according to the Ministry of Agriculture's report (retailing at \$2.25 USD per lb.), an estimated loss of \$1.5 million USD was due to NHP damage. The following crop losses were also reported: corn 18%, sweet potatoes 11%, bananas 19%, mangos 39%, papayas 38%, guavas

36% and avocados 9%. On average, the estimated damage was 13.5% of all crops in 1980.

Sugar cane, the major crop of Barbados, was grown by 72 of the respondents. They reported 4% losses due to monkeys with additional losses caused by rats, birds, and insects. Interestingly, the approximately 9,000 small farmers in Barbados growing food and sugar cane on less than 4.0 ha of land reported the same 4% losses as the larger farms. These small farmers contributed 15% of the sugar cane output of the island. The 1980 revenue from sugar cane, its principal export, was about \$55 million USD, so an extrapolated estimated loss to the economy, was about \$2.3 million USD (worth over \$7.0 million USD in 2015 dollars) exclusively due to sugar cane crop damage.

Humane trapping techniques

Humane trapping techniques were developed to control the primate population, helping farmers increase food production by reducing loss due to monkey crop damage. At this time, the killing of primates was often inhumane and wasteful. The proposed solution was to humanely capture them alive, for use in biomedical and educational purposes. However, in order to be successful this method had to get the collective approval of the farmers. The majority of farmers surveyed (85%) said they would be happy with concerted efforts to control the AGMs and expressed willingness to bait cages and trap individuals on their land, for as long as 3-4 weeks to capture them humanely, especially with monetary compensation for their efforts.

Trapping monkeys in Barbados to collect the \$2.50 USD government bounty, traditionally consisted of shooting them or building a "downfall" trap, a square frame (much like the shape of a drawer) about 90 cm x 60 cm x 45 cm, made out of wood scraps. The "downfall" rested at a 45-degree angle on a peg with bait attached. When a monkey entered and pulled the bait, the "downfall" would trap the animal capturing it alive under the "downfall" which was too heavy to lift and escape. However, the capture and killing of the animal for its tail scared other AGMs away and was ineffective as it usually took a long time before any others could be lured with this technique. Two new capture systems were developed:

1. *Multiple-cage trapping.* After many trials, the multiple-cage trap was developed as an alternative to the

“downfall” trap and put into use. A farmer was given up to a dozen cages- made of wood, covered with 5 cm wire mesh, measuring 90 cm x 60 cm x 60 cm. These cages were placed in areas where monkeys felt secure, such as next to a gully in the shade of trees. Cages were placed within 5-10 m of each other and baited with local fruit, which were at times purchased from the affected farmers. Cages had an open trap door, which was locked during the baiting period so AGMs could feed freely. Cages were baited daily, at the same time and by the same person. When all bait was consistently eaten in all cages for 2 weeks or more, 3 or 4 of the cages were baited as usual but triggered. The baiter then called the author immediately upon capture, so the primates could be chemically restrained with ketamine hydrochloride (~10 mg/kg body weight) using a pole syringe. Once sedated, monkeys were quickly removed and delivered, via a transport cage, to the BPRC where sex, age category, weight and location of capture for each individual were recorded. Blood samples were taken and each individual received a unique identification number by means of a tattoo and/or ear tag. All cages were re-baited and left un-triggered for several more days, until the remaining animals became re-habituated to being provisioned daily. Several days later the process was repeated by triggering random cages on non-specific days to capture the specimens. Different payment methods were made to farmers (baiters) and, after some trial and error, they were paid a minimum of \$25 USD per unharmed live monkey captured. Later, baiters were trained and allowed to capture and sedate them, with what became known as a “sleep stick” to remove them safely to a “holding” cage near their home before conveyance to the BPRC.

2. Shooting net.

a) Original set-up: An area in an open field (30 m x 30 m) was selected for the baiter to spread food daily at the same time. It could take several days before the wild monkeys would be sufficiently attracted to the bait to leave the safety of the gully. However, once this happened, the baiter would reduce both the baited area (e.g., 15 m x 15 m) as well as the size of the bait (e.g., cucumbers cut into smaller and smaller pieces). These small pieces of bait were placed in discrete piles to encourage several AGMs to forage close together, rather than stuff the food into their

cheek pouches and flee. After some weeks, the primates would overcome their fear with several troop members feeding simultaneously, especially when seeds, such as sunflower seeds, were used as bait. When this was achieved, a 30 m x 30 m folded net (3 cm mesh size) propelled by cannons, was placed adjacent to the feeding area. The net was tied down at the base and four rocket-type cannons charged with solid propellant class C explosives were attached to the other side of the net. The cannons were connected in series, using a size 12 or 14 rubber-coated wire, to a standard blasting machine or a 12-volt storage battery hidden in a blind, at a distance where the baiter would have a good vantage point without being seen by the monkeys either in the gullies or feeding at the bait site. After baiting, early in the morning, the baiter would hide in the blind before the animals came to eat. When 6 to 12 AGMs were seen feeding simultaneously, the rockets were fired unfolding the net, which fell over them. They were quickly sedated with pre-filled syringes of ketamine hydrochloride, before they could escape from under the net. The sedated animals were brought to the BPRC for processing, with monkeys from the same troop usually paired or group housed, rather than individually caged.

b) Purse set-up: This improved method consisted of having the 30 m x 30 m net laid-out on the ground, placing bait over the net daily as described in the previous method, so the AGMs instead fed on top of the net. This method differed in that only two rockets were attached to the net. A rope, passing through the loops, encircled the net completely and when the rope was drawn, the net closed like a purse. Two ropes were used when firing the net: a short 3' one attached to both the net and a rocket, and aimed vertically to pull the net high in the air when fired. The second 10' long rope was attached to both the rope that encircled the net and to a rocket aimed downwind so, when ignited simultaneously with the other rocket, this rope drew the encircling rope closed, while the net was several feet in the air. The feeding monkeys were captured in a purse-like fashion and then sedated. This method eventually became the standard technique for capturing the AGMs, as they could not escape the net. In the early years of the program, it was decided to capture a limited number of specimens to determine what, if any, effect it would have on crop

predation and/or the primate population. Over 12 months, 293 monkeys were captured using the multiple-cage trap system and 70 using the purse net, across the island. On average, 7 AGMs were captured per site with use of either method. As the shooting nets involved explosive use, this system was used only with close supervision by the BPRC. Generally, farmers were very cooperative in this joint trapping effort,

mostly following the baiting schedule guidelines and helping to sedate and handle captured animals, in a humane fashion. Farmers also realized that i) trapping significant numbers of pest monkeys could take several months, ii) another group eventually replaced the captured group, and iii) working with the BPRC was essential to help them via the provision of trapping materials and monetary compensation.

MARKET FOR WILD-TRAPPED MONKEYS

Humane trapping, holding and shipping facilities were necessary prerequisites for creation of a viable market for Barbadian primates. *C. sabaesus* was not, at the time, the first or even the ideal NHP choice for most biomedical purposes. Preferred species were macaques from Asia (especially rhesus monkeys), baboons from Africa, and squirrel monkeys and marmosets from South America (CARDI 1982). Nonetheless, between 1980 and 1981, the BPRC & WR shipped 325 AGMs at \$140 USD each, but further market analysis demonstrated a break-even cost of \$187 USD. Lessons were learned in these years, including the successful shipping of these animals. Green monkeys are very nervous by nature. They needed to be conditioned to single or paired cages dependent on age and adapted to a laboratory diet, etc., before being shipped in International Air Transport Association (IATA) approved transport cages. To ship these animals from Barbados, the author travelled to Geneva, Switzerland, to meet with Convention on International Trade in Endangered Species (CITES) management to obtain permission as the species was listed on CITES Appendix II. This step ensured future traceability and transparency, despite Barbados not yet being a member of CITES. Of the 325 AGMs

shipped in 10 different airliners between 1980 and 1981, only 5 were lost (1.5%). Available data (1979) for green monkeys shipped from Africa to the same United States importer indicated that 9 times (~ 13.5%) as many animals died in transit with an additional 17% of those surviving shipment dying within 3 months of arrival. This successful Barbados experiment, including farmers in a self-help trapping program, gave this project worldwide recognition and in 1980, the author was invited by the World Health Organization (WHO) and the Pan American Health Organization (PAHO) to attend an international meeting entitled “The Management and Production of Primates in their Indigenous Countries”.

The report, required by the initial grant, recommended a centralized monkey crop damage control organization be formed to oversee island-wide trapping and coordinate animal sale and shipping for biomedical uses. In this way, the needs of farmers, researchers, environmentalists, tourists, and the general public could be better managed (CARDI 1982). The author considered the Barbados government was not prepared to undertake such a venture and, embracing the idea and challenges of developing such an organization, made plans with his family to immigrate to the island and establish the BPRC & WR.

THE BARBADOS “VERVET” MONKEY (*Cercopithecus aethiops sabaesus*): CHANGES IN POPULATION SIZE AND CROP DAMAGE, 1980-1994 (BOULTON ET AL. 1996)

The 1980 survey was repeated in 1994 with different farms being chosen, due to cease in operations of many of the original farms. These surveyed farms comprised 20% of the land area, as compared to 23.5% in the 1980 study. Crop damage, sizes and number of groups were again compiled with the objectives of 1) in-

vestigating population changes and the implication for sustainable capture rates of green monkeys, 2) investigating changes in crop damage between 1980 and 1994, and 3) discussing future management options for green monkeys in Barbados. The main findings of this study are summarized below.

Primate Abundance

Early in the 1994 survey, as in 1980, each farmer was asked the maximum number of monkeys seen at one time in any one area on their land, as well as the total number of different groups of primates on their farm (Estimate 1). Later the farmers were also asked to estimate the total number of monkeys on their land (Estimate 2).

The farmers' estimates of group sizes and numbers were validated by the checking of sites, by A. M. Boulton (1994), identified as frequently visited by NHPs, on at least 6 occasions on a random selection of 25 of the 110 farms. She visited all sites within a 1-hr period in either the morning or evening on at least 6 occasions during a week to verify the estimates. It became clear the farmers over-estimated primate abundance (Estimate 2) based on earlier answers about group sizes and numbers (Estimate 1). While group size estimated by farmers (mean 16.3) did not differ significantly from independent observation (mean 14.1), the estimated number of groups (2.6) was higher than the observed (1.8). However, the calculated number of monkeys (595), from the farmers' estimates of number of groups and group sizes, did not differ significantly from the independent calculations (519). Estimate 1 was thus considered a more reliable estimate of population size. Extrapolation and comparison with the same data from 1980, revised the total primate population to 14,223 in 1980 compared to an earlier estimate of 13,800 (CARDI 1982) and 14,792 in 1994. Thus, despite the removal of about 8,000 wild monkeys by the BPRC & WR and an additional 2,000 animals killed by shooting under the government bounty system between 1980 and 1994, there was insignificant change to the wild population for this 14-year period (Boulton *et al.* 1996). Without these controls we estimate the Barbadian AGM population size could have potentially increased to 25,000 animals.

Crop Damage

The reported crop damage for the 30 crops in 1994 significantly correlated with the 1980 report, indicating that the pattern of monkey crop preference had remained the same over the 14-year period. Higher crop damage was reported in 1994 (mean 17.5%) compared to 1980 (13.5%) (Boulton *et al.* 1996). Total cultivated

plantation hectares decreased from 19,843 to 10,941 between 1980 and 1994 (Agricultural Planning Unit 1994). This reported increase in crop damage may be the primary result of a decrease in the amounts of crops available, rather than from increased primate population size. At fixed population sizes, if less food was available, a higher percentage would be damaged (Boulton *et al.* 1996).

Management Options

The study of Bolton *et al.* (1996) suggested the AGM population in Barbados was consistent between 1980 and 1994. Horrocks & Baulu (1988), using "catch per trap" as an index of abundance, also concluded that at least for the first seven years of the monkey control program, when small numbers were trapped, the abundance was unchanged. Removal of at least 10,000 primates over 15 years (mean 670 per year) apparently helped to control the population size (Boulton *et al.* 1996). A population of 14,000 individuals likely contains 3,700 breeding females. Horrocks (1986) and Vermeer (1993) suggested a high infant mortality rate due to the population size stability. Additionally, loss of alpha males would result in frequent troop takeovers, and higher infanticide rates (Horrocks & Baulu 1988; Horrocks & Hunte 1993). Additionally, Horrocks (1984) suggested the increase in woodland cover, from 2% of the island in 1964 to 4% in 1994, may lead to increased population size (Boulton *et al.* 1996). Furthermore, the study of Bolton *et al.* found that the Monkey Crop Damage Control Program (MCDCP) was needed in Barbados in areas where crop damage was greatest. It was also suggested farmers grow proportionately more of the crops least preferred by AGMs (Horrocks & Baulu 1988) or by creating buffer zones of crops less preferred by monkeys, around food items that were more preferred (Boulton *et al.* 1996) to reduce losses.

Most farmers (99%) agreed with the practice of trapping NHPs for vaccine production and testing. Fifty-five percent of them suggested trapping rates should be increased or alternative methods of population control, such as contraception, should be used. Only 12% of farmers felt that monkeys should be eliminated from the island and most farmers (84%) either wanted to see them protected in specific areas and eliminated from farmland only.

THE BARBADOS “VERVET” MONKEY (*Chlorocebus sabaues*): CHANGES IN POPULATION SIZE AND CROP DAMAGE, 1994-2010 (BAULU & SUTTON 2011)

This third study, conducted by the BPRC & WR in 2010, repeated the two previous questionnaire surveys of 1980 (CARDI 1982) and 1994 (Boulton *et al.* 1996) and assessed changes in damage, population estimates and the effects of climate on birthing patterns. Finally, since the primary purpose of this study was to report on the MCDCP to the government of Barbados, several recommendations were made for future MCDCP management and regulations concerning the owning of pet monkeys and the feeding of wild AGMs by tourists.

Crop Damage

Again, 10 farms from each of the 11 parishes of the island were randomly selected from the list of the Barbados Agricultural Society’s membership and surveyed between April and August 2010 as described above (CARDI 1982; Boulton *et al.* 1996). Cultivated lands in Barbados had steadily decreased from 20,638 ha in 1966 to 6,070 ha in 2010 (Agricultural Planning Unit 1980, 1994, 2010). Of the 110 farms surveyed in 2010, the 95% (104) were <6 ha, while only 6 farms (5%) were >120 ha. However, 26 respondents maintained farms with a total area of >8 ha, the minimum reliable estimated home range size for a small group of AGMs in Barbados (Richardson 1988). Data was analyzed via the Wilcoxon-paired sign test, Spearman’s rank correlation nonparametric tests and Pearson’s correlation analyses.

Monkey crop damage was investigated as per Boulton *et al.* (1996) and CARDI (1982) for 30 different crops. The degree of crop damage, by crop type reported in 2010 significantly correlated with reports of 1994 and 1980, meaning the pattern of NHP preference had remained the same (Figure 2). There was an insignificant increase in crop damage from 1980 to 1994 and 1994 to 2010. Nevertheless, crop damage in 2010 (mean 20%) was significantly greater than in 1980 (mean 13.5%), with significant damage reported by farmers in all parishes. The most seriously-affected crops were corn

(54%), papayas (48%), mangos (38%), melons (33%), avocados (30%), carrots (28%) and cucumbers (23%), with these 7 crops, grown on a total of 114 ha (10% of surveyed cultivated land) averaging 36% damage due to monkeys. The most extensively-cultivated crops were sugar cane, sweet potatoes and yams which were grown on 731 ha (66%) of the total land cultivated in our survey, but suffered 9%, 15% and 11% monkey crop damage respectively, with a mean of 12%. This pattern of damage reflected both the preference of primates for the nutritional benefits of specific crops and the difficulty of harvesting (raiding) below ground crops as compared to

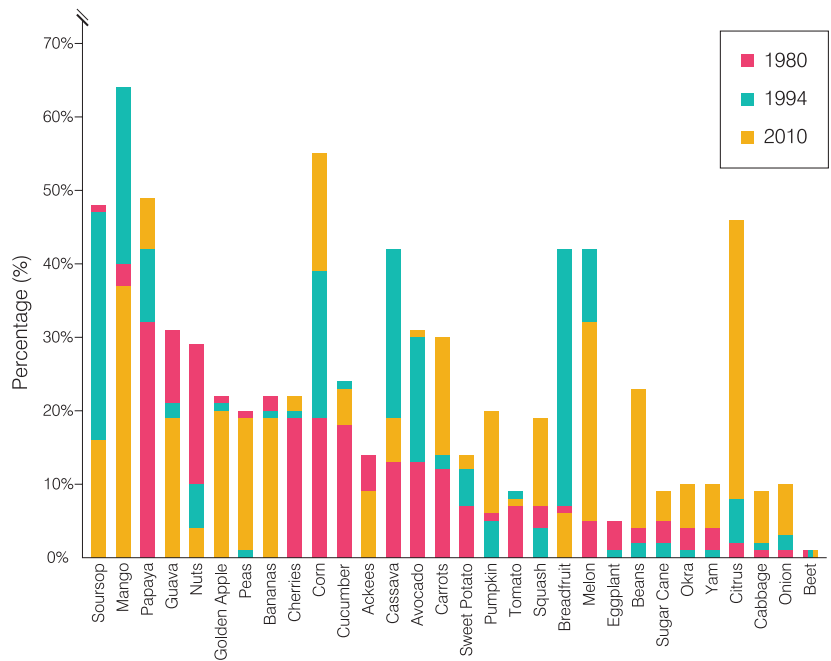


Figure 2. Mean percent monkey damage to 30 crops in Barbados in 1980, 1994, and 2010.

above ground crops and fruit trees. Farmers reported on average a yearly monetary loss of as low as \$800 USD in one parish (St. George) and as high as \$6,500 USD in another (St. Lucy). The average loss per farmer, across the 11 parishes was \$2,600 USD (Baulu & Sutton 2011).

Monkey Abundance

As expected, most monkey sightings were reported in cultivated areas (rather than in gullies, pastures or

light woodland areas) with an average count of 20 individuals. An average of 1.86 groups was reported on farmland. Primates could be approached, to within 30 m and observed for approximately 10 min any time of the day, but predominantly in the mornings and late afternoons, as in the past. Thirty-one percent of farmers observed more than one group at a time with a maximum number of 13 AGMs clustered. Seventy-six percent of farmers reported increased crop damage in the dry season (December to April) and 89% reported seeing more monkeys than 15 years earlier. Forty percent of respondents reported less woodland areas on their land than 15 years before, while 43% reported no change, suggesting that refuge habitat adjacent to farms was either the same or less in 2010 than in former years (Baulu & Sutton 2011).

To compare the 2010, 1980 and 1994 surveys, the same methods were used (CARDI 1982; Boulton *et al.* 1996) and applied to data from farms > 8 ha (1980, n=62; 1994, n=56; 2010, n=26). Primate densities and abundances were determined by Estimates 1 and 2, but in this study, a third estimate was calculated by multiplying the average number of group sizes from respondents by the number of groups and by the number of > 8 ha farms surveyed (n=26). The estimates of densities and total numbers calculated in 2010 on 26 farms > 8 ha were: for Estimate 1 a density of 0.97 individuals per ha, with a total population estimate of 2,337 monkeys; for Estimate 2 a density 0.66 individuals per ha, with a total population estimate of 1,579; and for Estimate 3 a density 0.69 individuals per ha and a total population estimate of 1,638. These were all larger than the 0.33 monkeys per ha estimated in 1980 and the 0.35 per ha estimated in 1994. The Barbadian landscape dramatically changed between 1980 and 2010, with farmers cultivating smaller land areas and plantation lands disappearing over the previous 15 years. Cane cultivation also decreased remarkably, leaving arable land fallow. Formerly-cultivated land and other large areas were converted to housing and recreational areas such as golf courses (Baulu & Sutton 2011) as referred to by Bunce (2008) as the “leisuring” of the rural landscape in Barbados.

The mean size of farms surveyed in 2010 was 39 ha, compared to 152 ha in 1994 and 163 ha in 1980, indicating the shift from plantation-scale agriculture in Barbados over 3 decades. NHPs had to change their foraging habits, in order to adapt to the small farm crops explaining why farmers saw more monkeys and suffered more crop damage, even though between 1994 and 2010 an approximate of more than 20,000 specimens were removed from the environment, twice the 10,000 monkeys removed between 1980 and 1994. There was no indication of population increase by 2010 despite claims of more primates seen and increased crop damage. J. A. Horrocks (2010, personal communication) has suggested smaller cultivated areas have inevitably smaller edge to area ratios. If monkeys typically move away from cover for a specific distance (e.g., 100 m) to escape predators, even if the number of groups had remained the same or decreased, it is likely that more animals are

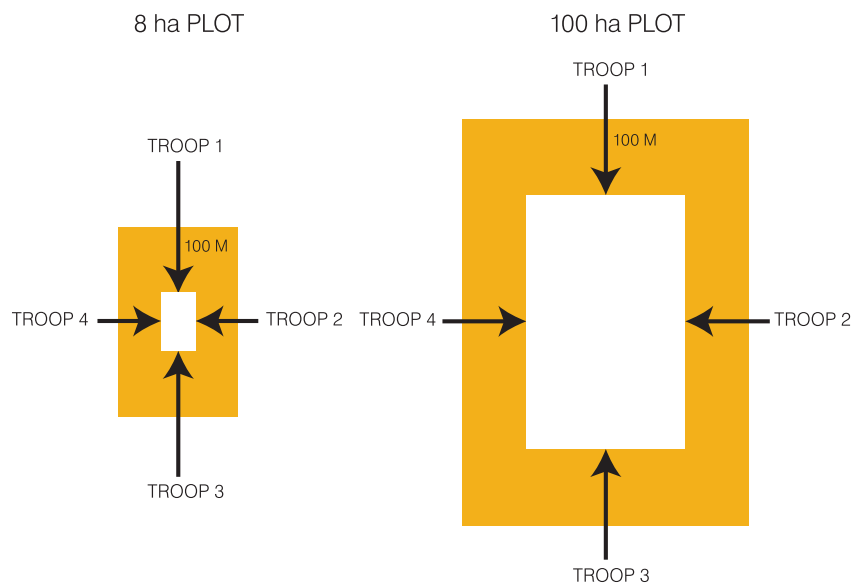


Figure 3. Comparison of smaller Barbadian plots (8 ha in 2010) vs. larger plots (100 ha in 1980 and 1994) and perceived population numbers.

seen on smaller plots as groups are more probable to overlap on smaller plots. Farmers may then overestimate the numbers of groups seen, because they are actually seeing more members of the group or more than one group. Horrocks further explained that this is why the farmers observed on average 20 monkeys, while the average group size is 13.3 and also why they experience a higher percentage of crop damage as a higher percentage of their land was within the “safe” zone (Baulu & Sutton 2011) (Figure 3).

With the change in location of preferred foods, from plantations to small farms, the AGMs now have to travel farther and change their travel routes seasonally to survive. These changes in foraging behavior likely increased their visibility. Also, heavy sustained trapping and shooting is socially disruptive (Rawlins 2011, personal communication) and the population could respond to what is called a “shadow of fear” (Butler 2010, personal communication) similar to a herd of deer changing terri-

tory to avoid an introduced pack of wolves. Thus, the monkey population adapted to the stresses of capture, hunting and reduction of food by changing its distribution or range. With the greater mortality risk faced, travelling groups may have decreased in size although being seen as larger groups when they congregate in safe areas to feed (Baulu & Sutton 2011). This is certainly the case in heavily trapped areas, where cages must be removed from the area for several months to ascertain future capture.

CLIMATE AND MONKEY BIRTH PATTERNS

Barbadian green monkeys traditionally give birth in the spring, April to July (Horrocks 1986), with a birth peak in May and June. This is considered adaptive, so nursing mothers and weaned offspring were assured of food availability during the wet season (May to November). Within the last decade, changes in weather patterns resulted in loss of a clear distinction between the seasons (Barbados Meteorological Services 2010, personal communication). More rain in the dry seasons affected food availability prompting some females to give birth twice a year. The BPRC & WR

has noticed infants are increasingly captured throughout the year and captive infant records (1995-2015) show that 79% of births happen between April and September, significantly shifting the peak from the months of May-June to June-July (chi square value 35.7, $v=11$, $P<0.05$). Continued long-term data collection of different variables, as done in Puerto Rico (Baulu 1976; Rawlins & Kessler 1986), is necessary to understand and confirm climate and birth patterns and ascertain their effect on the Barbadian primate population dynamics and abundance.

RECOMMENDATIONS TO THE GOVERNMENT OF BARBADOS

As before, over 80% of farmers surveyed in 2010 cooperated in the capture of NHPs, even baiting traps for several weeks, confirming the success of the project and consideration of farmers about it as a necessity. Interestingly, 66% of respondents preferred that AGMs were controlled but not eradicated, a decrease from 84% in 1994 and 90% in 1980. However, 22% of farmers in 2010 wanted the program to cease, despite reporting high levels of crop damage and may represent concern for animal welfare or awareness of Barbadian wildlife.

The BPRC & WR successfully controlled the wild population in areas with heavy crop damage for the past 35 years with humane capture and monetary compensation for the trappers/baiters and farmers, and the use of the AGMs for important biomedical research (Baulu 1995; Baulu & Sutton 2011). Income derived from their sale has been reinvested towards development of specific pathogen-free (SPF) breeding programs, infrastructure of BPRC as well as educational and ecotourism projects at

the Wildlife Reserve (WR). From the surveys, at 15 year intervals, the population size appears stable at ~14,000; even with the annual capture of over 1,000 AGMs by the BPRC, totaling more than 30,000 wild caught monkeys between 1980 and 2015, in addition to those that died naturally or were shot each year under the government bounty system. As the trapping is not biased, it closely resembles the composition of natural troops with 30 years (1983-2015) of trapping data and corresponding age and sex categories percentages (Figure 4) collected, clearly demonstrating a sustainable yield for the BPRC. Trapping arrested the population increase observed prior to 1980 and in fact kept it stable, showing no risk to survival of the monkeys despite human predation (Boulton *et al.* 1996; Darimont *et al.* 2015).

The Barbados government would do well to sponsor studies of its wild primate population (Horrocks 1997). New technologies, such as GPS tagging could be used to understand troop movement, the extent of foraging pat-

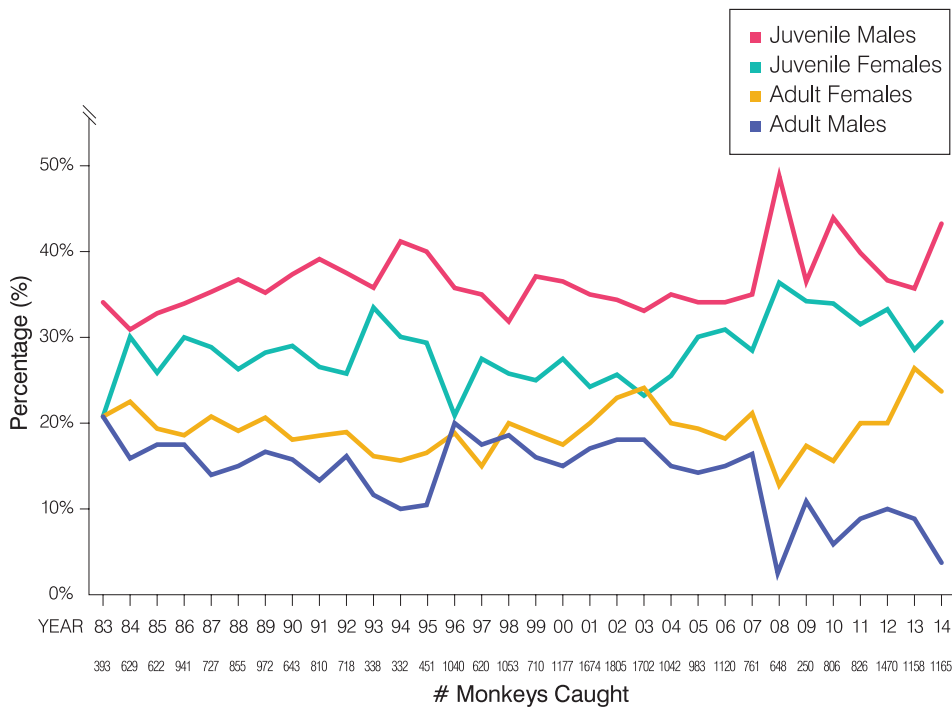


Figure 4. Humane capture of wild monkeys (%) in Barbados by age-sex categories 1983-2014.

terns and corresponding crop damage. They could determine the level of AGMs abundance acceptable to Barbadians and more accurate estimates of savings from removal of wild monkeys given an average life cycle of 15–20 years. Furthermore, farmers could be encouraged to clear vegetation from the edges of their fields and potentially increasing yields by covering tree crops at late stages of ripening (Horrocks & Baulu 1994). The government is responsible for educating locals about Barbadian wildlife and the role that primates play in the intricate gully ecosystem, and could perhaps encourage tree planting in the gullies to reduce crop damage.

THE BARBADOS WILDLIFE RESERVE (WR)

With the establishment of the MCDCP in the early 1980s, the WR sought to change the perception about the monkeys as pests, which needed eradication according to Barbadian people. Few people could envision a WR that highlighted free-ranging monkeys as an attraction and contributor to education. Acquisition of a small (2.5 ha) forested area, by this author in 1982, surrounded by sugarcane fields in the North of the island and adjacent to the Farley Hill National Park was accomplished with a small grant of \$30,000

(Brennan *et al.* 1985). Policies should be developed against possession of pet monkeys as well as regulations against the feeding of wild ones. Various inadvertent actions may result in primate aggression such as not giving food fast enough resulting in people getting bitten. Several examples exist around the world, where the “domestication” of wild primates has become a threat to tourism (Biquand *et al.* 1994), such as macaques regularly biting humans in Gibraltar (Fa 1992). Diseases such as Simian Immunodeficiency Virus (SIV), herpes B, hepatitis A and tuberculosis, can be transmitted between humans and primates, creating a public health problem.

Since its creation in 1985, the WR has become a favorite attraction for both tourists and locals producing a number of educational booklets for school children about wildlife in Barbados and the Caribbean, and conducting educational tours to thousands of school children, stressing the good fortune of having the monkey in the fauna of the island. Although the vervet is an agricultural pest, it is also a tourist attraction highlighted regularly abroad on various media.

Encouraged feeding of these wild monkeys by tourists to create interactions between tourists and these animals is an emerging problem

USD approved by the Canadian International Development Agency (CIDA) and used for construction of a 3 m angled fence around the existing mahogany forest, to prevent introduced AGMs from escaping. Primarily, 4 small naturally-formed family groups of about 15 *C. sabaenus* were captured and held in separate 6 m x 6 m x 2.5 m wood and 5 cm wire-mesh cage, 1.2 m above the ground and provisioned daily for the year they remained in these enclosures, in order to acclimate the groups to their close proximity, with the hope that

there would be no inter-group aggression upon release. This setup also allowed habituation to humans for easy feeding and observation. All groups were released during the non-mating season (January to August) with all groups adjusting well to their new environment. Within months, they started ignoring visitors restricted to walking along a brick path in the WR and began displaying natural behaviors. Feeding was strictly undertaken by trained WR caregivers with no reported cases of visitors or staff ever being bitten in the 30-year span of the WR. Eventually, with the expanding forest the monkeys leaped over the fence and spent a significant amount of time outside the WR, but always returning at feeding time (14:00 hr) and, importantly, at night to sleep.

During the years, many animal species from different countries were introduced into the WR including otters, deers, wallabies and tortoises, with the conditions that none were predators to the other animals and, if allowed free-range, they would not pose any significant risk to humans or other animals. Most birds were confined to an aviary and animals were placed in

viewing or open enclosures to encourage breeding. From 1988 more land was purchased, including an adjacent forest, which was utilized to obtain recycled materials for signage, tables, benches and even roofs. This forest was occupied by different free-ranging monkeys and also contained the ruins of an early 19th century signal station, which was renovated and added as another BPRC & WR tourist attraction named “Grenade Hall Forest Signal Station and Educational Trails”.

The Barbados Wildlife Reserve and Grenade Hall quickly became favorite attractions for all (Cusato-Burns *et al.* 2009) and several educational booklets have been produced (Baulu 1991) about primates (Baulu & Horrocks 1985), marine turtles (Horrocks & Baulu 1990), snakes (Seyjagat & Baulu 1995), iguanas (Baulu & Castellanos 1997) and the Grenade Hall Signal Station (Benmouyal *et al.* 1994). The WR quickly became a welcome addition to the ecotourism objectives of the island since, as with the sale of AGMs and tissues overseas, it also provided much needed foreign capital and has even become one of the most popular tourist attractions of Barbados.

THE BARBADOS PRIMATE RESEARCH CENTER (BPRC)

From the outset, the MCDGP had three goals: a) to alleviate the plight of farmers, b) to develop a wildlife reserve, and c) to offer scientific and pharmaceutical institutions access to green monkeys from Barbados. In the early 1980s, the Simian Immunodeficiency Virus (SIV), a variant of the virus which causes AIDS (HIV) in humans, was found to be prevalent in many species of African nonhuman primates. The AGMs from Barbados were SIV-free (Blakeslee *et al.* 1985) and became ideal replacements for use in polio vaccine manufacture. Barbados primates were also free of hepatitis A and B, simian hemorrhagic fever, herpes B, filoviruses, pox viruses, simian T-cell leukemia virus (STLV), SV40 and yellow fever, and additionally there were no observed cases of malaria, tuberculosis, measles or rabies in Barbados (Baulu *et al.* 1987a, 1987b).

1. Polio vaccine safety testing: Polio has been the subject of a global eradication program and the World Health Organization (WHO), besides the U.S. Food and Drug Agency (FDA) regulations

required primary kidney cells of green monkeys (of non-African origin) for vaccine production and testing. From 1980 to 1993, approximately 586 wild-caught AGMs were exported yearly to North America and Europe for this purpose. Vaccine producers shifted to captive bred SPF animals from the 1990s, particularly free of foamy virus (FV) and cytomegalovirus (CMV or SA6), so the BPRC established a breeding colony of up to 2,500 breeding females to guarantee enough serologically-acceptable green monkeys for the market (Horrocks *et al.* 1998; Baulu 2002).

2. Autoimmune diagnostic tests: An autoantibody is an antibody produced by the immune system that attacks one or more of the own proteins of an individual. Many autoimmune diseases (e.g., *Lupus erythematosus*) are caused by such antibodies. BPRC began marketing Barbadian green monkeys for autoimmune diagnostic tests in the mid-1990s, with wild-caught AGMs used for this purpose and ensuring the humane capture of approx-

imately 1,000 individuals a year as part of the MCDGP. As major airlines began refusing to transport nonhuman primates for laboratory use, due to animal rights activism, the shift was made to harvesting tissues in-house for the continuation of polio vaccine and autoimmune diagnostic test production.

3. *Contract Research Organization (CRO)*: A blood bank is maintained by the BPRC of over 30,000

unique samples, affording research possibilities for large-scale epidemiological, genetic and biomedical studies; these blood samples have already proven to be invaluable for the study of leptospirosis, a prevalent zoonotic disease in Barbados (Pedersen *et al.* 1986; Baulu *et al.* 1987b; Baulu 2002; Schoone *et al.* 1989; Everard *et al.* 1991). Many other research studies, mainly pharmacokinetics (PKs), novel drug testing and validation of medical devices have successfully been conducted.

THE BPRC & WR: PROBLEMS AND FUTURE

Despite many positive outcomes of the BPRC & WR for the primates, the people, and the economy of Barbados, there have been many problems faced by these institutions. These problems are in part due to intrinsic ethical considerations of using non-human primates (NHPs) in research, and to a wealth of misinformation, particularly by animal rights activists. From the beginning, the BPRC & WR were established to alleviate the conflict between NHPs and the human population in Barbados, while advocating for a humane treatment of primates and establishing programs highlighting the importance of these animals welfare. Over the last 35 years, the BPRC has achieved these goals by complying with all local and international regulations for a safe and humane treatment of primates, providing a realistic solution to the local communities and a safe and unique source of primate subjects for biomedical research institutions. Furthermore, the WR has provided an educational venue about green monkeys and other wildlife for visitors to the island, the local population and, in particular, for children.

Similar programs aimed at controlling primate pests have been developed in other countries with good (e.g., the crab-eating macaque in Mauritius; P. d'Unionville, Bioculture Ltd. 2016, personal communication) or limited success (e.g., rhesus monkeys in India selectively targeted for sterilization; Chauhan 2011) success and the BPRC is constantly evaluating ways to improve its programs based on its own and foreign experiences. Although alternative methods are being developed in biomedical research in order to limit the need of using NHPs (Burm *et al.* 2014), their use continues to be both relevant and necessary to human welfare until *in vitro* techniques and computer

models can replace *in vivo* biomedical research methods. The BPRC & WR in Barbados will continue to improve its strategies to achieve their goals of reducing NHP-human conflict in Barbados, being a unique source of SPF primates for research and providing educational opportunities for local communities.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is indebted to the following friends and colleagues, who have helped edit various drafts of this manuscript: Prof. Julia A. Horrocks of the University of the West Indies, Ms. Linnell Arthur-Banfield of the Barbados Primate Research Center and Wildlife Reserve, Dr. Matthew J. Kessler of West Virginia University and Richard G. Rawlins Ph.D. of Rush University Medical Center. Prof. Horrocks, in addition, is responsible for helping this author write major portions of the CARDI 1982 report.

BIBLIOGRAPHY

- Agricultural Planning Unit (1980, 1994, 2010) *Agristat*. Agricultural Planning Unit. Ministry of Agriculture, Food and Consumer Affairs, Barbados.
- Chauhan B (2011) *Bounty to sterilise Himachal Pradesh monkeys criticised*. <http://www.bbc.co.uk/news/world-asia-india-15915075>. (Accessed 4-IV-2015).
- Baulu J (1976) Seasonal sex skin coloration and hormonal fluctuations in free-ranging and captive monkeys. *Hormones and behavior* 7:481-494.
- Baulu J (1981) Barbados: Optimal utilization and conservation of non-human primates - Barbados Green Monkeys for Research. *Primate Report* 7:19-20.
- Baulu J (1991) *The Barbados Primate Research Center and Wildlife Reserve's Nature Awareness and Environmental*

- Education Activities*. Caribbean Graphics & Letchworth Press Ltd. Bridgetown, Barbados. 66 pp.
- Baulu J (1995) The Barbados Primate Research Center and Wildlife Reserve: Ten years of progress aimed at controlling and recycling an agricultural pest (*C. aethiops*) into a renewable natural research resource benefitting various sectors of the economy, including eco-tourism. *American Journal of Primatology* 29:89.
- Baulu J (2002) The Green Monkeys of Barbados. 24th Annual Tuskegee Veterinary Medical Alumni Association. Bridgetown, Barbados. 1 p.
- Baulu J & JA Horrocks (1985) *The Green Monkey of Barbados*. Letchworth Press Ltd. Bridgetown, Barbados. 40 pp.
- Baulu J & JJR Castellanos (1997) *Iguanas of the Caribbean Islands*. Caribbean Graphics Productions Ltd. Bridgetown, Barbados. 28 pp.
- Baulu J & CO Sutton (2011) *The Barbados Vervet Monkey (Chlorocebus sabaues): changes in population size and crop damage, 1994-2010*. Report Submitted to the Barbados Ministry of the Environment. Bridgetown, Barbados. 77 pp.
- Baulu J, Everard COR & JD Everard (1987a) The African Green Monkey (*Cercopithecus aethiops sabaues*) as a carrier of diseases on Barbados. *Laboratory Primate Newsletter* 26(2):2-4.
- Baulu J, Everard COR & JD Everard (1987b) Leptospirae in vervet monkeys (*Cercopithecus sabaues aethiops*) on Barbados. *Journal of Wildlife Diseases* 23(1):60-66.
- Benmouyal J, Baulu A & J Baulu (1994) *Grenade Hall and The Signal Stations of Barbados*. Caribbean Graphics & Letchworth Ltd. Bridgetown, Barbados. 22 pp.
- Biquand S, Boug A, Biquand-Guyot V & J Gauthier (1994) Management of commensal baboon in Saudi Arabia. *Revue d'Écologie* 49:213-222.
- Blakeslee JR Jr, Sowder WG & J Baulu (1985) Wild African Green Monkeys in Barbados are HTLV negative. *Lancet* 1(8427):525.
- Boulton AM, Horrocks JA & J Baulu (1996) The Barbados Vervet Monkey (*Cercopithecus aethiops sabaues*): Changes in Population Size and Crop Damage, 1980-1994. *International Journal of Primatology* 17(5):831-844.
- Brennan EJ, Else JG & J Altman (1985) Ecology and behaviour of a pest primate: vervet monkeys in a tourist-lodge habitat. *African Journal of Ecology* 23:35-44.
- Burm SM, Prins J, Langermans J & JJ Bajramovic (2014) Alternative methods for the use of non-human primates in biomedical research. *ALTEX* 31(4):520-529.
- Bunce M (2008) The "leisuring" of rural landscapes in Barbados: New specialities and the implications for sustainability in small island states. *Geoforum* 39:969-979.
- CARDI, Caribbean Agricultural Research and Development Institute (1982) *Monkey Crop Damage Control in Barbados*. Report to the Caribbean Development Bank. Bridgetown, Barbados. 102 pp.
- Cusato-Burns M, Cusato B & B White (2009) *Census and behavioral activities of the monkeys at the Barbados Wildlife Reserve (Chlorocebus aethiops)*. Research Report. Psychology Program, Center College. Danville, USA. 16 pp.
- Darimont CT, Fox CH, Bryan HM & TE Reimchem (2015) The unique ecology of human predators. *Science* 349(6250):858-860.
- Denham WW (1981) History of the Green Monkeys in the West Indies. Part 1. Migration from Africa. *Journal of the Barbados Museum and Historical Society* 36:211-228.
- Dunn RS (1973) *Sugar and slaves: The Rise of the Planter Class in the English West Indies, 1624-1713*. W.W. Norton. New York, USA.
- Everard COR, Baulu J, Carrington DG, Korver H & WJ Terpstra (1991) Retention of leptospiral agglutinins and long-term response to administration of monoclonal antibodies in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) on Barbados. *European Journal of Epidemiology* 7:396-402.
- Fa JE (1992) Visitor-directed aggression among the Gibraltar macaques. *Zoo Biology* 11(1):43-52.
- Gartlan JS & CK Brain (1968) Ecology and social variability in *Cercopithecus aethiops* and *C. mitis*. In: Jay PC (ed.) *Primates: Studies in Adaptation and Variability*. Holt, Rinehart & Winston. New York, USA. Pp 253-292.
- Hall KRL & JS Gartlan (1965) Ecology and behavior of the vervet monkey, *Cercopithecus aethiops*, Lolui Island, Lake Victoria. *Proceedings of the Zoological Society of London* 145:37-56.
- Horrocks JA (1984) *Aspects of the behavioural ecology of Cercopithecus aethiops sabaues in Barbados, West Indies*. Ph.D. thesis. University of the West Indies. Barbados. 283 pp.
- Horrocks JA (1986) Life history characteristics of a free-living population of vervets (*Cercopithecus aethiops sabaues*) in Barbados, West Indies. *International Journal of Primatology* 7:31-47.
- Horrocks JA (1997) *Distribution, Abundance and Issues Affecting the Status of Selected Vertebrates in Barbados*. Department of Biological and Chemical Sciences, University of the West Indies. Barbados. 30 pp.
- Horrocks JA & J Baulu (1988) Effects of trapping on the vervet (*Cercopithecus aethiops sabaues*) population in Barbados. *American Journal of Primatology* 15:223-233.
- Horrocks JA & J Baulu (1990) *The Marine Turtles of Barbados*. Letchworth Press Ltd. Bridgetown, Barbados. 28 pp.
- Horrocks JA & J Baulu (1994) Food competition between vervets (*Cercopithecus aethiops sabaues*) and farmers in Barbados: Implications for management. 49:281-294.
- Horrocks JA & W Hunte (1993) Interactions between juveniles and adult males in vervets: Implications for adult male turnover. In: Pereira ME & LA Fairbanks (eds.) *Juvenile Primates*. Oxford University Press. Oxford, UK. Pp. 228-244.
- Horrocks JA, Baulu J & G Dharmaratne (1998) *Cercopithecus aethiops* in Barbados: Pest or Resource? (Abstract). XVIIth Congress of International Primatological Society. Antananarivo, Madagascar.
- Labatt JB (1722) *Nouveau voyage aux Iles de l' Amerique*. Paris, France. Vol 6/6.

- Pedersen NC, Lowenstein L, Marx P, Higgins J, Baulu J, McGuire M & MB Gardener (1986) The causes of false-positives encountered during the screening of old-world primates for anti-bodies to human and simian retroviruses by ELISA. *Journal of Virological Methods* 14:213-228.
- Rawlins RG & Kessler MJ (1986) *The Cayo Santiago Macaques. History, Behavior and Biology*. State University of New York Press. New York, USA. 283 pp.
- Richardson KS (1988) *Space use by vervet monkeys (Cercopithecus aethiops) and its consequences for the generic structure of the Barbados population*. M.Sc. thesis. McGill University. Montreal, Canada. 75 pp.
- Seyjagat J & Baulu J (1995) *Snakes of the Caribbean*. Coles Printery. Bridgetown, Barbados. 38 pp.
- Schomburgk RH (1847) *History of Barbadoes*. London, UK. 722 pp.
- Schoone GJ, Everard COR, Korve II Carrington DG, Inniss VA, Baulu J, Terpstra WJ, (1989) An Immunoprotective monoclonal antibody directed at *Leptospira interrogans* serovar copenhageni. *Journal of General Microbiology* 135:73-78.
- Struhsaker TT (1967) Ecology of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Animal Behaviour* 19:233-250.
- Vermeer LA (1994) *The stability of matrilineal dominance hierarchies in vervet monkeys (Cercopithecus aethiops sabaues)*. M.Sc. thesis. McGill University. Montreal, Canada. 75 pp.

Alouatta sara en Bolivia: aportes sobre su demografía, ecología y estado de conservación

Denisse A. Goffard-Meier^{1*}, Luis F. Aguirre¹ y Damián I. Rumiz²

¹Centro de Biodiversidad y Genética, Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba Bolivia.

²Fundación Simón I. Patiño y Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Santa Cruz Bolivia.

*denisse.goffard@gmail.com

Resumen

El mono aullador rojo boliviano o manechi colorado *Alouatta sara*, es con seguridad una de las especies de este género menos estudiada en su ecología y más incierta en cuanto a su distribución. Hasta la fecha, poco es lo que se ha publicado sobre esta especie, pero existen nuevas localidades y algunas observaciones ecológicas que merecen ser evaluadas. Por esta razón, acá reunimos y revisamos la escasa información disponible sobre *A. sara*, presentando los reportes existentes sobre su taxonomía y distribución, así como datos sobre la demografía y la ecología con algunas notas sobre su comportamiento. Con esta información nos proponemos analizar el estado de conocimiento de esta especie en Bolivia, identificar los vacíos de información y proponer líneas y prioridades de investigación, lo cual constituye una importante herramienta para futuros planes de manejo y conservación de *A. sara* que puedan asegurar la protección y supervivencia de esta especie emblemática para Bolivia.

Abstract

Alouatta sara in Bolivia: On the demography, ecology and conservation status

The Bolivian red howler monkey *Alouatta sara*, certainly is one of the least studied howler species, poorly known regarding its ecology and distribution. Little has been published on this species but there are new geographic locations and a few ecological unpublished observations. Thus, we have summarized and reviewed the scarce information available about *A. sara*, presenting the existing reports on their taxonomy and distribution, as well as data on demography and ecology with some behavioral notes. With this information we intend to analyze the current state of knowledge of this species in Bolivia, identify information gaps and propose lines and research priorities, which is an important tool for future management and conservation plans that can ensure the protection and survival of this emblematic species in Bolivia.

Palabras clave Key words

Beni, bosque amazónico, mono aullador rojo, Pando.
Amazon forest, Beni, Bolivian red howler monkey, Pando.

INTRODUCCIÓN

Los monos aulladores pertenecen al género de primates *Alouatta* (Lacépède, [1799]) y tienen la distribución neotropical más amplia, que comprende desde el sur de Veracruz en México hasta el norte de Argentina. Este género, con alrededor de 12 especies reconocidas (Cortés-Ortiz *et al.* 2015a), es uno de los más estudiados de Latinoamérica (Crockett & Eisenberg 1987; Crockett 1998; Neville *et al.* 1988; Chapman & Balcomb 1998; Bicca-Marques 2003; Arroyo-Rodríguez & Dias 2010; Dias & Rangel-Negrín 2014; Garber & Kowalewski 2015). Sin embargo, las investigaciones se han centrado solo en unas pocas especies, principalmente *A. palliata*, *A. seniculus*, *A. pigra* y *A. caraya*, y poco o nada se conoce del resto de las especies.

El mono aullador rojo boliviano o manechi colorado *Alouatta sara* (Elliot, [1910]) es una de las especies de aulladores menos conocidas en cuanto a sus aspectos ecológicos y a los límites de su distribución (Boubli *et al.* 2008). Hasta la fecha, solo existen algunos censos de corto plazo que reportan datos de densidad pobla-

cional de esta especie (Heltne *et al.* 1975; Freese *et al.* 1982; García & Braza 1988; García & Tarifa 1988; Painter *et al.* 1995; Rumiz & Herrera 2000; Wallace *et al.* 1998; 2000) y solo un estudio de un año reporta características demográficas con algunas notas sobre la ecología y el comportamiento de *A. sara* (Goffard 2003). Por otro lado, se generaron numerosos registros geográficos de monos aulladores en el marco de diversos proyectos de inventario de mamíferos (Wallace *et al.* 2013) los que permiten evaluar el estado de conocimiento de *A. sara* y proponer medidas para asegurar la conservación de esta especie emblemática para Bolivia. Entonces, el objetivo del presente capítulo es reunir y sistematizar toda la información disponible sobre *A. sara* con el fin de 1) analizar el estado de conocimiento de esta especie en Bolivia presentando los escasos datos sobre demografía, ecología y estado de conservación, 2) identificar vacíos de información, 3) proponer líneas y prioridades de investigación y 4) proponer medidas de conservación futuras para asegurar la protección y la existencia de *Alouatta sara* en Bolivia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para reunir toda la información disponible sobre *A. sara*, se realizó una extensiva revisión de la literatura publicada así como también de bases de datos, informes no publicados y observaciones de campo. La revisión bibliográfica proviene de búsquedas hechas en «Google», «Google Académico», «Researchgate» y en «ISI Web of Knowledge» hasta el 2016, donde se emplearon las palabras claves «Alouatta+sara+seniculus+Bolivia» y variaciones. También se revisaron las fuentes de registros geográficos de mamíferos compilados por WCS-Bolivia (Wallace *et al.* 2013), en los cuales habíamos contribuido con nuestros datos de primates. Esta

base de datos geográfica sumó más de 1300 registros en los que predominaron los de cacería por indígenas, presencia por entrevistas locales, censos por transecta y unos pocos estudios observacionales y muestras de museo. Se consideraron todas las fuentes relevantes sobre esta especie, las que fueron calificadas según su confiabilidad geográfica y taxonómica, y sistematizadas consignando: autor, año, localidad, período y duración del estudio y tipo de reporte (*i.e.* ocurrencia, tamaño poblacional, características demográficas, registros de comportamiento, interacciones, descripción taxonómica o genética, revisión bibliográfica).

RESULTADOS

De los 1322 registros compilados con WCS (Wallace *et al.* 2013), 55 fueron muestras de especímenes de las cuales, 36 de ellas fueron revisadas por Anderson (1997) en diferentes museos del mundo y el resto más

nuevas, están alojadas en los museos de Santa Cruz y La Paz. La gran mayoría de los registros (945) corresponden a datos de monitoreo de cacería en comunidades indígenas Takana de La Paz y Beni. Otra parte de los registros

Tabla 1. Características demográficas de *Alouatta sara* reportadas para diferentes localidades de Bolivia. **EBB**: Reserva de la Biosfera del Beni, **PNNKM**: Parque Nacional Noel Kempff Mercado. **RBN**: Reserva de Fauna Silvestre Ríos Blanco y Negro, **BV**: Buena Vista, **PG**: Propiedad Gonzales, Santa Rosa del Sara, **PF**: Propiedad Felipe, Santa Rosa del Sara, **JD**: Juan Deriba, Santa Rosa del Sara. **PHM**: Proporción hembras a machos, **PIH**: Proporción infantes a hembras. -: Datos no disponibles. \pm : SD. (): Rango. Referencias: 1) Freese *et al.* 1982, 2) Heltne 1975, 3) García & Braza 1988, 4) García & Tarifa 1988, 5) Painter *et al.*, 1995, 6) Rumiz & Herrera 2000, 7) Wallace *et al.* 1998, 8) Wallace *et al.* 2000, 9) Goffard 2003, 10) Goffard *et al.* 2008; 11) Goffard & Arroyo-Rodríguez 2011.

Localidad	Abundancia relativa		Densidad poblacional		Tamaño de grupo	PHM	PIH	Referencias
	ind./10 km recorridos	grupos/10 km recorridos	ind./km ²	grupos/km ²				
La Paz, Ixiamas	-	-	8,0	1	-	-	-	1
Beni, El Triunfo	-	-	120	15	-	-	-	1, 2
Beni, EBB	-	-	4,68	-	4,5 \pm 3,4	-	-	3
Beni, EBB	-	-	5,40	-	-	-	-	3
Beni, EBB	-	-	22,05	-	-	-	-	3
Beni, EBB	-	-	-	-	4,4 \pm 1,8	-	-	4
Beni, EBB	1.7	0.4	-	-	-	-	-	5
Beni, Infierno Verde	4-	0.9	13,6-19,2	3,1-4,4	4,4 (3-7)	-	-	6
Santa Cruz, PNNKM	-	-	-	-	3,3 \pm 2 (1-7)	-	-	7
Santa Cruz, RBN	0,3-1,8	0,1-0,4	-	-	-	-	-	8
Santa Cruz, BV	-	-	44	6,90	6,4 \pm 3,1	1,8 \pm 0,7	1,7 \pm 1,0	9, 10, 11
Santa Cruz, PG	-	-	33	4,44	7,0 \pm 2,4	2,0 \pm 0,6	1,0 \pm 0,8	9, 10, 11
Santa Cruz, PF	-	-	17	2,89	5,8 \pm 2,0	1,8 \pm 0,8	1,3 \pm 0,6	9, 10, 11
Santa Cruz, JD	-	-	10	2,05	4,8 \pm 2,5	0,9 \pm 0,3	1,0 \pm 1,2	9, 10, 11

corresponde a relevamientos por observación directa hechos por biólogos (154) o por entrevistas a conocedores locales (135), los que incluyen sitios en Pando (Izawa & Bejarano 1981), La Paz (Freese *et al.* 1982; Vargas *et al.* 2002; WCS datos no publicados), Beni (Heltne *et al.* 1976; García & Braza 1988; García & Tarifa 1988; Painter *et al.* 1995; Rumiz & Herrera 2000; Büntge & Pyritz 2007), Cochabamba (Rumiz *et al.* 1998) y Santa Cruz (Wallace *et al.* 1998, 2000; Rumiz *et al.* 2002; Goffard 2003). De estas, unas 16 publicaciones presentan información ecológica relevante sobre *A. sara* en Bolivia (Tabla 1).

Pese a esta aparente alta cantidad de información que se extiende desde el año 1976 hasta 2016, los estudios realizados en las poblaciones de *A. sara* son realmente escasos. Esto se debe a que la mayoría de estos trabajos reportan datos de ocurrencia de esta especie en diferentes localidades (Ergueta & Sarmiento 1992; Ten *et al.* 2001; Vargas *et al.* 2002; Büntge & Pyritz 2007) o se basan en censos de corto plazo que además abarcan otras especies de primates (Heltne *et al.* 1976; Freese *et al.* 1982; Izawa & Bejarano 1981; García & Tarifa 1988; Wallace *et al.*

1998, 2000) y otros mamíferos (Painter *et al.* 1995; Rumiz & Herrera 2000; Rumiz *et al.* 2002; Vargas *et al.* 2002). Hasta la fecha solo un estudio de un año en Santa Cruz (Goffard 2003; Goffard *et al.* 2008; Goffard & Arroyo-Rodríguez 2011), reportan datos específicos sobre organización social y composición de grupos de *A. sara* con algunas notas en comportamiento. De estas 16 publicaciones, tres reportan simpatria con *Alouatta caraya* (Wallace *et al.* 1998; Rumiz *et al.* 2002; Büntge & Pyritz 2007), dos de ellas reportan observaciones cortas sobre interacciones con otras especies (Wallace *et al.* 1998; Goffard 2003) y cuatro de ellas reportan datos anecdóticos sobre preferencias de hábitat (Izawa & Bejarano 1981; Wallace *et al.* 1998, 2000; Goffard 2003), finalmente 11 de ellas reportan datos sobre algunas características demográficas y tamaño poblacional de esta especie (Tabla 1). Además del trabajo seminal sobre la taxonomía y distribución de mamíferos bolivianos de Anderson (1997), son relevantes para el conocimiento actual y el estado de conservación de *A. sara* en Bolivia las revisiones más recientes de Tarifa & Aguirre (2009), Wallace & Rumiz (2010) y Wallace *et al.* (2013).

Taxonomía

El mono aullador rojo boliviano *Alouatta sara*, fue inicialmente reconocido como especie por Elliot (1910) y luego incluido como una subespecie de *A. seniculus* por Cabrera (1957) y Hill (1962). Posteriormente, Minezawa (1985) con base en análisis citogenéticos realizados en 33 individuos (20 hembras y 11 machos) provenientes de la Colonia Piráí en Santa Cruz, propuso separar la forma boliviana de las poblaciones de aulladores rojos más noroesteñas, debido a que sus cariotipos mostraban más de 10 reordenamientos cromosómicos diferentes. Groves (1993) adopta esto y reconoce a *A. sara* como una entidad aparte, sin embargo en Bolivia se la siguió considerando como una subespecie de *A. seniculus* (Anderson 1997). Con base en un estudio cariotípico de los aulladores rojos a lo largo de América del Sur, Stanyon *et al.* (1995) indican que las poblaciones de Bolivia merecen ser considerados como una especie aparte y *A. sara* es reconocida como tal por Rylands *et al.* (1995, 2000), Groves (2001), Rylands & Mittermeier (2009). Mediante análisis filogenéticos basados en ADN mitocondrial, Cortés-Ortiz *et al.* (2003) confirman lo anterior y sostienen que *A. sara* y *A. seniculus* son taxones hermanos y que se separaron hace aproximadamente 2,3 a 2,4 millones de años.

Distribución geográfica

Alouatta sara era considerada una especie endémica de Bolivia y restringida a la región amazónica del país (Rylands *et al.* 2000; Cortés-Ortiz *et al.* 2003, 2015a; Boubli *et al.* 2008), pero varios autores sospecharon o asumieron su presencia en Perú (Pacheco *et al.* 2009), en sitios como el PN Manu (Endo *et al.* 2009), el Bajo Urubamba (Gregory *et al.* 2012) y Los Amigos (Pitman 2009; Palminteri *et al.* 2009). Recientemente, un estudio de ADN mitocondrial de aulladores rojos de Perú, Bolivia y otros países (Ruiz-García *et al.* 2016) indicó que los monos de Madre de Dios y Tambopata en el sur de Perú son *A. sara* (igual que la muestra del Mamoré, Beni, Bolivia), mientras que los del norte y centro de Perú serían taxones diferentes de *A. seniculus* con una subespecie al norte (*A. seniculus juara*) y otra en el centro (*A. seniculus puruensis*) las que algunos autores consideran como especies distintas *A. juara* y *A. puruensis*.

En Bolivia los estudios primatológicos de campo y otros registros geográficos confiables indican la presencia de aulladores rojos en las tierras bajas desde Pando al

norte, pasando por La Paz, Beni, Cochabamba, hasta Santa Cruz (Figura 1). Habitan los biomas de bosques amazónicos húmedos de llanura, preandinos y subandinos hasta unos 1200 m de altitud en el oeste y los bosques subhúmedos de las llanuras cruceña y beniana a lo largo de los grandes ríos. Sin embargo, el punto extremo sur en el centro de Santa Cruz probablemente se trate de un reporte local erróneo recogido por Heltne *et al.* (1976), ya que en esos bosques más secos hay aulladores negros (*A. caraya*) pero no hemos visto rojos. Hacia el extremo este de Santa Cruz y Beni se encuentra un aullador rojo en los bosques amazónicos de escudo precámbrico, hasta la frontera con Brasil, pero estos especímenes observados a lo largo del río Iténez presentan una coloración rojiza más profunda, lo que sugiere que podrían tratarse de *A. seniculus puruensis* (Wallace R. com. pers.). Entonces, no se tiene certeza de si todos los aulladores rojos de Bolivia pertenecen a *A. sara* o si existe la posibilidad de que en las regiones limítrofes de Bolivia puedan habitar otros taxones como *A. seniculus juara* y *A. seniculus puruensis* (Wallace & Rumiz 2010).

En Bolivia, se ha reportado que *A. sara* y *A. caraya* (conocidos localmente como manechi colorado y manechi negro) coexisten en algunos sitios del Beni (*i.e.* río Yacuma: Büntge & Pyritz 2007) y Santa Cruz (río Iténez: Wallace *et al.* 1998; río San Julián: Rumiz *et al.* 2002). Sumado a esto, en el museo de Estocolmo en Suecia existen especímenes provenientes de la región de Puerto Salinas - río Beni, que han sido clasificados como *Alouatta guariba* (o *A. fusca beniensis* (Anderson 1997). Sin embargo, Wallace & Rumiz (2010) sostienen que las fotografías de estos especímenes, sugieren que probablemente se traten de identificaciones erróneas de individuos de *A. sara* y *A. caraya* o de híbridos de estas dos especies ocasionalmente simpátricas. Sin embargo, en Bolivia no existen estudios de cómo la coexistencia puede afectar a estas dos especies, ni tampoco indicaciones de si la formación de híbridos podría ser posible (Wallace & Rumiz 2010), aunque algunas observaciones sugieren ligeras diferencias en la preferencia del hábitat por ambas especies (Boubli *et al.* 2008; Wallace *et al.* 1998, 2000).

Características demográficas

Solo unos pocos estudios de corto plazo presentan reportes de abundancia y densidad de algunas poblaciones de *Alouatta sara*. Los valores oscilan entre 4,68 ind./

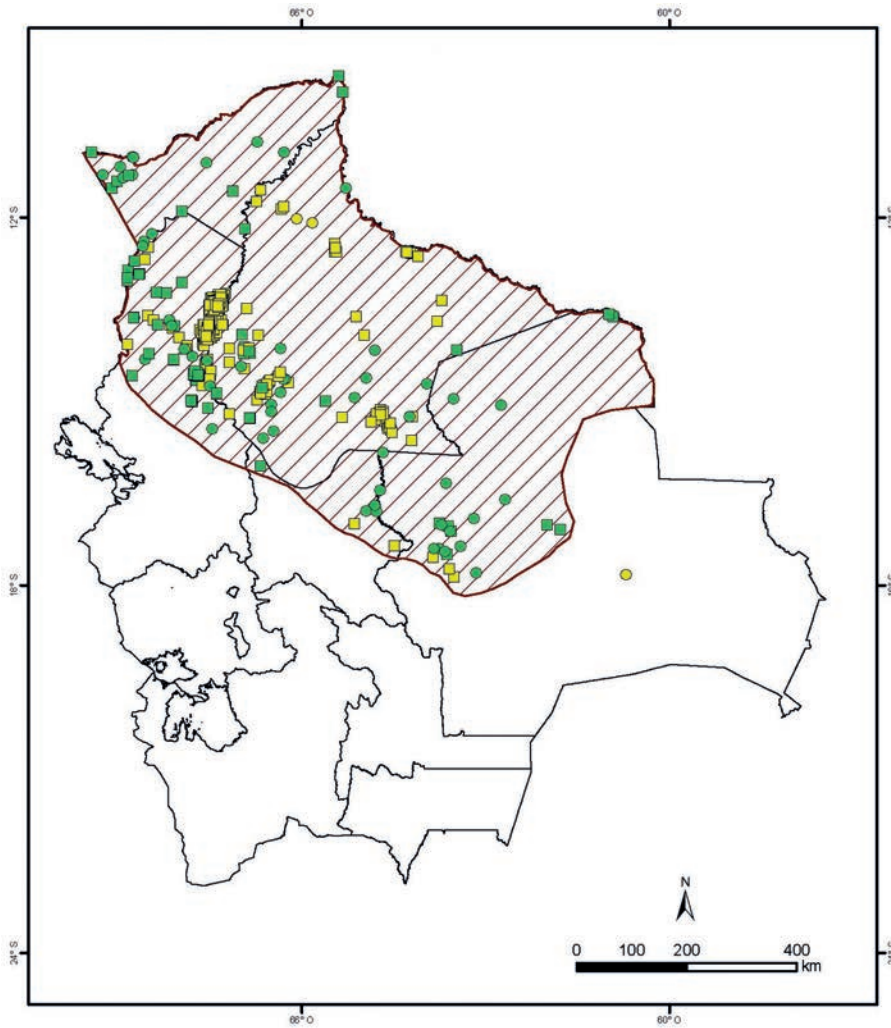


Figura 1. Registros geográficos de *Alouatta sara* en Bolivia y polígono estimado de su distribución según la base de datos de mamíferos de WCS-Bolivia (Wallace *et al.* 2013).
 ▨ Rango de Distribución Recomendado. Nivel de Confiabilidad Taxonómico Registros Actuales:
 ■ Medio, ■ Alto. Nivel de Confiabilidad Taxonómico Registros Históricos: ● Medio, ● Alto. (Adaptado del mapa elaborado por López-Strauss H., N. Mercado, R. B. Wallace, Z. Porcel (2013)).

km² hasta 120 ind./km² y las abundancias relativas entre 0,3 a 4 individuos por 10 km recorridos (Tabla 1). Específicamente, en el Beni se reportaron abundancias relativas de 1,7 y 4 individuos por 10 km recorridos (Painter *et al.* 1995) y densidades que varían desde 4,68 a los 22,05 individuos por km² para tres transectos de diferente longitud en la Estación Biológica del Beni (García & Braza 1988). Para la localidad de Infierno Verde, las densidades estimadas fueron de 13,6 a 19,2 individuos por km² y 3,1 a 4,4 grupos por km² (Rumiz & Herrera 2000). La densidad reportada por Freese *et al.* (1982) para la localidad de El Triunfo fue de 120 individuos por km², siendo esta la densidad más alta reportada para Bolivia. Las abundancias relativas de *A. sara* reportadas en Santa Cruz fueron más bajas que las

reportadas para el Beni, esto es, 0,3 y 1,8 individuos por 10 km recorridos (Wallace *et al.* 2000). Goffard *et al.* (2008) reportaron para cuatro sitios con diferente grado de intervención humana densidades que varían de 10 a 44 individuos por km² (Tabla 1), con una densidad promedio de 23,1 individuos por km² para los cuatro sitios.

La organización social y el tamaño de grupo de *A. sara* han sido escasamente estudiados en Bolivia y la mayoría de los reportes existentes están basados en censos de corto plazo que también abarcan otras especies (Tabla 1). Solo un estudio en Santa Cruz reporta datos específicos sobre organización social y composición de grupos (Goffard 2003; Goffard *et al.* 2008; Goffard & Arroyo-Rodríguez 2011). En general el mono aullador rojo se organiza en grupos de entre 2 y 12 individuos, con un tamaño promedio que oscila entre $3,3 \pm 2$ a $7,0 \pm 2,4$ individuos por grupo (Tabla 1). En Santa Cruz, estos grupos suelen estar formados por uno (65 %) o dos (35 %) machos adultos, una a varias

(hasta 4) hembras adultas, varios inmaduros de ambos sexos, juveniles e infantes. También se observan grupos de macho y hembra sin evidencias reproductivas y asociaciones de machos solitarios. A diferencia de lo reportado para *A. seniculus* y *A. caraya* (Crockett & Eisenberg 1987; Chapman & Balcomb 1998; Rudran & Fernández-Duque 2003; Zunino *et al.* 2007), no se han reportado grupos con más de dos machos adultos (Goffard 2003). El tamaño de grupo estuvo mayormente correlacionado con el número de infantes, el número de juveniles y en menor medida con el número de machos y hembras adultos (Goffard *et al.* 2008). El número promedio de machos y hembras adultos por tropa (PHM) reportado para Santa Cruz, fue de 1,4 (1 a 2) y 2,1 (1 a 4) individuos, respectivamente con una



Figura 2: *Alouatta sara*. a) Macho adulto, b) Hembra adulta. Lugar: Buena Vista, Santa Cruz. Tipo de hábitat: bosque pluviestacional.

proporción de sexos de 1,58 (rango 0,5 a 3). En grupos multimacho se presenta una variación de hasta 12 individuos y en grupos reproductivos unimacho de hasta cuatro individuos por grupo. El número medio de inmaduros por tropa fue de 2,7 (rango 0 a 6), y la proporción de inmaduros por hembra adulta (PIH) fue de 1.24 (rango 0 a 3) (Goffard *et al.* 2008; Goffard & Arroyo-Rodríguez 2011).

Ecología y comportamiento

En Bolivia, el aullador rojo ocupa una variedad de tipos de hábitats que van desde bosques amazónicos de llanura (inundables y de altura), preandinos y subandinos hasta bosques inundables del Escudo Chiquitano (Wallace & Rumiz 2010), aunque se ha reportado que está ausente o es escaso en varios tipos de hábitats aptos para otros primates. Por ejemplo, al noreste de Santa Cruz, estos primates están ausentes en varios tipos de hábitats dentro de la formación geológica del Escudo Brasileño y se los ha observado exclusivamente en bajas densidades en bosques temporalmente inundados y en bosques de Igapó a lo largo del río Iténez. De forma similar, Izawa y Bejarano (1981) reportan que en Pando *A. sara* prefiere bosque altos o bajos con vegetación secundaria, a lo largo de los ríos. Al oeste de Santa Cruz en bosques amazónicos pluviestacionales, se ha los ha observado viviendo en remanentes de bosque alto (Figura 2) cercanos a corrientes de agua en áreas perturbadas

pero, estando ausente de fragmentos de bosque con vegetación baja y secundaria, donde sí se observaron otros primates (Goffard 2003) como el capuchino de Azara o mono martín para Bolivia *Sapajus aff. cay*, el mono ardilla *Saimiri boliviensis* y el lucachi o titi de orejas blancas *Callicebus donacophilus*.

En general, y al igual que otras especies de este género (Neville *et al.* 1988), *A. sara* utiliza todos los niveles del dosel arbóreo, pero con mayor frecuencia los árboles más altos y emergentes del bosque. Goffard (2003) reporta que la altura mínima al centro de grupo observada en Santa Cruz, fue de 8 m y la máxima fue de 28 m de altura, y que en un 75 % de las observaciones los grupos de aulladores rojo se encontraban a una altura mayor a 20 m. En bosques semidecíduos y durante la época seca, se los encuentra en árboles emergentes sin hojas (*e.g. Anadenanthera colubrina*). En Santa Cruz se observó que los grupos de *A. sara* no tenían una aparente preferencia por un dormidero determinado como ha sido reportado para otros congéneres (García & Braza 1988), sino que se refugian en el árbol tupido más cercano de donde se encontraban al caer la noche, incluso se detectaron grupos durmiendo a más de 200 m de donde habían pasado la noche anterior. Los dormideros fueron fácilmente reconocidos por las letrinas existentes (Goffard 2003). Con excepción de estas pocas observaciones del uso de hábitat por los aulladores rojos en Santa Cruz, a nuestro conocimiento no existen otros reportes ni es-

tudios sobre su área de acción, uso del hábitat o patrones de actividad.

Escasas son las observaciones sobre el comportamiento alimenticio de esta especie en Bolivia. En general, se los ha observado consumiendo hojas y frutos de varias especies vegetales (Goffard 2003, Tabla 2), además de termiteros, madera en descomposición y suelo arcilloso proveniente de barrancas, acantilados de serranías y en el suelo, donde también tienen la posibilidad de tomar agua (Wallace *et al.* 2000; Wallace & Rumiz 2010). Una lista de las plantas potencialmente utilizadas como recurso alimenticio ha sido publicada en Goffard & Arroyo-Rodríguez (2011, Tabla 2).

Algunos episodios que describen observaciones de interacciones de *A. sara* con otros grupos de monos aulladores así como con otras especies han sido reportados para Bolivia (Wallace *et al.* 1998; Goffard 2003). En detalle, para el oeste de Santa Cruz se observaron tres episodios de interacciones de dos grupos de *A. sara* durante un año de estudio. Estos tres enfrentamientos fueron caracterizados por largos períodos de aullidos (\leq a 25 minutos), pero en ningún caso se observaron agresiones físicas entre los grupos. En los dos primeros episodios, uno de los grupos se retiró al descubrir a la observadora. En el tercer episodio, tras un largo intercambio de vocalizaciones (alrededor de 45 minutos) el grupo más pequeño emprendió la retirada, mientras el grupo más grande continuó aullando por un periodo prolongado (alrededor de 15 minutos) (Goffard 2003, datos no publicados). Para el noreste de Santa Cruz, Wallace *et al.* (1998) reporta que en tres ocasiones grupos de *A. sara* y *A. caraya* fueron observados a poca distancia, de las cuales en una ocasión dos grupos se encontraban en árboles adyacentes de *Ficus* sp. comiendo tranquilamente y en las otras dos ocasiones los grupos se encontraban a una distancia de 150 m (Wallace R. com. pers.).

Goffard (2003) reporta tres interacciones de grupos de *A. sara* con grupos de capuchinos (*Sapajus aff. cay*) durante un año de estudio. En la primera ocasión, un grupo de aulladores estaban alimentándose de frutas de *Pouteria banjii*, cuando un grupo de capuchinos se acercó, el grupo de aulladores entró en inactividad y una de las hembras con cría se refugió entre la vegetación, alejada del grupo invasor. Y aunque uno de los capuchinos paso repetidamente a corta distancia del macho adulto, estos no se movieron hasta que el grupo de *Sapajus aff. cay* se retiró. Esto se repitió en la segunda

ocasión y en la tercera los aulladores emitieron vocalizaciones contra el grupo invasor. Goffard (2003) también reporta grupos de *A. sara* durmiendo pacíficamente junto a un grupo de *Sapajus aff. cay* y en otra ocasión junto a grupos de *S. aff. cay.* y *Saimiri boliviensis*. Finalmente, se ha reportado que un grupo de *A. sara* que se encontraban en inactividad por mal tiempo, reaccionaron notoriamente nerviosos, con cortas vocalizaciones y cortos desplazamientos ante una pareja de ocelotes (*Leopardus pardalis*) que paso por debajo del grupo, luego volvieron a entrar en inactividad (Goffard 2003). Esto sugiere que los ocelotes pueden ser depredadores de *Alouatta sara*, como ha sido reportado para otras especies (Cristóbal-Azkarate *et al.* 2015).

Estado de conservación y amenazas

Acorde con la Unión Internacional de la Conservación de la Naturaleza (UICN), *A. sara* está en la lista global como «Preocupación Menor» debido a su relativa amplia distribución en Bolivia y porque se asume que la presión de caza sobre esta especie no resultaría en una declinación significativa de sus poblaciones (Boubli *et al.* 2008). También se encuentra bajo el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) por el riesgo del comercio de mascotas. Vargas *et al.* (2002) consideran al aullador rojo boliviano como una especie indicadora bajo la categoría de prioridad de protección y antes Ergueta & Sarmiento (1992) la catalogaron como especies prioritarias para la conservación en Bolivia. En la actualidad, *A. sara* ha sido incluida bajo la categoría de «Casi Amenazada» (Tarifa & Aguirre 2009).

La distribución de *Alouatta sara* en Bolivia abarca cinco departamentos y existen varias poblaciones importantes dentro de siete áreas protegidas de Bolivia con un área total de 71101.59 km² (PN ANMI Amboró, PN Carrasco, RB Estación Biológica del Beni, PN ANMI Madidi, RN VSA Manuripi, PN Noel Kempff Mercado, RB TCO Pílon Lajas; Wallace & Rumiz 2010, Wallace *et al.* 2013). Sin embargo, fuera de estas áreas la distribución de *A. sara* se ve comprometida por la rápida destrucción y fragmentación del hábitat para agricultura, ganadería y por los incendios forestales (Goffard 2003; Goffard *et al.* 2008; Tarifa & Aguirre 2009; Goffard & Arroyo-Rodríguez 2011).

Tabla 2. Lista de especies de plantas consumidas y potencialmente consumidas por *A. sara*. **H**: Hoja, **F**: Fruto, **Fl**: Flores. Observación personal: Incluye observación directa y análisis de heces (Goffard 2003), **EC**: Encuestas de cacería (Goffard 2003); Revisión bibliográfica: indica una revisión de géneros de plantas potencialmente usados como alimento y (*): plantas potenciales principalmente consumidas (top food) (Goffard & Arroyo-Rodríguez 2011).

Especie	Familia	Ítem Consumido	Observación Personal	Encuestas Cacería	Revisión Bibliográfica
<i>Acacia polyphilla</i>	Fabaceae	-	-	-	X
<i>Albizia</i> sp.	Fabaceae	-	-	-	X
<i>Anadenanthera colubrina</i>	Fabaceae	H	X	-	X
<i>Bactris</i> sp.	Arecaceae	-	-	-	X
<i>Brosimum</i> sp.	Moraceae	-	-	-	X
<i>Calophyllum</i> sp.	Clusiaceae	-	-	-	X
<i>Cariniana estrellensis</i>	Lecythidaceae	H	X	-	-
<i>Campomanesia aromatica</i>	Myrtaceae	F	X	-	-
<i>Cecropia</i> sp.	Urticaceae	H, F	-	X	X*
<i>Ceiba</i> sp.	Bombacaceae	-	-	-	X
<i>Celtis</i> sp.	Ulmaceae	-	-	-	X
<i>Chrysophyllum</i> sp.	Sapotaceae	-	-	-	X*
<i>Clarisia</i> sp.	Moraceae	-	-	X	X
<i>Cordia</i> sp.	Boraginaceae	-	-	-	X
<i>Enterolobium</i> sp.	Fabaceae	-	-	-	X*
<i>Erythrina</i> sp.	Fabaceae	-	-	-	X
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	H, F	X	-	X*
<i>Genipa americana</i>	Rubiaceae	F	-	X	X
<i>Guarea</i> sp.	Meliaceae	-	-	-	X
<i>Guazuma</i> sp.	Sterculiaceae	-	-	-	X
<i>Hymenaea courbaril</i>	Fabaceae	-	-	X	X
<i>Inga edulis</i>	Fabaceae	-	-	X	X*
<i>Jacaratia digitata</i>	Caricaceae	F	X	-	X
<i>Melicoccus</i> sp.	Sapindaceae	-	-	X	-
<i>Nectandra</i> sp.	Lauraceae	-	-	-	X
<i>Pithecellobium</i> sp.	Fabaceae	-	-	-	X
<i>Pourouma</i> sp.	Moraceae	-	-	-	X
<i>Pouteria</i> sp.	Sapotaceae	F	X	X	X*
<i>Protium</i> sp.	Burseraceae	-	-	-	X
<i>Pseudolmedia</i> sp.	Moraceae	-	-	-	X
<i>Rheedia acuminata</i>	Clusiaceae	F	X	-	X
<i>Sapium</i> sp.	Euphorbiaceae	-	-	-	X
<i>Spondias mombin</i>	Anacardaceae	F	X	-	-
<i>Swartzia</i> sp.	Fabaceae	-	-	-	X
<i>Tabebuia</i> sp.	Bignoniaceae	Fl	-	X	X*
<i>Talisia</i> sp.	Sapindaceae	-	-	X	X
<i>Theobroma</i> sp.	Sterculiaceae	-	-	-	X
<i>Urera</i> sp.	Urticaceae	-	-	-	X
<i>Virola</i> sp.	Myristicaceae	-	-	-	X
<i>Zanthoxylum</i> sp.	Rutaceae	-	-	-	X
Epífita no identificada	-	-	X	-	-

La cacería es uno de los principales factores que pueden afectar la densidad y el tamaño poblacional de *Alouatta sara* (Goffard 2003; Goffard *et al.* 2008; Tarifa & Aguirre 2009). En áreas con intensa presión de cacería, como cerca de asentamientos humanos o donde se cosecha la castaña, las poblaciones de primates han sido reducidas o eliminadas (Anderson 1997; Rumiz & Maglianesi 2001). *Alouatta*, al igual que los otros primates grandes presentes en Bolivia (*i.e.* *Ateles*, *Lagothrix* y *Sapajus*) son cazados principalmente como recurso alimenticio, pero también para comercio de crías, ornamento, pesca y por razones mágico/culturales (Anderson 1997; Goffard 2003). Un indicador de la caza de subsistencia son los más de 900 individuos de esta especie registrados durante ocho años por cazadores de seis comunidades indígenas del territorio Takaná sobre el río Beni (Wallace *et al.* 2013), aunque el impacto poblacional de esta cosecha no se puede estimar a priori por la gran extensión del territorio y la falta de otra información relevante.

Otro factor importante que puede afectar la distribución y el tamaño poblacional de *A. sara*, es la degradación del hábitat por diversas actividades humanas. En base a una evaluación preliminar, Goffard & Arroyo-Rodríguez (2011) sugieren que las poblaciones de *A. sara* en Santa Cruz pueden verse negativamente afectadas por la pérdida de árboles grandes usados como fuente de alimento, preocupación que fue mani-

festada específicamente para el caso de la extracción industrial de grandes «higuerones» del género *Ficus* y las poblaciones de monos frugívoros en el norte de Santa Cruz (Felton *et al.* 2013).

Enfermedades como la fiebre amarilla y el parasitismo representan una seria amenaza para las poblaciones de aulladores (Crockett 1998; Holzmann *et al.* 2010; Almeida *et al.* 2012; Moreno *et al.* 2015). Específicamente en Bolivia, gracias al trabajo realizado por el proyecto de Enfermedades Pandémicas Emergentes-PREDICT, en marzo del 2012, en el Parque Ambue Ari - Inty Wara Yasi, municipio de Guarayos Santa Cruz, por primera vez se pudo documentar para Bolivia un brote de fiebre amarilla en monos aulladores rojos (Alandia *et al.* 2015), lamentablemente no se realizó un seguimiento de las poblaciones de aulladores en este sector durante el brote, pero se estima que el impacto en las poblaciones de vida silvestre fue elevado y la mortandad de aulladores continuó durante los meses de abril y mayo (Alandia E. com. pers.). Además, entre el 2011 y 2012 se realizaron análisis parasitológicos en seis aulladores cazados para consumo en la TCO San Jose de Uchupiamonas-PN Madidi, aunque no se detectaron huevos de parásitos en ninguno de los animales muestreados (Alandia E. pers. com.) esto no descarta que el parasitismo pueda tener implicaciones en la salud de los aulladores (Crockett 1998).

DISCUSIÓN

Distribución de *Alouatta sara* y simpatria con otros aulladores

Aunque aparentemente la distribución geográfica de *Alouatta sara* en Bolivia es amplia y ocupa una gran variedad de ecorregiones y diferentes tipos de hábitats (Figura 1), su distribución específica es mucho menor debido a la aparente preferencia de microhábitats. Además de esto, muchas áreas con hábitats aptos han experimentado una extensiva destrucción y fuerte presión de cacería (Anderson 1997; Navarro 2011; Goffard *et al.* 2008). En Bolivia, se estima que durante los años 2000 y 2010, más de 1,8 millones de hectáreas de bosques fueron deforestadas, siendo los bosques chiquitanos y amazónicos los más afectados (Larrea *et al.* 2014). Específicamente en Santa Cruz,

la mayor parte de la selva en el área de distribución potencial de *A. sara*, ha sido desmontada y sustituida por cultivos, pastizales y vegetación serial secundaria, formando paisajes muy heterogéneos (Navarro 2011).

Por otro lado, los límites de la distribución de esta especie no son claros y no se sabe con certeza si todos los aulladores rojos que ocurren en Bolivia pertenecen a *A. sara*. De igual manera, los especímenes tipo reportados como *A. guariba beniensis* en el Beni, pueden ser resultado de una confusión y no de una forma aislada y distinta del resto de los aulladores rojos de Bolivia (Anderson 1997; Wallace & Rumiz 2010) o, podrían tratarse de híbridos de individuos de *A. sara* y *A. caraya* que en esta región aparentemente ocurren simpátricamente (Wallace R. com. pers.). A pesar de que las especies de aulladores

tienen una distribución alopátrica/parapátrica, pequeñas áreas de simpatria han sido detectadas incluyendo zonas de contacto en México, noroeste de Colombia, norte de Argentina y en Brasil (véase Cortés-Ortiz *et al.* 2015b para una revisión) y recientemente se ha confirmado que la hibridación natural entre taxones de monos aulladores (*Alouatta* spp.) en vida silvestre es posible (Bicca-Marques *et al.* 2008; Cortés-Ortiz *et al.* 2007). Esto sostiene la opinión de que el mecanismo de aislamiento reproductivo entre aulladores no evolucionó completamente (Bicca-Marques *et al.* 2008). Por lo tanto, se puede asumir que la formación de híbridos entre *A. sara* y *A. caraya* podría ser posible.

En consecuencia, se precisan de estudios morfológicos y genéticos de *A. sara* a lo largo de su distribución potencial, incluyendo poblaciones del centro de Bolivia y fronterizas para comprender los límites reales de su distribución geográfica, confirmar el estatus específico de las poblaciones fronterizas y entender sus niveles de variación genética. Además de esto, se precisa de muestreos e inspecciones de campo en zonas de contacto entre estas dos especies, para investigar la existencia de indicios que sugieran la presencia de híbridos en estas zonas o la presencia de otras especies de aulladores en Bolivia.

Abundancia y demografía de *Alouatta sara*

Al igual que lo reportado para otras especies de este género (Crockett 1998; Di Fiore *et al.* 2011), las densidades de *Alouatta sara* reportadas para Bolivia varían ampliamente pero son comparables al promedio reportado para el género (*ca.* 50 ind./km², Chapman & Balcomb 1998). Para poblaciones sudamericanas se han reportado densidades que varían desde alrededor de 15 hasta 157 ind./km² para *A. seniculus* (Crockett & Eisenberg 1987; Rudran y Fernández-Duque, 2003) y de 65 a 280 ind./km² para *A. caraya* (Chapman & Balcomb 1998; Zunino *et al.* 2007; Di Fiore *et al.* 2011). Algunos autores han sugerido que, gran parte de la variabilidad en las características de población refleja eventos en la historia reciente del área (Chapman & Balcomb 1998; Crockett 1998). Igualmente Goffard *et al.* (2008) sugieren que las diferencias en la densidad de aulladores rojos encontradas en Santa Cruz, puedan deberse en gran parte al grado de intervención antrópica histórica y actual (*i.e.* presión de cacería, tala selectiva). Asimismo, Freese *et al.* (1982) concluyen que la alta densidad de aulladores reportados para El Triunfo, se debe principal-

mente una larga historia de protección y aislamiento de disturbios humanos y cacería. Esto enfatiza la importancia que tiene considerar la historia de alteración del hábitat para explicar el patrón de distribución y abundancia de primates en paisajes alterados (Chapman & Balcomb 1998). Además, algunos estudios hechos en el género (Rudran & Fernández-Duque 2003; Clarke *et al.* 2002; Chapman & Balcomb 1998; Crockett 1998) sugieren que aparte de las amplias diferencias ecológicas encontradas en los hábitats ocupados por las especies de aulladores, otros factores pueden influenciar la densidad de la población de aulladores. Estos factores incluyen enfermedades, eventos catastróficos y la modificación del hábitat por actividades humanas (Crockett & Eisenberg 1987; Chapman & Balcomb 1998).

El tamaño promedio de los grupos fue similar para diferentes lugares en Bolivia. El tamaño promedio de los grupos y la PHM son comparables a los reportados para poblaciones de aulladores sudamericanos, pero la PIH fue notablemente mayor que las reportadas para *A. seniculus* y *A. caraya* en otras áreas de Sudamérica (Chapman & Balcomb 1998; Rudran & Fernández-Duque 2003; Zunino *et al.* 2007). No existen datos sobre PHM para otras regiones de Bolivia. Por lo tanto, futuros estudios deberían estar enfocados en entender las características demográficas y la dinámica de población de *Alouatta sara* en diferentes tipos de hábitats, además de investigar cuáles son los factores principales que pueden influenciar la densidad y la composición social de esta especie (Garber & Kowalewski 2015).

Uso de hábitat y alimentación de *Alouatta sara*

En Bolivia *A. sara* ocupa una variedad de tipos de hábitats (Wallace & Rumiz 2010). No obstante, parece presentar preferencias por bosques cercanos a corrientes de agua y es escaso o está ausente en otros tipos de bosque aptos para otros primates (Wallace *et al.* 1998, 2000; Goffard 2003). Las bajas densidades reportadas para los bosques de Igapó a lo largo del río Iténez y su ausencia en otros tipos de hábitats podrían ser explicadas por diferencias en la diversidad florística de la zona y la presencia de suelos pobres en nutrientes (Wallace *et al.* 1998, 2000). Otra posible explicación es que en bosques estacionales, los aulladores disponen de corrientes de agua para beber durante los períodos de escasez de lluvias. Por último, cabe destacar que gran parte de las selvas amazónicas pluviestacionales han sido desmontadas

(Navarro 2011) y a menudo los únicos boques existentes son aquellos que bordean las corrientes de agua. Entonces, los grupos de aulladores que viven en estos sitios, independientemente de sus preferencias de hábitat, están confinados a estos fragmentos, que además en gran parte están afectados por una fuerte presión de cacería y tala selectiva (Goffard 2003).

En Bolivia las observaciones sobre los hábitos alimenticios de *A. sara* son insuficientes y no existen estudios que ilustren la variación de la dieta de esta especie. Tampoco se tiene evidencia de cuáles pueden ser los factores principales que puedan determinar la ocurrencia y abundancia de *A. sara* en diferentes tipos de hábitats. Por lo tanto, se requiere de estudios detallados sobre el comportamiento alimenticio, las preferencias y el uso de hábitat en diferentes poblaciones de *A. sara* para poder entender cuáles pueden ser los factores importantes y limitantes en el comportamiento alimenticio y en la preferencia de hábitat; además de estudios comparativos en bosques continuos y fragmentados para poder determinar la flexibilidad y plasticidad que esta especie puede presentar en su papel ecológico y cuál puede ser su respuesta a la fragmentación y a la pérdida del hábitat.

Debido a su amplia distribución y la ocurrencia en diferentes tipo de hábitats, los monos aulladores interactúan con una gran variedad de vertebrados (Cristóbal-Azkarate *et al.* 2015), aunque estas interacciones ocurren en baja frecuencia y están principalmente limitadas a las especies con las que comparten su dieta o que son depredadores potenciales (Cristóbal-Azkarate *et al.* 2015). Las evidencias observadas en Bolivia (*i.e.*

interacciones de *A. sara* con otros grupos de monos aulladores así como con otras especies de primates: *Sapajus aff. cay* y *Saimiri boliviensis*) sugieren que en diferentes situaciones los aulladores pueden competir directamente por alimento con otros primates simpátricos (y posiblemente también con otros vertebrados con los que comparten la dieta, Cristóbal-Azkarate *et al.* 2015) pero en otras, las interacciones pueden ser neutrales (Goffard 2003, Wallace com. per.). La forma en que los aulladores interactúan con otros vertebrados tiene implicaciones ecológicas y de conservación. Entonces, futuras investigaciones deberían centrarse en analizar cuáles son las consecuencias de estas interacciones para *A. sara*, si estas varían estacionalmente y si pueden estar relacionadas con la densidad poblacional y con las características del hábitat.

Consideraciones futuras

Para poder implementar planes de manejo y conservación adecuados para *A. sara* en Bolivia, recomendamos: 1) ampliar el conocimiento de las poblaciones de *A. sara* en todo el rango de su distribución, implementando estudios de largo plazo en áreas perturbadas, 2) monitorear las poblaciones de esta especie en áreas protegidas, 3) fomentar proyectos interdisciplinarios, en conjunto con un sistema de gestión de tierras, que permitan una convivencia equilibrada entre las personas y los aulladores, 4) implementar programas de educación ambiental orientado al público en general pero con énfasis en las escuelas y colegios.

CONCLUSIONES

Aunque el conocimiento de *A. sara* en Bolivia es escaso, los datos reportados representan una valiosa herramienta para analizar el estado de conocimiento de esta especie en Bolivia. A través de lo reportado en esta revisión, se hace presente la urgencia de realizar estudios en la biología, ecología y el comportamiento de *A. sara* para entender el papel ecológico que esta especie desempeña y la plasticidad que puede presentar a los cambios producidos en su medio. Esto constituye una importante herramienta para planes de manejo y conservación de *Alouatta sara* en Bolivia. Por consiguiente, futuras investigaciones deberían centrarse en: 1) estudios morfológicos y genéticos a lo largo de su potencial

distribución para determinar los límites reales de distribución, los niveles de variación genética, la posible ocurrencia de otras especies y la probabilidad de hibridación natural entre *A. sara* y *A. caraya*, 2) realizar estudios sobre la demografía, ecología y comportamiento de esta especie en diferentes tipos de hábitats para determinar cuál es el grado de especialización o flexibilidad y los requerimientos ecológicos mínimos que esta especie necesita para subsistir y, 3) monitorear a largo plazo las poblaciones de aulladores presentes en áreas protegidas y también en áreas disturbadas, para determinar cómo esta especie puede responder a los cambios producidos en su medio.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a los editores por invitarnos a contribuir en este libro y a los dos revisores anónimos que ayudaron a mejorar el manuscrito. Gracias a Rob Wallace de WCS Bolivia por las bases de datos y mapas facilitados y a Erika Alandia por la valiosa información otorgada. A Anthony Rylands, Liliana Cortés, Jurgi Cristóbal y Ximena Vélez por sus aportes de bibliografía e información. A Anke Drawert y su familia que nos respaldaron en el estudio de campo, y por último a Hans, Anja y Marie, que sin su apoyo, paciencia y comprensión no hubiésemos completado este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Alandia E, Suárez AF, Vargas S, Rivera DR, Iñiguez V, Nallar R, Pérez A & M Uhart (2015) Detección temprana de fiebre amarilla en primates de Bolivia – importancia para la conservación y para la prevención de enfermedades zoonóticas de origen silvestre. *Memorias del VII Congreso de Mastozoología en Bolivia*. Sucre Bolivia.
- Almeida MAB, Santos E, Cardoso JC, Fonseca DF, Noll CA, Silveira VR, Maeda AY, Souza RPd, Kanamura C & RA Brasil (2012) Yellow fever outbreak affecting *Alouatta* populations in southern Brazil (Rio Grande do Sul State), 2008–2009. *American Journal of Primatology* 74: 68-76.
- Anderson S (1997) Mammals of Bolivia: Taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 231:1-652.
- Arroyo-Rodríguez V & PAD Dias (2010) Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *American Journal of Primatology* 71:1-16.
- Bicca-Marques JC (2003) How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? En: Marsh LK (ed.) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academics/Plenum Publishers. New York, USA. Pp. 283-303.
- Bicca-Marques JC, Prates HM, Aguiar FRC & CB Jones (2008) Survey of *Alouatta caraya*, the black and gold howler monkey, and *Alouatta guariba clamitans*, the brown howler monkey, in a contact zone, State of Rio Grande do Sul, Brazil: evidence for hybridization. *Primates* 49:246-252.
- Boublil JP, Di Fiore A, Rylands AB, Mittermeier RA & RB Wallace (2008) *Alouatta sara*. The IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org (Consultado el 12-VI-2015).
- Büntge ABS & LW Pyritz (2007) Sympatric occurrence of *Alouatta caraya* and *Alouatta sara* at the Río Yacuma in the Beni Department, northern Bolivia. *Neotropical Primates* 14:82-83.
- Chapman CA & SR Balcomb (1998) Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology* 19:385-403.
- Cortés-Ortiz L, Bermingham E, Rico C, Rodríguez-Luna E, Sampaio I & M Ruiz-García (2003) Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26:64-81.
- Cortés-Ortiz L, Duda TJr, Canales-Espinosa D, García-Orduna F, Rodríguez-Luna E & E Bermingham (2007) Hybridization in large-bodied New World primates. *Genetics* 176:2421-2425.
- Cortés-Ortiz L, Rylands AB & RA Mittermeier (2015a) The taxonomy of howler monkeys: integrating old and new knowledge from morphological and genetic studies. En: Kowalewski MM, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology*. Springer. New York, USA. Pp. 55-84.
- Cortés-Ortiz L, Agostini I, Aguiar LM, Kelaita M, Silva FE & JC Bicca-Marques (2015b) Hybridization in howler monkeys: Current understanding and future directions. En: Kowalewski MM, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology: Progress and Prospects*. Springer. New York, USA. Pp. 107-131.
- Cristóbal-Azkarate J, Urbani B & N Asensio (2015) Interactions of howler monkeys with other vertebrates: A Review. En: Kowalewski MM, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys Developments in Primatology: Progress and Prospects*, Springer. New York, USA. Pp.141-164
- Crockett CM (1998) Conservation biology of genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* 19:549-576.
- Crockett CM & JF Eisenberg (1987) Howlers: variation in group size and demography. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RR & TT Struhsaker (eds.). *Primate Societies*. Chicago University Press, Chicago, USA. Pp. 54-68.
- Dias PAD & A Rangel-Negrín (2014) Diets of howler monkeys. En: Kowalewski MM, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Behavior, Ecology And Conservation*. Springer. New York, USA. Pp.21-56.
- Di Fiore A, Link A & CJ Campbell (2011) The atelines: behavior and socioecological diversity in a New World monkey radiation. En: Campbell CJ, Fuentes AF, MacKinnon KC, Bearder S & R Stumpf (eds.) *Primates in Perspective*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 155-188.
- Endo W, Peres CA, Salas E, Mori S, Sánchez-Vega JL, Shepard GH, Pacheco V & DW Yu (2010) Game vertebrate densities in hunted and nonhunted forest sites in Manu National Park, Peru. *Biotropica* 42(2):251-261.
- Ergueta P & J Sarmiento (1992) Fauna silvestre de Bolivia: diversidad y conservación. En: Marconi M (ed.) *Conservación de la diversidad biológica en Bolivia*. Centro de Datos para la Conservación-Bolivia.La Paz, Bolivia. Pp. 113-164.
- Felton AM, Felton A, Rumiz DI Villaroel N, Chapman CA & DB Lindenmayer (2013) Commercial harvesting of *Ficus timber* – An emerging threat to frugivorous wildlife and sustainable forestry. *Biological Conservation* 159:96-100.
- Freese CH, Heltne PG, Castro N & G Whitesides (1982) Patterns and determinants of monkey densities in Peru and Bolivia, with notes on distributions. *International Journal of Primatology* 3:53-90.
- García JE & F Braza (1988) Censos de *Alouatta seniculus* en la Reserva Biológica del Beni, Bolivia. *Anales del Museo de Historia Natural Valparaíso* 19:111-114.

- García JE & T Tarifa (1988) Primate survey of the Estación Biológica Beni, Bolivia. *Primate Conservation* 9:97-100.
- Garber PA & MM Kowalewski (2015) New challenges in the study of howler monkey behavioral ecology and conservation: where we are and where we need to go. En: Kowalewski MM, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer. New York, USA. Pp.413-428.
- Goffard DA (2003) *Abundancia y composición de grupos de Alouatta sara en sitios con diferentes grados de intervención humana, en Santa Cruz-Bolivia*. Tesis de Licenciatura. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba, Bolivia. 101 pp.
- Goffard DA & V Arroyo-Rodríguez (2011) Vegetation attributes affecting *Alouatta sara* populations in Santa Cruz, Bolivia: a preliminary evaluation. En: Gama L, Pozo-Montuy G, Contreras W & SL Arriaga (eds.) *Perspectivas en primatología mexicana*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco, México. Pp. 207-229.
- Goffard DA, Arroyo-Rodríguez V & LF Aguirre (2008) Poblaciones de monos aulladores (*Alouatta sara*) en cuatro sitios de Santa Cruz, Bolivia. *Mastozoología Neotropical* 15:285-295.
- Gregory T, Carrasco FR, Deichmann JL, Kolowski J & A Alonso (2012) Primates of the Lower Urubamba Region, Peru, with comments on other mammals. *Neotropical Primates* 19(1):16-23.
- Groves CP (1993) Order Primates En: Wilson DE & DM Reeder (eds.). *Mammal Species of The World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., USA. Pp. 243-277.
- Groves CP (2001) *Primate taxonomy*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., USA. 350 pp.
- Heltne PG, Freese C & G Whitesides (1975) A field survey of nonhuman primate populations in Bolivia. Pan American Health Organization. Washington, D.C., USA.36 pp.
- Holzmann I, Agostini I, Areta JL, Ferreyra H, Beldomenico P & MS Di Bitetti (2010) Impact of yellow fever outbreaks on two howler monkey species (*Alouatta guariba clamitans* and *A. caraya*) in Misiones, Argentina. *American Journal of Primatology* 72:475-480.
- Izawa K & G Bejarano (1981) Distribution ranges and patterns of nonhuman primates in Western Pando, Bolivia. *Kyoto University Overseas Research Reports of New World Monkeys*. 2:1-11.
- Larrea D, Rodríguez MA & S Cuéllar (2014) Reforestación y restitución de bosques: reflexiones en el marco de la Ley 337 Síntesis ambiental. Editorial FAN, Santa Cruz, Bolivia. www.fan-bo.org/wp-content/files/policybriefMCF.pdf (Consultado el 7-9-2015).
- Minezawa M, Harada M, Jordan OC & CJ Valdivia Borda (1985) Cytogenetics of Bolivian endemic red howler monkeys (*Alouatta seniculus sara*): accessory chromosomes and Y-autosome translocation related numerical variations. *Kyoto University Overseas Research Report of New World Monkeys* 5:7-16.
- 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.
- Navarro G (2011) *Clasificación de la Vegetación de Bolivia*. Editorial Centro de Ecología Simón I. Patiño-Departamento de Difusión. Santa Cruz, Bolivia. 713 pp.
- Neville MK, Glander KE, Braza F & AB Rylands (1988) The howling monkeys, genus *Alouatta*. En: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho A & GAB Fonseca (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. WWF. Washington, D.C., USA. 2:349-453.
- Painter RLE, Wallace RB & D Pickford (1995) Relative abundances of peccaries in areas of different human pressures within the Beni Biosphere Reserve, Bolivia. *IBEX Journal of Mountain Ecology* 3:49-52.
- Pacheco V, Cadenillas R, Salas E, Tello C & H Zeballos (2009) Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú. *Revista Peruana de Biología*. 16(1):5-32.
- Palminteri S, Powell G, Endo W, Kirkby C, Yu D & CA Peres (2009) Usefulness of species range polygons for predicting local primate occurrences in southeastern Peru. *American Journal of Primatology* 71:1-9.
- Pitman RL (2009) Mamíferos grandes del sudeste de la amazonía peruana. www.fieldguides.fieldmuseum.org/sites/default/files/rapid-color-guides-pdfs/231_Mammals_MdD_1.6_1.pdf (Consultado el 11-10-2015).
- Rudran R & E Fernández-Duque (2003) Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela. *International Journal of Primatology* 24:925-945.
- Ruiz-García M, Cerón A, Pinedo-Castro M & G Gutiérrez-Espeleta (2016) Which howler monkey (*Alouatta*, Atelidae, Primates) taxa is living in the Peruvian Madre de Dios river basin (southern Peru)? Results from mitochondrial gene analyses and some insights in the phylogeny of *Alouatta*. En: Ruiz-García M & JM Shostell (eds.) *Phylogeny, Molecular Population Genetics, Evolutionary Biology and Conservation of the Neotropical Primates*. Nova Science Publisher Inc. New York, USA. Pp. 1-39.
- Rumiz DI & JC Herrera (2000) Wildlife diversity and mahogany logging in bosque Chimanes, Beni, Bolivia: surveying mammals and other vertebrates by line transects, track quadrats, live-trapping, and mist-netting. En: Herrera-MacBryde O, Dallmeier F, Cominsky JA & C Miranda (eds.) *Biodiversidad, conservación y manejo en la región de la Reserva de Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia*. Smithsonian Institution/ MAB Series 4, Washington DC., USA. Pp. 235-264
- Rumiz DI & MA Maglianesi (2001) Hunting impacts associated to Brazil nut extraction in the Bolivian Amazon. *Vida Silvestre Neotropical* 10(1-2):19-29.
- Rumiz DI, Eulert CF & R Arispe (1998) Evaluación de la diversidad de mamíferos medianos y grandes en el Parque Nacional Carrasco (Cochabamba – Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 4:77-90.

- Rumiz DI, Fuentes AF, Rivero K, Santiviáñez JL, Cuéllar E, Misrendino R, Fernández I, Maffei L & AB Taber (2002) La biodiversidad de la Estancia San Miguelito, Santa Cruz, Bolivia: Una justificación para establecer reservas privadas de conservación. *Ecología en Bolivia, Documentos, Serie Biodiversidad* 1:1-68.
- Rylands AB & RA Mittermeier (2009) The diversity of the NewWorld Primates (*Platyrrhini*): An annotated taxonomy. En: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW & B Strier (eds.) *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer. New York, EE. UU. Pp 23-54.
- Rylands AB, Mittermeier RA & E Rodriguez-Luna (1995) A species list for the New World primates (*Platyrrhini*): Distribution by country, endemism, and conservation status according to the Mace-Land system. *Neotropical Primates* 3:113-160.
- Rylands AB, Schneider H, Langguth A, Mittermeier RA, Groves CP & E Rodriguez-Luna (2000) An assessment of the diversity of New World primates. *Neotropical Primates* 8(2):61-93.
- Stanyon R, Tofanelli S, Morescalchi MA, Agoramoorthy G, Ryder OA & J Wienberg (1995) Cytogenetic analysis shows extensive genomic rearrangements between red howler (*Alouatta seniculus*, Linnaeus) subspecies. *American Journal of Primatology* 35(3):171-183.
- Tarifa T & LF Aguirre (2009) Mamíferos. En: Ministerio de Medio Ambiente y Agua. *Libro rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia*. La Paz, Bolivia. Pp 419-571.
- Ten S, Liceaga I, González M, Jiménez J, Torres L, Vázquez R, Heredia J & JM Padiál (2001) Reserva inmovilizada Iténez: primer listado de vertebrados. *Revista Boliviana de Ecología*. 10:81-110.
- Vargas J, Ríos B & R Tejada (2002) *Diagnóstico de mamíferos del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi*. Diagnóstico de Biodiversidad- Mamíferos. Plan de Manejo Madidi. 45 pp.
- Wallace RB & DI Rumiz (2010) Atelidae. En: Wallace, RB, Gómez H, Porcel ZR & DI Rumiz (eds.) *Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia*. Editorial Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Pp. 331-366.
- Wallace RB, Painter RLE & AB Taber (1998) Primate diversity, habitat preferences, and population density estimates in Noel Kempff Mercado National Park, Santa Cruz Department, Bolivia. *American Journal of Primatology* 46:197-211.
- Wallace RB, Painter RLE, Rumiz DI & AB Taber (2000) Primate diversity, distribution and relative abundances in Rio Blanco y Negro Wildlife Reserve, Santa Cruz Department, Bolivia. *Neotropical Primates* 8:24-28.
- Wallace RB, López-Strauss H, Mercado NI & ZR Porcel (2013) Base de datos sobre la distribución de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia. *DVD Interactivo*. Wildlife Conservation Society. La Paz, Bolivia.
- Zunino GE, Kowalewski MM, Oklander L & V González (2007) Habitat fragmentation and population size of the black and gold howler monkey (*Alouatta caraya*) in a semideciduous forest in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 69(9):966-975.

The ecology of *Callimico goeldii*: Insights from mixed species groups with tamarins (*Saguinus labiatus* and *Leontocebus weddelli*) in Brazil and Bolivia

Leila M. Porter*¹ and Jennifer A. Rehg²

¹Department of Anthropology, Northern Illinois University, DeKalb, IL 60115, USA.

²Department of Anthropology, Southern Illinois University Edwardsville, Edwardsville, IL 62025. USA.

*lporter@niu.edu

Abstract

Callimico goeldii (callimico) forms mixed species groups (MSGs) with tamarins, *Saguinus labiatus* and *Leontocebus weddelli*. MSGs may provide foraging or antipredation benefits but also potentially impart opportunity costs or increase competition. To identify the benefits and costs of MSGs for callimico we examined participation in MSGs with regard to seasonality, habitat, activity patterns and diet at two field sites. We compared 2,332 hours of data collected in Northwestern Bolivia from 1998-2003, with 420 hours of data collected in Western Brazil from 1999-2003. This comparison suggests the primary benefit of MSGs for callimico is expansion of their foraging niche into higher canopy levels for fruit resources. Additionally, we found foraging compatibility restricts MSGs: participation is lower during months when the diet of callimicos contains large proportions of fungi, a food resource concentrated in certain habitats and rarely consumed by the tamarins. Further studies of other callimico populations are needed to confirm if these patterns persist across its range and with other tamarin species.

Resumen

La ecología de *Callimico goeldii*: Perspectivas desde la formación de grupos de especies mixtas con tamarinos (*Saguinus labiatus* y *Leontocebus weddelli*) en Brasil y Bolivia

Callimico goeldii (callimicos) forma grupos de especies mixtas (GEMs) con tamarinos silvestres, *Saguinus labiatus* y *Leontocebus weddelli*. Los GEMs pueden proveer beneficios de forrajeo y antidepredatorios, pero al mismo tiempo pueden originar costos oportunistas o incrementar la competencia. Para identificar los costos y beneficios de los GEMs para los callimicos, examinamos esa relación (GEMs) con respecto a la estacionalidad, hábitat, patrón de actividades y dieta en dos sitios de campo. Comparamos 2.332 horas de datos recolectados al noroccidente de Bolivia entre 1998 y 2003, con 420 horas de datos recolectados al oeste de Brasil entre 1999 y 2003. Esta comparación sugiere que el principal beneficio de los GEMs con callimicos es la expansión del nicho de forrajeo hacia las partes altas de la canopia en procura de frutas.

Key words

Leontocebus, niche, polyspecific association, *Saguinus*.

Palabras clave

Leontocebus, nicho, asociaciones poliespecíficas, *Saguinus*.

Además, se encontró que la compatibilidad del forrajeo restringe a los GEMs: por un lado, la participación de los callimicos es menor durante los meses que tiene mayores proporciones de hongos (*fungi*) en la dieta, o por otra parte, cuando los recursos alimenticios se concentran en algunos hábitats raramente consumidos por los tamarinos. Futuros estudios con otras poblaciones de callimicos se requieren para confirmar si los patrones persisten a lo largo de su distribución y con otras especies de tamarinos.

INTRODUCTION

Some animals coordinate their activities with individuals or groups of other species. These groupings, known as polyspecific associations or mixed species groups (MSGs), which occur commonly in many taxa of fish, birds, and mammals, can be temporary and flexible or long-lasting and stable (Morse 1977; Stensland *et al.* 2003). Among primates, MSGs are well documented among the cercopithecines (Teelen 2007), between *Cebus* and *Saimiri* (Pinheiro *et al.* 2011), and among the callitrichines (Tisovec *et al.* 2014), and have also been reported in some other primates (Astaras *et al.* 2011; Eppley *et al.* 2015).

MSGs allow for direct comparisons of the behavior and ecology of the species involved, and therefore are useful for identifying similarities and differences between the species' diets, use of forest strata and locomotion. These types of comparisons can help us to understand the role of competition on shaping a species' use of its habitat and other related niche concepts (Ganzhorn *et al.* 1999; Algar *et al.* 2011). In addition, as MSGs may be more fluid and less cohesive than a single species group, it is possible to examine the behavior of individuals when they are in larger groups (MSGs) as compared to when they are alone or in smaller single-species groups. As such, MSGs provide an interesting opportunity to test the costs and benefits of forming social groups (Buzzard 2010).

In this chapter, we focus on the costs and benefits of MSGs among three species of callitrichines, *Callimico goeldii*, *Leontocebus weddelli* and *Saguinus labiatus*, with the goal of using these associations to better understand the ecology of *Callimico* (hereafter referred to as "callimico"). MSGs may be costly if they result in increased contest or scramble competition for individuals (Buzzard 2010), or if they require some or all of its members to modify their foraging patterns resulting in reduced feeding efficiency (Gautier-Hion *et al.* 1983). These potential costs may be offset by increasing foraging oppor-

tunities or enhancing foraging success obtained by niche expansion or improved detection of resources (Stensland *et al.* 2003). Furthermore, MSGs may allow for enhanced detection of predators, as a larger group may have more individuals to see or hear predators and/or MSGs may be more efficient at detecting predators in different levels of the forest than a smaller single species group (Oliveira & Dietz 2011). In turn, reduced predation risk may allow individuals to spend less time engaged in vigilance behaviors and more time engaged in other activities such as feeding (Cords 1990).

Callitrichines are small-bodied (110-620 g) (Smith & Jungers 1997) platyrrhines characterized by several biological traits that distinguish them from other New World monkeys, including claw-like nails (tegulae) and postpartum estrus (Digby *et al.* 2011). Their geographic distribution extends from Panama to Northern Argentina and throughout the lowlands of the Amazon basin (Digby *et al.* 2011). The callitrichines include monkeys in the genera *Cebuella*, *Callithrix*, *Mico*, *Leontopithecus*, *Saguinus*, *Leontocebus*, and *Callimico* (Buckner *et al.* 2014; Rylands *et al.* 2016).

Callimicos are among the most shy and cryptic of the callitrichines: they inhabit the forest understory and are all-black in coloration (Porter 2004; Porter & Garber 2004). Their geographic distribution extends from Colombia to Northern Bolivia (Figure 1) and they are sympatric with one or more species of *Leontocebus* throughout this region, as well as *Saguinus* and *Cebuella* (Rylands *et al.* 2009; Buckner *et al.* 2014). Despite their broad geographic distribution, populations are discontinuous and at low densities, and this may reflect callimico's preference for certain types of habitats, such as bamboo (Izawa 1979; Porter 2006). Like other callitrichines, callimicos consume fruits, insects and exudates (Porter 2001b; Rehg 2006a; Porter *et al.* 2007), and like some species of *Callithrix* they consume large quantities of fungi, particu-

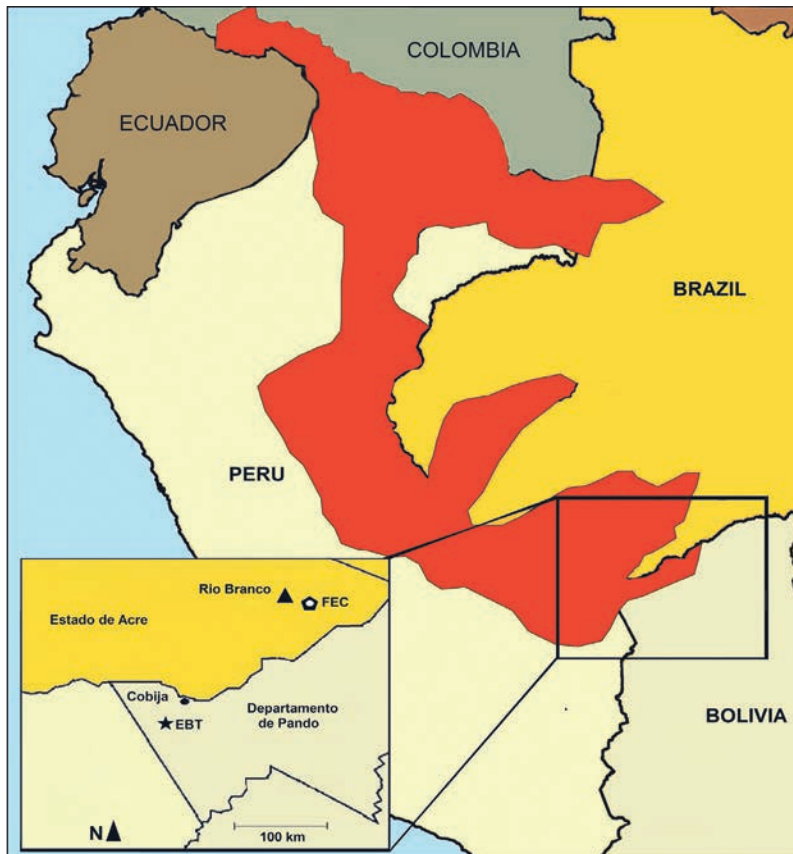


Figure 1. Map of the geographic range of *Callimico goeldii* (indicated by the red area: adopted from the IUCN Red List of Threatened Species 2015) and the study sites (FEC = Fazenda Experimental Catuaba; EBT = Estación Biológica Tahuamanu).

larly in the dry season (Porter 2001b; Rehg 2006a; Porter & Garber 2010). Callimicos form groups of 3 - 9 individuals, which generally include one breeding female, her offspring, and two or more adult males (Porter *et al.* 2001; Porter & Garber 2009).

and larger-bodied species, which are divided into two genera, *Leontocebus* and *Saguinus* respectively (Buckner *et al.* 2014; Rylands *et al.* 2016). In addition, recent molecular phylogenies of the smaller-bodied tamarins (Matauschek *et al.* 2011) indicate the taxa that had been recog-

Callimicos have been studied at the Southern end of their distribution range in the Department of Madre Dios, Peru; Department of Pando, Bolivia; and in the state of Acre, Brazil (Table 1). In this area, callimicos form MSGs with *Leontocebus weddelli*, *Saguinus labiatus* and *Saguinus imperator*. Callimicos are sympatric with a number of other tamarins in different parts of their range, including *S. mystax*, *S. imperator*, *L. nigricollis*, *L. tripartitus*, *L. nigrifrons*, *L. lagonatus*, *L. fuscicollis*, *L. illegeri* and *L. leucogenys* (Matauschek *et al.* 2011; Watsa *et al.* 2012), but it is currently unclear if they form MSGs with all of these species. For example, in surveys of primates carried out in the Pucacuro National Reserve, located at Northern Peru, callimicos were never observed in MSGs with sympatric tamarins (Pedro Perez-Peña, personal communication), suggesting MSGs may be less common in this population. For this chapter, therefore, we will focus on the associations among callimicos with *Leontocebus weddelli* and *Saguinus labiatus*, as these are the only well documented MSGs.

The tamarins include smaller-bodied

Table 1. MSGs between callimicos (Cg) and *Leontocebus weddelli* (Lw), *Saguinus labiatus* (Sl) and *Saguinus imperator* (Si).

Site	Tamarin species	Duration of study (mo)	Time in MSGs	Reference
Unspecified location, Pando, Bolivia	Lw, Sl	3	44% of observations with one or both tamarins	Pook and Pook, 1982
Planchon, Pando, Bolivia	Lw, Sl	0.25	During every encounter with Cg both tamarins were also present	Buchanan-Smith, 1991
Bella Flor, Pando, Bolivia	Lw, Sl	1.5	-	Christen and Geissmann, 1994
Virazon, Pando, Bolivia	Lw, Sl	3	-	Christen, 1998
Manu, Madre de Dios, Peru	Lw, Si	2	Cg were observed with both tamarins on 11 days	Barry, 2002
Estación Biológica Tahuamanu, Pando, Bolivia	Lw, Sl	12	In 53% of observations of Cg one or both tamarins were present	Porter, 2001a
Estación Biológica Tahuamanu, Pando, Bolivia	Lw, Sl	12	In 81% of observations of Cg, one or both tamarins were present	Porter and Garber, 2007
Fazenda Experimental Catuaba, Acre, Brasil	Lw, Sl	18	In 61% of observations of Cg, one or both tamarins were present	Rehg, 2006a

nized as subspecies should be elevated to the species level. As a result, the taxon *Saguinus fuscicollis weddelli*, under these new revisions, is recognized as *Leontocebus weddelli weddelli* (Rylands *et al.* 2016). *L. w. weddelli* consumes exudates, nectar, insects and fruits, and its consumption of exudates increases during the dry season (Yoneda 1981; Goldizen *et al.* 1988; Porter 2001b). Mean group sizes for these monkeys are about 5 - 6 animals, and groups generally contain 1 - 2 adult females and 2 adult males (Goldizen & Terborgh 1989; Garber *et al.* 2016).

Saguinus labiatus labiatus is one of the larger tamarins (529 g) (Smith & Jungers 1997). Like *L. w. weddelli*, it consumes exudates, nectar, fruit and insects (Yoneda 1981; Buchanan-Smith 1991; Porter 2001b; Rehg 2006a). It differs from *L. w. weddelli* in its more frequent use of the middle canopy (Buchanan-Smith *et al.* 2000; Porter 2004), and in its greater reliance on nectar during the dry season (Porter 2001b). *Saguinus l. labiatus* groups contain 3 - 10 individuals, and groups generally contain 1 - 2 adult females and 2 - 3 adult males (Suarez 2007).

L. w. weddelli and *S. l. labiatus* (hereafter referred to as *L. weddelli* and *S. labiatus*, or collectively called “tamarins”) form frequent MSGs with each other, and these associations occurred during 84% of observations during a five month study in Northwestern Bolivia (Buchanan-Smith 1999), and >90% of observations in a study in Brazil (Rehg 2006a) covering 18 discontinuous months. Generally, one group of *Leontocebus* and one group of *Saguinus* share a common home range with each other, and this shared home range is stable over

time (Buchanan-Smith 1999). The tamarins may include callimicos in their MSGs inside areas where callimico are sympatric, but the discontinuous distribution range of callimico results in many areas of the tamarins’ distribution range, where callimicos are absent (Yoneda 1981; Buchanan-Smith 1999).

To identify the benefits and costs of MSGs for callimicos, we examined patterns of MSGs participation with regard to seasonality, habitat, activity patterns and diet at two field sites, one in Northwestern Bolivia (Porter 2001a; Porter & Garber 2007) and one in Western Brazil (Rehg 2003; Rehg 2006a). We also examined behaviors related to forming and maintaining MSGs and other interspecific interactions. These data were evaluated with respect to the hypotheses that MSGs decrease predation risk, provide foraging advantages and increase feeding competition. It is expected MSGs will occur more often in the contexts which provide benefits for this species and they will disband when there are no advantages or if the costs of the associations become too great. Specifically, we aimed to address the following questions:

1. Does *Callimico* obtain foraging benefits from participating in MSGs?
2. Does *Callimico* receive enhanced predator protection while in MSGs?
3. Do MSGs of *Callimico* and tamarins results in increased scramble or contest competition?
4. Are MSGs of *Callimico* and tamarins constrained by foraging compatibility among species?

METHODS

Estación Biológica Tahumanu

Research was conducted in Northwestern Bolivia, in the Department of Pando, at the Estación Biológica Tahumanu (EBT), formerly known as San Sebastian (Porter 2001a), 2 km North of Río Tahumanu (11° 24’ S, 69° 06’ W: Figure 1). The forest is representative of sandy-clay forests of the South and Southwestern Amazon Basin (Alverson *et al.* 2000) and it experiences pronounced dry and rainy seasons. Total rainfall for the study periods, was 1970 mm from April 1998 - March 1999, and 2,001 mm from September 2002 - August 2003. We consider the wet

season to last from November - April, and the dry season from May - October. There are eleven species of primates in the study area and many species of large predators including jaguars (*Panthera onca*), ocelots (*Felis concolor*), margays (*Felis pardalis*), tayras (*Eira barbara*), harpy eagles (*Harpia harpyja*) and tree boas (*Corallus hortulanus*).

In the first study at the EBT, Leila Porter (LP) and her assistants habituated one group of callimicos during a 7-mo period. They collected observational data on this group from April 1998 - March 1999, using group scans at 5 min intervals on 7 - 14 days each month, obtaining a total of 957 hours of obser-

vations. During each scan they recorded the behavior, height class use and habitat type use of each member of the group. They recorded when the callimicos were in MSGs with one or both tamarin species, using presence-absence sampling between each 5 min scan. Two species were considered to be in MSGs, if at least one individual of another species was within 15 m of the study group (Porter 2001a).

In the second study at the EBT, LP and her research team habituated a second group of callimicos during a 6-mo period. Then, from October 2002 - August 2003, they collected data on a focal animal, using point samples at 5 min intervals. In total, they collected 1,375 hours of data over 162 days. As in the 1998 - 1999 study, they recorded the activity, height use and habitat use of studied animals. Furthermore, they used the same presence-absence sampling between each 5 min point samples to record MSGs. However, they used 25 m as the distance criterion for considering callimicos to be in MSGs with another species (Porter & Garber 2007).

Fazenda Experimental Catuaba

The Fazenda Experimental Catuaba (FEC) is managed by the Universidade Federal do Acre (UFAC) as a research facility. It is located about 25 km East of the Rio Acre and the city of Rio Branco (10° 04' S, 67° 36' W) in Acre, Brazil (Figure 1). This region of Brazil receives an average of approximately 2,000 mm of rain annually, 40% falls during the principal wet season

from January - March, and there is also a marked dry season from June - August (IMAC 1991). Average monthly precipitation amounts vary from less than 50 mm in the dry season to nearly 300 mm in the wet season (NCDC). For data analysis, October - March was designated as a greater wet season period and April - September as a greater dry season period. The site was previously an active serengeiro (rubber-tapper) site, due to past use patterns and proximity to the city it is heavily disturbed. At the time of the research, the forest was in various stages of succession. Nine species of primates were present at the site: larger atelids (*Alouatta* and *Ateles*) appeared to have been locally eliminated. Predators at the FEC included coati (*Nasua nasua*), tayra (*Eira barbara*), bicolored hawk (*Accipiter bicolor*), crested eagle (*Morphnus guianensis*), collared forest falcon (*Micrastur ruficollis*), as well as constrictors and vipers.

The research occurred discontinuously over 4 years, including parts of one wet season and multiple dry seasons: September 1999 - March 2000, December 2000, June - August 2002 and June - August 2003. Jennifer Rehg (JR) collected data primarily on a single callimico group associating with a MSG of tamarins, using instantaneous sampling at 5 min intervals to record observations of at least one individual of each species present. Collected data included MSG status, habitat type, height and activity. Association was defined as the proximity of one or more individuals of different species within 25 m of each other. Observation periods ranged from few minutes to over ten hours, for a total of approximately 420 hours of data.

RESULTS

Benefits of mixed species groups (MSGs)

At the EBT, the callimicos were most often responsible for forming MSGs as indicated by their initiation of contact calls with the tamarins, in 66% of the instances of MSGs formation (N = 109 encounters) (Porter 2001a). In contrast, *S. labiatus* most often led group movement and changes in activity (traveling, resting and feeding) and callimicos led least often (Porter & Garber 2007). *Ad libitum* notes on MSGs at the FEC indicate that when the species were moving in succession, callimicos most often trailed during travel and were the last to enter larger fruit trees, while *S. labiatus*

typically led movement in foraging and traveling (Rehg 2003). These behaviors suggest callimicos were at least partly, if not primarily, responsible for maintaining the association. This could be interpreted as evidence that callimicos receive greater benefit from forming groups with the tamarins than vice versa. At both sites, *S. labiatus* and *L. weddelli* more consistently participate in MSGs with each other than with callimicos, indicating the tamarins may gain less from associating with a third species and consequently expend less energy to maintain MSGs with the callimicos.

One benefit callimicos may receive from MSGs is greater access to foods by using higher strata of the for-



a *S. labiatus* *L. weddelli* *C. goeldii*

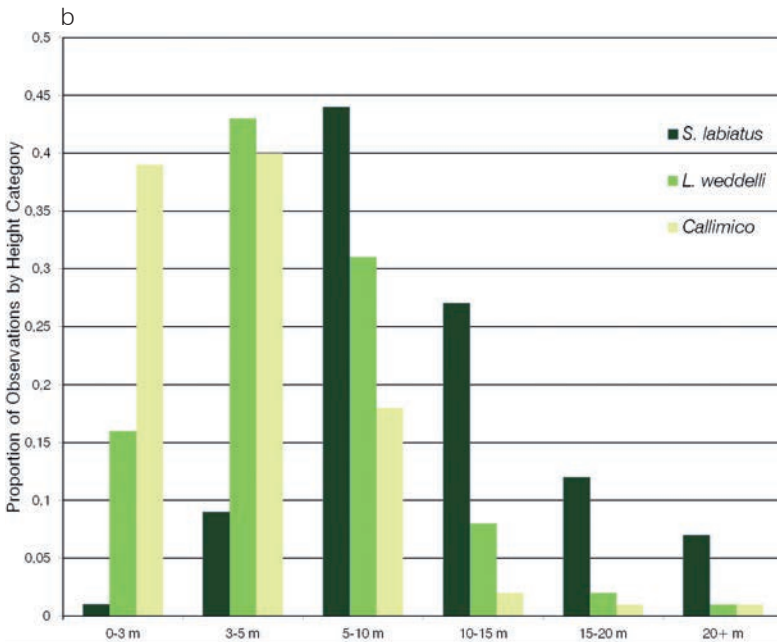


Figure 2. Height use differences among species at the FEC. Photographs by Noel Rowe.

est. Callimicos demonstrate a general preference for the forest understory (mean height 4 m), whereas *L. weddelli* and *S. labiatus* are found in higher strata (mean height 7 m and 14 m respectively) (Porter 2004; Rehg 2003; Figure 2). As a result, inside MSGs there is often vertical stratification, with callimicos traveling in the understory below *L. weddelli*, which in turn travel below *S. labiatus* which occupy the middle to upper canopy (Rehg 2003; Porter & Garber 2007). During all of our studies, callimicos were at higher strata of the forest while eating fruits than while engaged in other activities (Porter 2001b; Rehg 2003; Porter & Garber 2007). In addition, throughout one study year at the EBT, callimicos were on average higher in primary forest (4.0 m *vs.* 3.2 m)

when in MSGs than alone (Porter 2001a). This same trend was observed in a second study at the EBT and the FEC; however, the differences in height use while in and out of MSGs were not statistically significant (Porter 2001a; Rehg 2003). There is partial evidence that callimicos shift their foraging to higher forest strata, which may increase their access to fruit and other resources. This shift indicates niche convergence with the tamarins, in particular during fruit feeding. Even so, to more directly test about the feeding benefits of MSGs, data on nutritional intake of callimicos in and out of MSGs are needed.

At the EBT, the study groups of callimicos had home ranges of approximately 114 and 150 ha, with each area including the home ranges of as many as eight different tamarin groups (Porter 2001a; Porter & Garber 2007). As a result of their smaller home range sizes, the tamarins might be better able to monitor the availability of fruit resources as compared to callimicos. This might explain why the callimicos more often followed the tamarins than vice versa at the EBT. A similar explanation has been used to justify *Saimiri* associations with *Cebus*: *Saimiri* groups with large ranges follow *Cebus* groups using smaller ranges to take advantage of their knowledge of local fruiting trees (Terborgh 1983, Podolsky 1990). In contrast, at the FEC, the study group of callimicos shared a 50 - 60 ha home range with just one group of *S. labiatus* and *L. weddelli* (Rehg 2003; Rehg 2006b; Figure 2b). Consequently, at the FEC home

range size would not account for species differences in resource knowledge. Nevertheless, callimicos at the FEC may still receive additional foraging benefits from the tamarins.

As the tamarins, in particular *S. labiatus*, move at greater heights, they may be more likely to detect ripe fruits in mid and upper canopy trees and vines than callimicos. As a result, callimicos may forage for other foods (e.g. insects and fungi) in the understory and ascend only to feed on fruits after the tamarins have detected them. Thus, the MSGs might provide resource information to callimicos without increasing their travel and foraging costs through vertical movement. Additionally, callimicos may benefit by eating food items knocked to the ground by the tamarins. Callimicos prefer the understory and will feed on fruits or pod exudates that have fallen to the ground from mid to upper canopy trees, including items dislodged from feeding tamarins (Porter *et al.* 2008). Similarly, terrestrial mammals, such as antelopes and deer, are known to be associated with primates to feed on items they drop during arboreal foraging (Heymann & Hsia 2015).

In addition to foraging benefits, callimicos may profit from MSGs by reducing their predation risk. Tamarins and callimicos respond to the alarm calls of each other, and increasing group size through associations, they may improve chances of early predator detection for the entire MSG. Vertical stratification among callimicos and the tamarins potentially allows the species to detect different types of predators, something suggested as a benefit for guenon MSGs (Cords 1990). Based on their patterns of forest strata use, callimicos are more likely to encounter terrestrial predators, whereas tamarins—in particular *S. labiatus*—might be the first to detect raptors. In addition, dark fur coloration of callimicos could increase its crypticity in the understory, it could make the monkeys more conspicuous in canopy tree crowns (Kamilar & Bradley 2011). As a consequence, callimicos may only risk ascending into the forest canopy while in larger groups to decrease their overall probability of capture. Despite their potential anti-predation benefits, no studies have yet demonstrated clear differences in attack rates or kills by predators on callitrichines in MSGs and alone (Garber & Bicca-Marques 2002). This is not surprising, given the possible deterrent effect of human observers on predators.

Predation risk has also been evaluated through vigilance behaviors of the primates, such as scanning

frequency or duration (Cords 1990). The assumption is that scanning in general is an energetic expense, and the effectiveness of visual searching for possible predators and foraging or feeding efficiency cannot both be optimized at the same time. It is expected then, individual scanning rates will decrease, if they can be reduced without increasing individual risk. Contrary to this expectation, Porter (2001a) and Porter & Garber (2007) found no change in scanning rates for callimicos at the EBT in MSGs and alone. However, callimicos may be scanning not just for predators, but to keep track of group mates and to find food. Our results suggest scanning may not be a useful proxy for evaluating predation risk and/or MSGs do not improve predator detection sufficiently to cause changes in visual vigilance.

Costs of mixed species groups (MSGs)

At both the EBT and the FEC the frequency with which callimicos formed MSGs varied by month: in two studies, MSGs were significantly more frequent in the wet season months (Porter 2001a; Rehg 2006a), but in a third study, they were more frequent in the dry season months of July and August (Porter & Garber 2007). These data suggest the benefit/cost ratio of associating may change by group, month and year. In particular, the compatibility of foraging strategies of callimicos and tamarins may influence their association time.

Fungus is one of the main supplementary resources used by callimicos in the dry season, when fruits are scarce (Porter 2001b; Rehg 2006a; Porter & Garber 2010). One type of fungus consumed by callimicos grows on bamboo (*Ascopolyporus*) and another commonly consumed type (*Auricularia*) grows on dead wood (Hanson *et al.* 2006). The diet of callimicos during some dry season months may be up to 63% fungi, whereas the tamarins' consumption of fungi in any month is less than 1% (Porter 2001b; Rehg 2006a). Consequently, during periods when callimicos rely heavily on fungi, their foraging patterns may diverge from those of the tamarins and make MSGs difficult to maintain.

In some areas, callimicos may additionally feed on exudates as a dry season resource. For example, during the dry season exudates formed 10% of the callimicos diet at the FEC (Rehg 2006a) and 13% of their diet at the EBT in 2002 (Porter *et al.* 2008). In contrast, the diet of callimicos at the EBT in 1998 was less than 5% exudates (Porter 2001b). Tamarins like callimicos, also

consume exudates when fruits are scarce. For example, the diet of *L. weddelli* during the month of April at the EBT was 50% exudates (Porter 2001b). Thus, callimicos may be able to maintain MSGs more frequently in areas where their diets overlap those of the tamarins. Indeed, data from the 1998 study at the EBT showed the frequency with which MSGs were formed corresponded closely with dietary overlap: months of high dietary overlap were also the months of high association (Porter 2001a). This supports the conclusion that MSGs are constrained, at least partially, by foraging compatibility.

One reason dietary divergence may constrain MSGs is that food like fungi may be located in different habitats than other foods. At the EBT in 1998, for example, callimicos were more often found in bamboo while alone (16% of observations) than while in MSGs (3%) and they were found more often in stream edge forest while alone than while in MSGs, particularly in the dry season (alone 12%, associated 3%) (Porter 2004). Similarly at the FEC, callimicos were found in bamboo forests (alone 18%, associated 8%) and in tree fall areas (alone 18%, associated 6%) more while alone than in MSGs, and they were found more often in primary forest while in MSGs (37%) than while alone (17%) (Rehg 2006b). At the EBT, Hanson (2000) showed fungi were more abundant in greater quantities in areas near water, along streams or rivers, and on bamboo culms and tree falls. These differences in habitat use between the callimicos and the tamarins likely result from their search for fungi, and the differences in habitat use become more exaggerated in months when callimico mycophagy increases.

In addition to incompatibility in foraging behaviors, callimicos may reduce the time they spend in MSGs

due to feeding competition with the tamarins. Evidence from both the EBT and the FEC indicates instances of overt agonism, including obvious displacements, between individuals of different species in the MSGs is extremely low. For example, at the FEC observed agonism (not including subadult food begging) occurred at a rate of less than one interaction per hour for all three species combined, and a third of these events were interspecific. In all these cases, adult *S. labiatus* displaced adult callimicos or *L. weddelli* from a feeding “perch” for plant foods, following a pattern observed in MSGs of tamarins, in which the larger species (*S. labiatus*, *S. mystax*, or *S. imperator*) are dominant to *L. weddelli* (Heymann & Buchanan-Smith 2000). At the EBT, callimicos and *L. weddelli* engaged in aggressive interactions on 39% of observation days, but as these episodes were brief, they formed less than 1% of observations. Data from both the EBT and the FEC, therefore indicate low levels of interspecific contest competition. Although contests over food are infrequent, competition may still be a factor in MSGs.

Tamarins and callimicos feed on many smaller understory plant taxa, which have piecemeal fruiting patterns, and on exudates produced in localized areas on trees (Terborgh 1983; Porter *et al.* 2008). These resources can provide limited foraging access and be quickly depleted, so more (or all) of the resource can be consumed by the individuals who first encounter the resource or are able to displace others (Peres 1996; Rehg 2010). There are indications that resource “patch size” is related to the number of species simultaneously feeding on plant resources in these MSGs (Rehg 2010). Accordingly, especially when fruit resources are scarce, scramble competition in MSGs may also be costly for callimicos, in particular if they are trailing in group movement.

DISCUSSION

Despite differences in data collection methods and field site characteristics, common features of the behavior and ecology of the callimicos and tamarins characterized MSGs in our studies. Data from both sites indicate callimicos benefit from MSGs with tamarins through expansion of their foraging niche. Callimicos forage at higher levels of the canopy while with the tamarins thereby facilitating their ability to feed on ripe fruit. As tamarins travel at higher levels than the callimicos, the tamarins may find foods located in the middle and upper

canopy more frequently, providing information on resource availability to the callimicos. Similarly, McGraw & Bshary (2002) argued that MSGs allowed for niche expansion for the arboreal red colobus and Diana monkeys, when they traveled with the terrestrial mangabeys: red colobus monkeys ate significantly more termite mound earth near the forest floor while with mangabeys than while alone. Similarly, callimicos appear to receive foraging benefits through niche expansion and possibly fruit detection while traveling with tamarins.

Table 2. Variation in MSGs, mycophagy and exudatory between seasons.

Site: Year	Monthly % of time in MSG wet season: min-max	Monthly % of time in MSG dry season: min-max	% mycophagy dry season months min-max or mean	% exudatory dry season months min-max or mean
EBT: 1998	51-89	13-61	23-63	2-5
EBT: 2002	53-88	43-94	41	22
FEC: 1999-2003	27-100	24-66	63	10

In addition, at least at the EBT where callimico home ranges are roughly five times larger than the tamarins home ranges, the tamarins may have more detailed knowledge of resource availability than the callimicos. *L. weddelli* has been shown to frequently reuse the same travel paths at this site, providing them with the opportunity to continuously monitor resource availability and fruiting cycles (Porter & Garber 2013). Callimicos may be able to follow tamarins to ripe fruits and exudate sites, allowing them to forage more efficiently. If callimicos profit from MSGs mostly through feeding benefits, then we expect MSGs will be most frequent in other populations where the diet of callimico and tamarin have the greatest overlap, and least frequent where their diets diverge most. Studies of callimicos in other parts of their geographic range are necessary to further explore this hypothesis.

It is more difficult to assess whether callimicos benefit from MSGs by reducing their risk of predation. Callimicos may move higher in the canopy while in MSGs, simply because they find more food while they are with the tamarins. However, they may also move in higher strata of the forest because their risk of predation in the upper levels of the canopy is lower while in association with the tamarins. Studies of mammalian predators at a site in an Atlantic Coastal forest of Brazil, show that primates are frequently consumed by pumas and ocelots (Santos *et al.* 2014). Capuchin monkeys may also prey on tamarins and callimicos, as capuchins appear to be a major predator of other callitrichines in the forests of Northeastern Brazil (Hilario & Ferrari 2015). In addition, raptors and birds have been documented to eat primates, including callitrichines, across the Neotropics (Miranda 2015; McGraw & Berger 2013). Therefore, studies of the predators at the EBT and the FEC, particularly smaller bodied predators (Libório & Martins 2013) are needed to better determine the predation risks the tamarins and callimicos face at these sites.

If lowered predation risk is a significant benefit callimicos receive from MSGs, it is less clear why the frequency of MSGs vary seasonally. Perhaps the costs of associating in the dry season outweigh any anti-predation benefits gained in MSGs. Alternatively, the reproductive condition of the callimicos, or the presence of infants, could be intrinsic factors that affect predation risk. Travel and foraging as well as ability to avoid predators, may be slowed for pregnant females, infant carriers, infants and juveniles, resulting in increased predation risk. For example, it has been proposed that *Saimiri* infants are at greater risk of predation than older animals, and tight synchronization in seasonal breeding of squirrel monkeys is an adaptation to reduce this risk and/or the costs of vigilance (Boinski 1987). Furthermore, Oliveira & Dietz (2011) found that the golden-headed lion tamarin (*Leontopithecus chrysomelas*) associated with the Wied's marmoset, *Callithrix kuhlii*, during the first month postpartum, a pattern they propose is due to increased predation risk for groups with infants. It would be interesting to examine the frequency of MSGs with regards to reproductive patterns or group composition to determine if the presence of these more vulnerable individuals affects MSGs in callimicos. If there is an anti-predation function, increased predation risk might result in greater tendencies to associate. On the other hand, if the different species are not well synchronized in breeding, a group with infants or juveniles may not be able to keep up as well, or might not be a desirable association partner.

The callimicos at the EBT and the FEC vary considerably in their home range sizes (almost 3-fold), and these differences result in the callimicos associating with just one group each of *Saguinus labiatus* and *L. weddelli* at the FEC, and up to eight groups of each species at the EBT. This is likely linked to substantively different population densities at the sites. At the EBT, the combined

density for *S. labiatus* and *L. weddelli* was estimated at 4 tamarin groups/km², and callimico densities at 0.6 groups/km². In contrast, at the FEC estimated density for tamarins was 1.4 to 2.1 groups/km² and for callimicos was 0.8 to 1.8 groups/km², with at least some overlap among neighboring callimico groups (Rehg 2007). The density of callimico at the FEC may be higher from “crowding effects” due to loss of suitable habitat outside the fragment, which has been observed in birds and primates, and can lead animals to adopt smaller home ranges (Hagan *et al.* 1996; Estrada *et al.* 2002).

Fragmentation may also produce other ecological effects, such as higher rates of tree mortality and gap formation (Lovejoy *et al.* 1986). The callimico home ranges at the EBT were composed of a greater proportion of primary forest than at the FEC (69% compared to 36%), lower proportions of bamboo (7% compared to 11%) and secondary forest (14% compared to 26%) (Porter 2000; Rehg 2006b). It is possible that differences in habitat availability may affect population densities as well. However, comparisons between the sites should be made cautiously, due to differences in how we defined habitats and measured habitat availability. Clearly additional studies at other locations are needed to determine what accounts for variation in demographic patterns and MSGs participation and whether callimico behavior changes in areas where they associate with one versus many different tamarin groups. As outlined above, we recommend that future studies address two main questions to better understand MSGs. First, does dietary overlap correlate with MSGs frequency in other populations? Specifically, are MSGs most frequent in other populations where callimico and tamarin diets have the greatest overlap and least frequent where their diets diverge most? Second, why does the frequency of this vary seasonally? Specifically, does MSGs seasonality relate to the reproductive condition of tamarins or callimicos, the presence of young individuals in their groups, changes in predation risk related to predator behavior, variation in predator behavior, or opportunity costs associated with shifts in foraging as resource availability changes?

Finally, our results allow us to develop an ecological profile of the callimicos. At least in the Southern portion of their distribution range, our data on MSGs indicate callimicos are extreme understory specialists: without the tamarins they rarely forage in the middle and upper canopy. In addition,

their reliance on fungi distinguishes their diet and their use of microhabitats. It is important to determine how widespread these patterns are for other populations, to determine if these patterns characterize callimico in other regions.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the Colección Boliviana de Fauna and the Universidade Federal do Acre for their help in obtaining research permits for these studies and the Bolivian and Brazilian governments for granting us permission to conduct this work. Additionally, we thank the funding agencies whose support made these projects possible (William J. Fulbright Scholarship, U.S. National Science Foundation, LSB Leakey Foundation, Chicago Zoological Society, Primate Action Fund, Northern Illinois University, University of Illinois), as well as the invaluable help of our guides and research assistants. LP would like to especially thank Sean Farrell for his support of her research endeavors. JR would like to especially thank Armando Muniz Calouro and Maria Aparecida de Oliveira Azevedo Lopes.

BIBLIOGRAPHY

- Algar AC, Kerr JT & DJ Currie (2011) Quantifying the importance of regional and local filters for community trait structure in tropical and temperate zones. *Ecology* 92:903-914.
- Alverson WS, Moskovitz DK & JM Shopland (eds.) (2000) *Bolivia: Pando, Rio Tahuamanu. Rapid Biological Inventories Report 1*. The Field Museum, Environmental Conservation. Chicago, USA. 17-39 pp.
- Astaras C, Krause S, Mattner L, Rehse C & M Waltert (2011) Associations between the drill (*Mandrillus leucophaeus*) and sympatric monkeys in Korup National Park, Cameroon. *American Journal of Primatology* 73:127-134.
- Boinski S (1987) Birth synchrony in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*): a strategy to reduce neonatal predation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21:393-400.
- Buchanan-Smith HM (1991) A field study on the red-bellied tamarin, *Saguinus l. labiatus*, in Bolivia. *International Journal of Primatology* 12:259-276.
- Buchanan-Smith HM (1999) Tamarin polyspecific associations: forest utilization and stability of mixed-species groups. *Primates* 40:233-247.
- Buchanan-Smith HM, Hardie S, Caceres C & Prescott M (2000) Distribution and forest utilization of *Saguinus* and other primates of the Pando Department, northern Bolivia. *International Journal of Primatology* 21(3):353-379.

- Buckner JC, Lynch-Alfaro J, Rylands AB & ME Alfaroa (2014) Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82:413-425.
- Buzzard PJ (2010) Polyspecific associations of *Cercopithecus campbelli* and *C. petaurista* with *C. diana*: what are the costs and benefits? *Primates* 51:307-314.
- Cords M (1990) Vigilance and mixed-species association of some East African forest monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:297-300.
- Digby L, Ferrari S & W Saltzman (2011) Callitrichines: the role of competition in cooperatively breeding species. In: Campbell C, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S & R Stumpf (eds.) *Primates in perspective*. Oxford University Press. New York, USA. Pp. 91-107.
- Eppley TM, Hall K, Donati G & JU Ganzhorn (2015) An unusual case of affiliative association of a female *Lemur catta* in a *Hapalemur meridionalis* social group. *Behaviour* 152:1041-1061.
- Estrada A, Mendoza A, Castellanos L, Pacheco R, Van Belle S, Garcia Y & D Muñoz (2002) Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology* 58:45-55.
- Ganzhorn JU, Wright PC & J Ratsimbazafy (1999) Primate communities: Madagascar. In: Fleagle JG, Janson CH & KE Reed (eds.) *Primate Communities*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 75-89.
- Garber PA & JC Bicca-Marques (2002) Evidence of predator sensitive foraging in small and large-scale space in free-ranging tamarins (*Saguinus fuscicollis*, *Saguinus imperator*, and *Saguinus mystax*). In: Miller L (ed.) *Eat or be Eaten: Predator Sensitive Foraging in Primates*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 138-153.
- Garber PA, Porter LM, Spross J & A Di Fiore (2016) Tamarins: insights into monogamous and non-monogamous single female breeding systems. *American Journal of Primatology* 78:298-314.
- Gautier-Hion A, Quris R & J-P Gautier (1983) Monospecific vs. polyspecific life: A comparative study of foraging and anti-predatory tactics in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12:325-335.
- Goldizen A & J Terborgh (1989) Demography and dispersal patterns of a tamarin population: possible causes of delayed breeding. *American Naturalist* 134:208-224.
- Goldizen A, Terborgh J, Cornejo F, Porras D & R Evans (1988) Seasonal food shortage, weight loss, and the timing of births in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Journal of Animal Ecology* 57:893-901.
- Hagan JM, Haegen WMV & PS McKinley (1996) The early development of forest fragmentation effects on birds. *Conservation Biology* 10:188-202.
- Hanson AM (2000) *Habitat use in relation to diet, with particular emphasis on mycophagy, by Callimico goeldii in Pando, Bolivia*. Masters Thesis, State University of New York at Stony Brook. New York USA. 52 pp.
- Hanson AM, Hall MB, Porter LM & B Lintzenich (2006) Composition and nutritional characteristics of fungi consumed by *Callimico goeldii* in Pando, Bolivia. *International Journal of Primatology* 27:323-346.
- Heyman EW & HM Buchanan-Smith (2000) The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. *Biological Review* 75:169-190.
- Heymann EW & SS Hsia (2015) Unlike fellows- a review of primate-non-primate associations. *Biological Reviews* 90:142-156.
- Hilario RR & SF Ferrari (2015) Dense understory and absence of capuchin monkeys (*Sapajus xanthosternos*) predict higher density of common marmosets (*Callithrix jacchus*) in the Brazilian Northeast. *American Journal of Primatology* 77:425-433.
- IMAC (Instituto de Meio Ambiente do Acre) – Núcleo de Cartografia (Rio Branco AC) (1991) *Atlas Geográfico Ambiental do Acre*. Rio Branco, Brasil. 48 pp
- IUCN Red List of Threatened Species. *Callimico goeldii*. Version 2015-4. www.iucnredlist.org. (Accessed 17-XII-2015).
- Izawa K (1979) Studies on the peculiar distribution pattern of *Callimico: Kyoto University Overseas Research Reports of New World Monkeys*. Kyoto University. Kyoto, Japan. Pp. 1-19.
- Kamilar JM & Bradley BJ (2011) Countershading is related to positional behavior in primates. *Journal of Zoology* 283:227-233.
- Libório RA & MM Martins (2013) Body size in predator-prey interactions: an investigation of Neotropical primates and their predators. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 48:81-87.
- Lovejoy TE, Bierregaard RO, Rylands AB, Malcolm JR, Quintela EC, Harper LH, Brown KS, Powell AH, Powell GVN, Schubart HOR, & MB Hays (1986) Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soule ME (ed.) *Conservation Biology, the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, USA. Pp. 257-285.
- Matauschek C, Roos C & EW Heymann (2011) Mitochondrial phylogeny of tamarins (*Saguinus*, Hoffmannsegg 1807) with taxonomic and biogeographic implications for the *S. nigricollis* species group. *American Journal of Physical Anthropology* 144:564-774.
- McGraw W & R Bshary (2002) Association of terrestrial mangabeys (*Cercocebus atys*) with arboreal monkeys: experimental evidence for the effects of reduced ground predator pressure on habitat use. *International Journal of Primatology* 23:311-325.
- McGraw WS & LR Berger (2013) Raptors and primate evolution. *Evolutionary Anthropology* 22:280-293.
- Miranda EBP (2015) Conservation implications of harpy eagle *Harpia harpyja* predation patterns. *Endangered Species Research* 29:69-79.
- Morse DH (1977) Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *Bioscience* 27:332-339.
- NCDC (National Climatic Data Center) (nd) Monthly climatic data for the world [online database]. <http://ncdc.noaa.gov/oa/ncdc.html> (Accessed 10-VI-2003).
- Oliveira LC & JM Dietz (2011) Predation risk and the inter-specific association of two Brazilian Atlantic forest pri-

- mates in cabruca agroforest. *American Journal of Primatology* 73(9):852-860.
- Peres CA (1996) Food patch structure and plant resource partitioning in interspecific associations of Amazonian tamarins. *International Journal of Primatology* 17:695-723.
- Pinheiro T, Ferrari SF & MA Lopes (2011) Polyspecific associations between squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) and other primates in eastern Amazonia. *American Journal of Primatology* 73:1145-1151.
- Podolosky RD (1990) Effects of mixed-species association on resource use by *Saimiri sciureus* and *Cebus apella*. *American Journal of Primatology* 21:147-158.
- Porter LM (2001a) Benefits of polyspecific associations for the Goeldi's Monkey (*Callimico goeldii*). *American Journal of Primatology* 54:143-158.
- Porter LM (2001b) *Callimico goeldii* and *Saguinus*: Dietary differences between sympatric callitrichines in northern Bolivia. *American Journal of Physical Anthropology* 22:961-992.
- Porter LM (2004) Differences in forest utilization and activity patterns among three sympatric callitrichines: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*. *American Journal of Physical Anthropology* 124:139-153.
- Porter LM (2006) Distribution and density of *Callimico goeldii* in northwestern Bolivia. *American Journal of Primatology* 68:235-243.
- Porter LM & PA Garber (2004) Goeldi's monkeys: a primate paradox? *Evolutionary Anthropology* 13:104-115.
- Porter LM & PA Garber (2007) Niche expansion of a cryptic primate, *Callimico goeldii* while in mixed species troops. *American Journal of Primatology* 69:1340-1353.
- Porter LM & PA Garber (2009) Social behavior of *Callimico*: mating strategies and infant care. In: Ford SM, LM Porter & LC Davis (eds.) *The Smallest Anthropoid: the Marmosets/Callimico Radiation*. Springer Science + Business Media, Inc. New York, USA. Pp. 87-102.
- Porter LM & PA Garber (2010) Mycophagy and its influence on habitat use and ranging patterns in *Callimico goeldii*. *American Journal of Physical Anthropology* 142:468-475.
- Porter LM & PA Garber (2013) Foraging and spatial memory in wild Weddell's Saddleback tamarins (*Saguinus fuscicollis weddelli*) when moving between distant and out-of-sight goals. *International Journal of Primatology* 34:30-48.
- Porter LM, Hanson A & E Nascimento (2001) Group demographics and dispersal in a wild group of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *Folia Primatologica* 72:100-110.
- Porter LM, Sterr S & PA Garber (2007) Habitat use, diet, and ranging patterns of *Callimico goeldii*. *International Journal of Primatology* 28:1035-1058.
- Porter LM, Garber PA & E Nascimento (2008) Exudates as a fallback food for *Callimico goeldii*. *American Journal of Primatology* 70:1-10.
- Rehg JA (2003) *Polyspecific Associations of Callimico goeldii, Saguinus labiatus, and Saguinus fuscicollis in Acre, Brazil*. Ph.D. Thesis. University of Illinois at Urbana-Champaign. Illinois, USA. 441 pp.
- Rehg JA (2006a) Seasonal variation in polyspecific associations among *Callimico goeldii*, *Saguinus labiatus*, and *S. fuscicollis* in Acre, Brazil. *International Journal of Primatology* 27:1399-1427.
- Rehg JA (2006b) Hábitats utilizados por três espécies de primatas, *Callimico goeldii*, *Saguinus labiatus* e *Saguinus fuscicollis*, na Fazenda Experimental Catuaba, Acre, Brasil. In: Patricia Drummond (ed.). *Fauna do Acre*. Série Estudos e Pesquisas, 2. Rio Branco: EDUFAC. Acre, Brasil. Pp. 147-172.
- Rehg JA (2007) Population density of *Callimico goeldii* (Goeldi's monkey) in relationship to home range and habitat in a forest fragment in Acre, Brazil. In: Julio Bicca-Marques (ed.). *A Primatologia no Brasil*, volume 10. Sociedade Brasileira de Primatologia. Porto Alegre, Brasil. Pp. 269-298.
- Rehg JA (2010) Plant feeding patches: patterns of use by associating *Callimico goeldii*, *Saguinus labiatus*, and *S. fuscicollis*. *Neotropical Primates* 17:18-21.
- Rylands A, Lynch-Alfaro J, Mittermeier R, Heymann E, Sampaio R, Boubli J & Roos C (2016) Taxonomic review of the New World tamarins (Primates: Callitrichidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 177:1003-1028.
- 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). In: Ford SM, Davis LC & LM Porter (eds.) *The Smallest Anthropoids: the Marmoset/Callimico Radiation*. Springer Science + Business Media, Inc. New York, USA. Pp 25-61.
- Santos JL, Paschoal AMO, Massara RL & AG Chiarello (2014) High consumption of primates by pumas and ocelots in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Biology* 74:632-641.
- Smith RJ & WL Jungers (1997) Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution* 32:523-559.
- Stensland E, Angerbjorn A & P Berggren (2003) Mixed species groups in mammals. *Mammal Review* 33:205-223.
- Suarez S (2007) *Paternity, relatedness, and socio-reproductive behavior in a population of wild red-bellied tamarins (Saguinus labiatus)*. Ph.D. Thesis. New York University. New York, USA. 295 pp.
- Teelen S (2007) Influence of chimpanzee predation on associations between red colobus and red-tailed monkeys at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 28:593-606.
- Terborgh J (1983) *Five New World Primates*. Princeton University Press. Princeton, USA. 288 pp.
- Tisovec KC, Cassano CR, Boubli JP & R Pardini (2014). Mixed-species groups of marmosets and tamarins across a gradient of agroforestry intensification. *Biotropica* 46:248-255.
- Watsa M, Erkenswick GA, Rehg JA & RL Pitman (2012) Distribution and new sightings of Goeldi's Monkey (*Callimico goeldii*) in Amazonian Peru. *International Journal of Primatology* 33:1477-1502.
- Yoneda M (1981) Ecological studies of *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus labiatus* with reference to habitat segregation and height preference. *Overseas Research Reports of New World Monkeys*. Primate Research Institute, Kyoto University. Kyoto, Japan. Pp. 43-50.

Conservação de primatas no Brasil: perspectivas e desafios

Leandro Jerusalinsky^{1,3*} e Fabiano Rodrigues de Melo^{2,3}

¹Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Primatas Brasileiros – CPB, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio, João Pessoa, Brasil.

²Instituto de BioCiências, Regional Jataí, Universidade Federal de Goiás – UFG, Jataí, Brasil.

³Primate Specialist Group, Species Survival Commission, IUCN.

*leandro.jerusalinsky@icmbio.gov.br

Resumo

O Brasil abriga a maior riqueza de primatas no mundo, com 150 espécies e subespécies, sendo 57% endêmicos do país. Diversas ameaças, principalmente perda e fragmentação de habitats, impactam suas populações, levando a que mais de um quarto desses táxons estejam ameaçados de extinção. A conservação de primatas no Brasil tem um histórico de 50 anos, envolvendo esforços cooperativos de múltiplas instituições para implementar pesquisa científica, ações de proteção e restauração de habitats, manejo populacional *in situ* e *ex situ*, educação ambiental e políticas públicas. Praticamente todos os primatas ameaçados no Brasil têm populações em unidades de conservação de proteção integral, apesar de alguns estarem ausentes ou minimamente representados nessas áreas. As estratégias para conservação dessas espécies têm sido consolidadas em Planos de Ação Nacionais. Ampliar a capacidade instalada para desenvolver pesquisa e manejo é um ponto-chave para avançar na conservação de primatas ameaçados no Brasil, assim como incrementar os recursos financeiros e qualificar as políticas públicas com este objetivo.

Abstract

Primate conservation in Brazil: perspectives and challenges

Brazil has the richest primate fauna of any country in the world, totaling 150 species and subspecies; 57% of them are endemic. Their populations are threatened most especially by habitat loss and fragmentation, and more than a quarter of these primates are at risk of extinction. Primate conservation initiatives in Brazil have a 50-year history, involving cooperative efforts among multiple institutions in implementing scientific research, measures for protection and habitat restoration, *in situ* and *ex situ* population management, environmental education, and public policy. Almost all threatened primates in Brazil occur in strictly protected areas, yet a few are not and some are only minimally represented in such areas. The strategies for the conservation of these species are being consolidated through National Action Plans. Enhancing capacity to promote research and management is key to our efforts for the conservation of Brazilian threatened primates, as is increasing the financial resources and qualifying public policies to this end.

Palavras-chave Key words

Amazônia, espécies ameaçadas, Mata Atlântica, planos de ação.
Action plans, Amazon, Atlantic forest, threatened species.

INTRODUÇÃO

O Brasil permanece sendo o país com a maior riqueza de primatas no mundo (Mittermeier *et al.* 2013), contando atualmente com 150 espécies e subespécies, representantes de 22 gêneros (ver sessão 2 deste capítulo). Isto é favorecido pela extensão territorial do país, com mais de 8,5 milhões de km² que o colocam como quinto do mundo nesse quesito, mas também por ser o maior da zona intertropical, com 92% de seu território situado nessa faixa. Além disso, o Brasil abriga a maior parte das duas principais florestas tropicais úmidas da Região Neotropical, Amazônia e Mata Atlântica, que juntas já cobriram mais de 60% do território brasileiro. Esses dois biomas, juntamente com as formações florestais do Cerrado, do Pantanal e da Caatinga, oferecem uma diversidade de ambientes para o estabelecimento e a diversificação de primatas no Brasil.

Tão notável quanto essa admirável riqueza, é a diversidade e magnitude de ameaças que impactam as populações de primatas no Brasil. Tendo os primatas neotropicais hábitos essencialmente arborícolas, e vivendo, portanto, principalmente em ambientes florestais, a destruição e perturbação das florestas é, sem dúvida, a mais grave ameaça à sua sobrevivência. O desmatamento em larga escala da Mata Atlântica tem uma história de cinco séculos (Coimbra-Filho & Câmara 1996; Dean 1996), tendo sido devastada quase 90% da sua cobertura florestal original (Ribeiro *et al.* 2009; SOS Mata Atlântica/INPE 2015). Na Amazônia, a destruição das florestas foi intensificada nas últimas cinco décadas (Fearnside 2005) e se estima que já tenha sido perdida 20% da cobertura florestal original desse bioma (INPE 2015).

Esse desmatamento geralmente resulta em habitats altamente fragmentados para os primatas, como ocorre notoriamente ao longo da Mata Atlântica, onde os remanescentes florestais estão pulverizados em centenas de milhares de fragmentos (Ribeiro *et al.* 2009). Além dos conhecidos efeitos demográficos e genéticos deletérios da perda e fragmentação de habitats, suas consequentes alterações na paisagem deixam os primatas ainda mais expostos a outra grave ameaça, que é a caça (Peres 2001; Canale *et al.* 2012), e também aos impactos da apanha, atropelamentos, eletroplessões e predação por fauna doméstica (Chiarello *et al.* 2008). Complementarmente, o estabelecimento de populações alóctones de primatas em diversas regiões do Brasil vem ganhando crescente importância

dentre as ameaças que afetam os primatas brasileiros, com impactos já comprovados de espécies invasoras sobre táxons ameaçados de extinção (Oliveira & Grelle 2012).

Por outro lado, o Brasil tem um reconhecido histórico de trabalhos em prol da conservação de primatas (INEA 2015). Essa história teve início com os esforços enfocando os micos-leões (*Leontopithecus*), na década de 1960 (Kleiman & Rylands 2008; Rezende 2014), e posteriormente os muriquis (*Brachyteles*) (Jerusalinsky *et al.* 2011), consideradas as principais espécies-bandeira para a conservação da Mata Atlântica (Fonseca *et al.* 2005). Subsequentemente, uma série de iniciativas enfocando outras espécies desse bioma (e.g. *Sapajus xanthosternos* - Santos & Lernould 1993), mas também primatas amazônicos (e.g. *Cacajao calvus calvus* - Ayres 1986; *Saguinus bicolor* - Ayres *et al.* 1980, 1982), contribuíram para o desenvolvimento das pesquisas e do manejo aplicados à conservação dos primatas no Brasil, especialmente a partir da última década do século XX.

A fundação da Sociedade Brasileira de Primatologia (SBPr), de centros governamentais focados na conservação de primatas (e.g. Centro de Primatologia do Rio de Janeiro – CPRJ, Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Primatas Brasileiros – CPB) e de organizações não-governamentais (ONGs) dedicadas às espécies ameaçadas (Associação Mico-Leão-Dourado, Instituto de Pesquisas Ecológicas, Associação Pró-Muriqui) conferiu um relevante suporte institucional para o desenvolvimento da primatologia e de projetos conservacionistas no país. Complementarmente, iniciativas como a formalização dos Comitês Internacionais para Manejo e Conservação (CICMs) de espécies ameaçadas e a criação de unidades de conservação (UCs) contribuíram de forma decisiva para ampliar o estudo, a proteção e o manejo dos primatas em risco de extinção no Brasil.

Apesar desse histórico, atualmente cerca de um terço dos primatas brasileiros está ameaçado de extinção, conforme as avaliações nacional (Brasil/MMA 2014b) e internacional (IUCN 2008) vigentes. O fato de praticamente todos os táxons ameaçados terem populações presentes em pelo menos uma UC de proteção integral (UCPI) e de 20 estarem contemplados com estratégias para a sua conservação por meio de Planos de Ação Nacionais (PANs) (Jerusalinsky 2016), são importantes contribuições para enfrentar esse risco. Entretanto, mesmo

essas iniciativas enfrentam entraves à sua implementação e ainda há outros desafios para mudar efetivamente a situação dos primatas brasileiros.

Entende-se como crucial, por exemplo, ampliar o direcionamento de financiamentos e da capacitação de pessoal para o desenvolvimento de projetos de pesquisas e conservação prioritários. Também considera-se impor-

tante qualificar o processo de licenciamento ambiental e incrementar as oportunidades de investigação e manejo vinculadas ao mesmo. Além disso, é necessário compreender os impactos, mas também as oportunidades decorrentes das alterações na legislação (novo Código Florestal, Galetti *et al.* 2010) e das mudanças climáticas (Bellard *et al.* 2012) para a conservação dos primatas no Brasil.

RIQUEZA TAXONÔMICA DE PRIMATAS NO BRASIL

Em recente revisão sobre a Ordem Primates, Mittermeier *et al.* (2013) indicaram a ocorrência de 116 espécies e 139 táxons terminais (espécies e subespécies) no Brasil, representantes de 19 gêneros das cinco famílias de primatas neotropicais. Com as subsequentes descobertas (*Callicebus miltoni*, Dalponte *et al.* 2014), a revalidação das espécies *Saguinus ursulus* Hoffmannsegg, 1807 e *Callicebus toppini* Thomas, 1914 (Gregorin & de Vivo 2013; Vermeer & Tello-Alvarado 2015, respectivamente) e as revisões taxonômicas dos gêneros *Pithecia* (Marsh 2014), *Saguinus* (Buckner *et al.* 2015; Rylands *et al.* 2016) e *Callicebus* (Byrne *et al.* 2016), esta riqueza atinge números ainda mais expressivos: 129 espécies, com 150 táxons terminais de 22 gêneros distintos¹. Isto significa que o Brasil abriga mais de um quinto dos primatas conhecidos no mundo e 71% dos táxons neotropicais.

Estima-se que 85 desses táxons, ou 57% do total já registrado no Brasil, sejam endêmicos do país. Ou seja, 12% das mais de 700 espécies e subespécies de primatas do mundo, e 40% dos mais de 200 táxons conhecidos nas Américas, habitam exclusivamente o território brasileiro. Neste aspecto, destaca-se, ainda, que cinco gêneros são endêmicos do Brasil: *Callibella*, *Callithrix*, *Leontopithe-*

cus, *Callicebus* e *Brachyteles*. Treze das 17 espécies desses quatro últimos gêneros estão presentes exclusivamente na Mata Atlântica brasileira, inclusive todas as de *Brachyteles* e *Leontopithecus*, assim como cinco táxons de *Sapajus* e *Alouatta*. Isto evidencia um notável endemismo, com 75% dos 24 primatas que habitam a Mata Atlântica sendo exclusivos desse *hotspot* de biodiversidade, que, juntamente com a proporção de 71% dos táxons sob risco de extinção, colocam esse bioma como uma das maiores prioridades para a conservação da Ordem Primates no mundo (Rylands *et al.* 1996).

A Amazônia, por sua vez, sendo a maior floresta tropical úmida do mundo, é uma das regiões do planeta mais ricas em primatas. As 110 espécies e subespécies que ocorrem –total ou parcialmente– nesse bioma dentro do território brasileiro representam 16% dos táxons terminais de primatas no mundo. Também é neste bioma que se têm concentrado as descobertas e revisões taxonômicas de primatas no Brasil, com uma média de uma nova espécie ou subespécie validada por ano ao longo dos últimos 25 anos (Rylands *et al.* 2012). Isto indica que a riqueza de primatas no Brasil ainda não é plenamente conhecida, inclusive pela complexidade de acesso a determinadas áreas.

AMEAÇAS

Perda e fragmentação de habitats

Assim como para toda a biodiversidade do planeta, a perda e a fragmentação de habitats constituem as principais ameaças aos primatas brasileiros (Kuussaari *et al.* 2014; Estrada *et al.* 2017). O desmatamento dos princi-

pais ambientes florestais do mundo implica uma redução direta nos recursos disponíveis aos primatas e um declínio populacional supostamente proporcional às extensões de floresta destruída ou com qualidade deteriorada (Gibbons & Harcourt 2009; Estrada *et al.* 2017). Complementarmente, o desmatamento geralmente resulta em uma profunda modificação das paisagens ocupadas pelos primatas, gerando um cenário com múltiplos fragmentos florestais de variados tamanhos, formas e distâncias entre si, aumentando a suscetibilidade das po-

¹ Incluindo os gêneros *Leontocebus* Wagner, 1939 (Rylands *et al.* 2016), *Cheracebus* (Byrne *et al.* 2016), e *Plecturocebus* (Byrne *et al.* 2016).

pulações à extinção (Benchimol & Peres 2013, 2015). Como consequência, têm sido registradas populações de primatas severamente fragmentadas, com distintos tamanhos e graus de isolamento, que podem levar às já bem conhecidas consequências demográficas e genéticas deletérias (Zeigler *et al.* 2013).

Apesar de ser considerado o bioma com maior biodiversidade do planeta e uma das regiões com maior potencial para conservação da vida selvagem (Mittermeier *et al.* 2003), a Amazônia já perdeu 20% de sua cobertura florestal no Brasil (INPE 2015), principalmente em decorrência da conversão para instalação de pastagens para a pecuária extensiva, mas também da expansão de cultivos como a soja (Fearnside 2005). Iniciativas para conter essa perda têm promovido uma contínua redução nas taxas de desmatamento na última década (INPE 2015), com destaque para o Plano de Ação para a Prevenção e Controle do Desmatamento na Amazônia Legal – PPCDAm, implementado por um grupo interministerial do governo brasileiro a partir de 2004. Entretanto, continuamos perdendo mais de 5.500 km² de florestas em média nos últimos cinco anos (2011–2015), principalmente no chamado Arco do Desmatamento, na parte sul do bioma (INPE 2015). E as projeções suscitam atenção e preocupação, já que numerosos projetos de infraestrutura, planejados ou em implementação, ameaçam continuar com essa perda nos próximos anos (Bernard *et al.* 2014).

A instalação de rodovias tem representado um vetor para o adensamento da ocupação humana e para o incremento de diversos impactos secundários (agropecuária, corte seletivo, caça) em áreas previamente pouco acessíveis (Laurance *et al.* 2009; Bager *et al.* 2015). Um exemplo é a BR 163 (Cuiabá-Santarém), principal eixo de colonização da Amazônia meridional nas últimas décadas, que gerou uma paisagem em que os fragmentos florestais remanescentes estão isolados por pastagens. Neste cenário, Ferrari *et al.* (2003) detectaram a ausência de *Ateles* e uma tendência à redução da riqueza de primatas nos menores fragmentos, bem como a extinção local de *Ateles* e *Chiropotes* na parte mais densamente povoada da área de estudo.

Também está bem demonstrada a relação entre o desmatamento e as zonas de influência das rodovias – sejam oficiais ou não oficiais (estas frequentemente abertas no padrão “espinha de peixe” a partir das oficiais) – com 94% da área desmatada concentrada em distâncias de até 5,5 km das estradas (Barber *et al.*

2014). Este padrão, que ocorreu claramente ao longo das BRs 364 (Cuiabá-Porto Velho) e 163 (Cuiabá-Santarém), pode se repetir em áreas ainda pouco impactadas, sendo a BR 319 (Porto Velho-Manaus) um dos casos mais preocupantes por conectar o Arco do Desmatamento à Amazônia Central (Fearnside & Graça 2006). A reabertura e pavimentação dessa estrada tem previsíveis impactos negativos em termos de perda e fragmentação de habitats ao longo da distribuição de primatas recentemente descobertos e ainda pouco conhecidos, como *Pithecia pissinattii* Marsh, 2014, e de outros atualmente ameaçados, como *Ateles chamek* e *Lagothrix cana cana*, sendo que para estes também deve se agravar a já existente pressão de caça em função da facilitação de acesso (Peres 2001).

O potencial de impacto a ser gerado pelas numerosas Usinas Hidrelétricas (UHE) de grande porte projetadas ou em instalação na Amazônia é outro fator preocupante, já que esses empreendimentos estão entre as principais causas de perda de habitat nesse bioma e estima-se que mais de 10 milhões de hectares de floresta podem ficar permanentemente inundados a partir da construção de suas barragens (Laurance *et al.* 2005; Fearnside 2006). Um exemplo desses impactos pode ser verificado na UHE de Balbina, que, com a barragem do rio Uatumã construída em 1987, inundou mais de 300.000 ha de floresta primária, formando cerca de 3.500 ilhas. Durante levantamento de primatas em 20 dessas ilhas, Benchimol & Venticinquê (2014) encontraram uma forte correlação entre o tamanho das ilhas e a riqueza de primatas. Apenas as ilhas maiores que 100 ha retiveram pelo menos quatro das sete espécies esperadas, entretanto apenas 5,3% do total dessas ilhas têm pelo menos 100 ha (Benchimol & Venticinquê 2014).

Outro exemplo, este na Mata Atlântica e afetando diretamente uma espécie ameaçada, foi a construção da UHE de Rosana, no Pontal do Paranapanema, na década de 1980, que inundou 10% do Parque Estadual (PE) do Morro do Diabo (então ainda Reserva Florestal), o maior fragmento com ocorrência do mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*) (Rezende 2014). Oito grupos da espécie foram identificados na área a ser alagada, sendo uma parte resgatada e destinada para manejo *ex situ* (Valle & Rylands 1986; Rezende 2014).

Em algumas áreas da Amazônia, uma severa fragmentação florestal já é nítida, como no extremo leste do Arco do Desmatamento, Centro de Endemismo Belém, região da qual são endêmicos dois primatas criticamente

ameaçados: o caiarara-Ka'apor (*Cebus kaapori*) e o cuxi-ú-preto (*Chiropotes satanas*) (Buss *et al.* 2017). Entretanto, na Mata Atlântica, bioma do qual restam aproximadamente 12% de sua cobertura florestal original (Ribeiro *et al.* 2009; SOS Mata Atlântica/INPE 2015), esse padrão é claro ao longo de toda sua extensão. Essa foi a primeira região do Brasil a ser colonizada pelos europeus, tendo seus ambientes naturais perturbados por sucessivos ciclos econômicos desde o século XVI (pau-brasil, cana-de-açúcar, café, pecuária, industrialização) (Coimbra-Filho & Câmara 1996; Dean 1996) e, atualmente, mais de 70% da população brasileira vive dentro dos limites desse bioma. Como consequência, os remanescentes florestais da Mata Atlântica estão dispersos em mais de 245 mil fragmentos, sendo 83,4% deles menores que 50 ha, com uma distância média de quase 1,5 km para o fragmento mais próximo, e cerca de um terço do total que resta são florestas secundárias e pequenos fragmentos (<100 ha) (Ribeiro *et al.* 2009).

Essa fragmentação de habitats afeta todos os primatas que habitam a Mata Atlântica, inclusive dois gêneros endêmicos e altamente ameaçados –os micos-leões (*Leontopithecus*, Kleiman & Rylands 2008) e os miquis (*Brachyteles*, Talebi *et al.* 2011)– e outros táxons em risco crítico de extinção, como o barbado-vermelho (*Alouatta guariba guariba*) (Neves *et al.* 2017). Na região nordeste do Brasil, na porção mais setentrional da Mata Atlântica, a situação de duas espécies endêmicas exemplifica os efeitos do desmatamento histórico e do atual padrão fragmentado de seus habitats. O macaco-prego-galego (*Sapajus flavius*) ocorre em menos de 30 fragmentos florestais, sendo um quarto dos mesmos com cerca de 100 ha ou menos, ilhados em uma matriz predominantemente composta por canaviais, somando pouco menos de 25.000 ha efetivamente ocupados pela espécie (Fialho *et al.* 2014). A área de ocupação do guigó-de-Coimbra-Filho (*Callicebus coimbrai*) também cobre aproximadamente 25.000 ha –que correspondem a cerca de 1% da extensão de ocorrência da espécie– entretanto, pulverizados em mais de uma centena de fragmentos, dois terços dos quais não superam os 100 ha, inseridos em uma matriz um pouco mais diversificada (canaviais, pastagens e eucaliptais), mas também pouco permeável (Jerusalinsky 2013).

Neste contexto, emerge um conjunto de prioridades para a efetiva conservação dos primatas brasileiros. Obviamente o reforço da fiscalização sobre o desmatamento e a adequada constituição de áreas protegidas constituem passos fundamentais para estancar a redu-

ção e a fragmentação dos habitats dos primatas. O desenvolvimento e implementação de métodos de restauração ambiental, especialmente no sentido de recompor a conectividade –estrutural ou funcional– entre populações de primatas, também é essencial. Entretanto, o incentivo a modelos economicamente produtivos menos impactantes e mais amigáveis aos habitats dos primatas podem representar o caminho com maior sustentabilidade em longo prazo.

Caça e retirada de primatas da natureza

A perda e a fragmentação de habitats também ampliam a exposição das populações de primatas à retirada direta de indivíduos da natureza para diversas finalidades, como caça de subsistência, potencializando os impactos dessas ameaças (Cullen *et al.* 2000; Peres 2001; Chiarello 2003; Canale *et al.* 2012). Apesar de na Mata Atlântica a caça ser direcionada aos roedores maiores (pacas e cutias), ungulados (caititus e veados) e tatus (Cullen *et al.* 2000), e não para primatas como ocorre na Amazônia (Redford & Robinson 1987), em ambos biomas as espécies de maior porte são as mais visadas dentre os primatas –especialmente atelídeos– o que pode ter contribuído para alterar seu atual padrão de ocorrência e distribuição em algumas áreas (Peres 1990; Chiarello 2003). Entretanto, globalmente, tem sido constatado um aumento da caça direcionada a alvos secundários à medida que as populações de espécies caçadas preferencialmente ficam extremamente reduzidas ou são extintas localmente (BCTF 2000), constituindo um processo que potencialmente afete todos os primatas no Brasil, independentemente de suas características ou da região geográfica. Acessar o real impacto da caça sobre as populações de distintos táxons de primatas no Brasil é tarefa complexa, posto que trata-se, em geral, de atividade ilícita. Neste sentido, o desenvolvimento de estudos e inclusive de métodos para aferir com maior acurácia tais impactos pode ser considerado uma prioridade para investigações aplicadas à conservação de primatas no Brasil.

Muitas vezes associada à caça, a apanha de indivíduos para criação como animais de estimação ou para o tráfico de animais silvestres constitui outra ameaça aos primatas, sendo um fator contribuinte para a extinção local de suas populações (Kavanagh *et al.* 1987; Mittermeier 1987). Apesar das dificuldades para caracterizar este impacto no Brasil, por se tratar de uma atividade

ilegal, sabe-se que diversos táxons são utilizados para essa finalidade, notoriamente macacos-prego (*Sapajus* spp.) na Mata Atlântica e barrigudos (*Lagothrix* spp.) na Amazônia. Espécimes de saguis (*Callithrix* spp.) e de macacos-prego (*Sapajus* spp.) constituíram mais de 75% dos 4.631 primatas recebidos em Centros de Triagem (CETAS) entre 1999 e 2006 (Levacov *et al.* 2011). Isto poderia indicar certa preferência pela criação desses táxons, já que frequentemente esses espécimes foram apreendidos ou entregues voluntariamente após passarem por cativeiros domésticos, com recorrentes solicitações para legalização desta guarda (Levacov *et al.* 2011). Além disso, primatas também são capturados para uso na medicina tradicional, com casos registrados para, pelo menos, seis táxons no Brasil (Alves *et al.* 2013).

Acredita-se que o tráfico internacional de primatas advindos do Brasil, iniciado logo após a chegada dos europeus ao país (Urbani 1999), com distintos destinos e finalidades (animais de estimação, coleções particulares ou institucionais, pesquisa biomédica), já tenha tido impactos maiores do que na atualidade. Um dos casos melhor documentados é o dos micos-leões-dourados (*Leontopithecus rosalia*) e de-cara-dourada (*Leontopithecus chrysomelas*). As suas atuais colônias em cativeiro foram geradas em grande parte a partir da recuperação de espécimes retirados da natureza e exportados do Brasil para servirem como animais de estimação, comporem coleções particulares de animais exóticos, serem expostos em zoológicos ou mesmo utilizados em laboratórios de pesquisa (Ballou *et al.* 2008).

Um conjunto de iniciativas resultou na redução desta pressão sobre os micos-leões-dourados (Ballou *et al.* 2008). Inicialmente, no final da década de 1960, a proibição da exportação pelo Brasil e da importação pelos Estados Unidos e o comprometimento da organização mundial de zoológicos (atual *World Association of Zoos and Aquariums* – WAZA) de que seus membros não mais importariam essa espécie. Posteriormente, já na década de 1980, a concordância formal dos zoológicos proprietários em não vender os espécimes ao transferi-los para novas instituições, a fim de evitar o estímulo à comercialização. Entretanto, mesmo depois disso, foram registrados casos de tráfico ilegal de micos-leões, mas de cara-dourada (Konstant 1986). Com relação à comercialização legal, entre 1977 e 2013 foram exportados do Brasil 664 indivíduos de primatas, sendo 87,3% destes da família Callitrichidae, seguidos por representantes da família Cebidae (9,0%) (Fialho *et al.* 2016).

Impacto de primatas invasores sobre primatas ameaçados

O tráfico nacional de primatas, especialmente para abastecer a demanda por animais de estimação, é um dos principais fatores responsáveis pelo estabelecimento de populações alóctones com potencial invasor no Brasil (Levacov *et al.* 2011; Oliveira & Grelle 2012). Em função das similaridades ecológicas, genéticas e comportamentais, é previsto que essas populações introduzidas impactem as populações autóctones de primatas por meio de competição, introdução de doenças, ou hibridação (particularmente no caso das congêneras), podendo causar extinções locais (IUCN 2000; Oliveira & Grelle 2012). O tamanho dessas populações invasoras, a extensão geográfica que ocupam e a dificuldade de estabelecer procedimentos efetivos para prevenir e controlar o seu estabelecimento, tornam complexa a mitigação de seus impactos, inclusive sobre populações de primatas em risco de extinção.

Neste contexto, especialmente grave está a situação de *Callithrix aurita*, ao longo de cuja distribuição, nos estados do Rio de Janeiro, Minas Gerais e São Paulo, há populações invasoras de outros saguis do gênero *Callithrix* (principalmente *C. jacchus* e *C. penicillata*), com diversos registros de hibridação, inclusive em UCPI (Pereira *et al.* 2018; Carvalho *et al.*, no prelo). No Rio de Janeiro, também foram identificados impactos de populações invasoras de *Callithrix* em diversas áreas de ocorrência de *L. rosalia*, principalmente pela competição por alimentos (Ruiz-Miranda *et al.* 2006). Ainda mais preocupante para a conservação de *L. rosalia* é a população alóctone de *L. chrysomelas* residente em Niterói, Rio de Janeiro, que, por serem congêneras, traz grande risco de impactos por competição (*e.g.* alimentos, ocios para dormida), transmissão de doenças e hibridação (Coimbra-Filho & Mittermeier 1976; Kierulff 2010).

Outro caso, igualmente complexo e intrigante, é o deslocamento do criticamente ameaçado *Saguinus bicolor* por *Saguinus midas*, nos arredores de Manaus, Amazonas, com casos já registrados de híbridos (Farias *et al.* 2015). A influência dos impactos antropogênicos neste avanço de *S. midas* sobre a distribuição de *S. bicolor* ainda permanece incerta, apesar de estimar-se que a retração do último já esteja em curso há 13.500 anos (Farias *et al.* 2015). Entretanto, a área que poderia representar um último refúgio para *S. bicolor* está ocupada pela urbanização de Manaus (Gordo *et al.* no prelo).

Outras ameaças

Diversas outras ameaças, como atropelamentos, eletroplessões, predação por fauna doméstica (principalmente cachorros) e epizootias, compõem o quadro de impactos que colocam em risco a sobrevivência das populações de primatas no Brasil, sendo que estas também estão relacionadas em algum grau com a fragmentação dos habitats (Chiarello 2003; Chiarello *et al.* 2008). Um exemplo do potencial impacto de epizootias foi o surto de febre amarela silvestre no Rio Grande do Sul que, entre 2008 e 2009, afetou populações de *Alouatta caraya* e *Alouatta guariba clamitans*, com a morte de milhares de indivíduos e registros de extinções locais, inclusive em UC (Almeida *et al.* 2012; Fialho *et al.* 2012). Além das mortes causadas diretamente pela febre amarela, foram reportadas agressões aos bugios por parte de moradores de comunidades do interior do estado, inclusive com mortes, devido ao receio e desinformação de que os primatas pudessem transmitir direta-

mente a doença aos humanos (Bicca-Marques & Freitas 2010). Ao final de 2016, um novo surto de febre amarela acometeu o Brasil, desta vez principalmente na região Sudeste do país, impactando primatas ameaçados de extinção endêmicos da Mata Atlântica (Bicca-Marques *et al.* 2017).

Com relação aos atropelamentos, já foram reportados impactos, incluindo mortes e mutilações, sobre 61 táxons de primatas brasileiros, sendo mais de 40% destes ameaçados de extinção (Secco & Bager 2014). Mortes e ferimentos de primatas por eletroplessões também têm sido observados em diversas localidades do Brasil, especialmente em áreas urbanas, como registrado para *Alouatta guariba clamitans* em Porto Alegre, Rio Grande do Sul (Printes 1999; Lokschin *et al.* 2007; Secco & Bager 2014). Da mesma forma, ataques de cães domésticos a primatas têm sido noticiados, como ocorreu com *Sapajus nigritus* no PE Serra do Brigadeiro, Minas Gerais (Oliveira *et al.* 2008b), apesar da ausência de levantamentos sistemáticos sobre esta ameaça.

BREVE RETROSPECTIVA

Micos-leões

A conservação de primatas no Brasil tem um histórico de pouco mais de 50 anos, cujos primórdios remontam ao início dos esforços para salvar os micos-leões da extinção (Coimbra-Filho 2004; Kleiman & Rylands 2008). Na década de 1960, Ademar Coimbra-Filho (1965, 1969) realizou os trabalhos pioneiros enfocando a reprodução em cativeiro e o estado de conservação de *L. rosalia* (Figura 1). Entre 1961 e 1979, ele liderou o estabelecimento sucessivo de quatro núcleos primatológico-conservacionistas no Rio de Janeiro, dedicados, principalmente, às pesquisas para ampliar o conhecimento sobre *L. rosalia in situ* a fim de desenvolver procedimentos de reprodução *ex situ* com fins de reintrodução (Coimbra-Filho 2004; Rylands *et al.* 2008). Com o apoio de Russell Mittermeier, esses trabalhos despertaram interesse internacional sobre a situação de *L. rosalia*, e conseqüentemente, em 1972, foi realizada a reunião *Saving the Lion Marmoset*. Como resultado, foram geradas recomendações de longo prazo para a pesquisa e o manejo em cativeiro da espécie, podendo ser considerada a primeira iniciativa de planejamento para a conservação de primatas brasileiros (Bridgewater 1972; Ballou *et al.* 2008).

Dando seguimento a esse trabalho, em 1981, foi estruturado o *Golden Lion Tamarin Conservation Program* (GLTCP), com componentes de pesquisa, reintrodução e educação ambiental, sob coordenação de Devra Kleiman, do *National Zoo* do *Smithsonian Institute* (Washington DC), em parceria com a Fundação Brasileira para a Conservação da Biodiversidade (FBCN), ONG liderada pelo Almirante Ibsen Gusmão Câmara (Kierulff *et al.* 2012). O GLTCP foi desenvolvido em cooperação com o CPRJ, criado por Coimbra-Filho em 1979, dando seqüência à experiência acumulada naqueles núcleos primatológico-conservacionistas, e que, com a subsequente direção de Alcides Pissinatti, permanece como uma referência mundial para o manejo de primatas em cativeiro, com destaque para o sucesso na manutenção e reprodução de espécies ameaçadas de extinção (INEA 2015). De forma complementar aos esforços *ex situ*, era urgente assegurar habitats para a conservação *in situ* de *L. rosalia*, o que motivou a criação, em 1974, da Reserva Biológica (REBIO) de Poço das Antas, primeira UC desta categoria no Brasil (Rylands *et al.* 2008).

Em paralelo aos trabalhos sobre o mico-leão-dourado, Coimbra-Filho passou a investigar os “micos-leões escuros”. Em 1969 e 1973, foi ao sul da Bahia e indicou uma área com potencial para a conservação de *L. chryso-*



Figura 1. Táxons de primatas brasileiros ameaçados de extinção enfocados por iniciativas de conservação: a) *Leontopithecus rosalia*; b) *Leontopithecus chrysomelas*; c) *Leontopithecus chrysopygus*; d) *Saguinus bicolor*; e) *Callithrix aurita*; f) *Callicebus coimbrai*; g) *Callicebus barbara-brownae*; h) *Cacajao calvus calvus*; i) *Sapajus flavius*; j) *Sapajus xanthosternos*; k) *Sapajus robustus*; l) *Saimiri vanzolinii*; m) *Cebus kaapori*; n) *Alouatta guariba clamitans*; o) *Alouatta belzebul*; p) *Alouatta guariba guariba*; q) *Brachyteles hypoxanthus*; r) *Brachyteles arachnoides*. Fotos de: Dogo Lagroteria (a, c, d, k); Renato Grimm (b); Christoph Knogge (e); Leandro Jerusalinsky (f, m); Antônio Estrela (g); Marcelo Santana (h); Keoma Coutinho (i); Luciano Candisani (j); Fernanda P. Paim (l); Gabriela Ludwig (n); Frederico Acaz (o); Leonardo G. Neves (p); Daniel S. Ferraz (q); Alcides Pissinatti (r).

melas (Figura 1), onde foi criada a REBIO Una em 1980 (Coimbra-Filho 1970a; Rylands *et al.* 2008). Em 1970, Coimbra-Filho redescobriu *L. chrysopygus* (Figura 1) na área do PE Morro do Diabo, São Paulo, após 65 anos sem registros da espécie, que justificavam a suspeita de sua completa extinção (Coimbra-Filho 1970a,b). O registro seguinte da espécie foi feito na área da Estação Ecológica (ESEC) de Caetetus, em 1976, a qual foi transformada em UCPI no mesmo ano, a partir de articulações lideradas por Coimbra-Filho (Rezende 2014).

Nas décadas seguintes, abordagens inovadoras para a conservação dos micos-leões motivaram a criação de outras UCs. Grupos de *L. rosalia* encontrados em pequenos fragmentos florestais isolados foram translocados para a área aonde, em 1998, foi criada a REBIO União (Rylands *et al.* 2008). A abordagem de metapopulação para a conservação de *L. rosalia* foi um dos principais motivadores para a criação, em 2002, da Área de Proteção Ambiental (APA) da Bacia do Rio São João/Mico-Leão-Dourado, abrangendo a maioria das áreas de ocorrência da espécie (Grativol *et al.* 2008). A proposta de proteger remanescentes florestais próximos ao PE Morro do Diabo, no Pontal do Paranapanema, como parte do planejamento em escala de paisagem para a conservação de *L. chrysopygus* idealizado por Claudio Valladares-Padua, foi concretizada em 2002, com a criação da ESEC Mico-Leão-Preto (Rezende 2014).

Os primeiros grupos envolvidos na salvaguarda dos micos-leões também foram pioneiros na formação de comitês internacionais, integrando pesquisadores e instituições de diversas áreas de atuação para o planejamento e implementação de estratégias para a conservação dessas espécies (Rambaldi *et al.* 2008). Entre 1981 e 1992, foi criado um Comitê Internacional de Conservação e Manejo (CICM) para cada espécie de *Leontopithecus*, posteriormente unificados em um único CICM dos Micos-Leões, em 1999 (Rambaldi *et al.* 2008). Em 1990 –um ano após a criação do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA)– esses CICMs foram oficialmente reconhecidos pelo Governo Federal do Brasil como instâncias consultivas para orientar as decisões sobre pesquisa e manejo *in situ* e *ex situ* aplicados à conservação dessas espécies (Rambaldi *et al.* 2008).

Esses comitês articularam uma série de iniciativas pioneiras no contexto da conservação de primatas no Brasil. No início dos anos 1990, foi constituído o *Lion Tamarins of Brazil Fund* (LTBF), para financiar ações de

pesquisa e manejo de micos-leões, que, até hoje, é o único fundo específico para apoiar trabalhos de conservação de primatas brasileiros ameaçados de extinção (Rambaldi *et al.* 2008). Em 1990, 1997 e 2005, foram realizadas oficinas de trabalhos para desenvolver Análises de Viabilidade de Populações e Habitats (PHVA, da sigla em inglês), resultando em planejamentos estratégicos para a conservação de cada espécie de *Leontopithecus*, além de ações integradas (Holst *et al.* 2006; Rylands *et al.* 2008). Outro fruto dessas articulações foi a fundação de ONGs brasileiras dedicadas à pesquisa e conservação dos micos-leões: em 1992, a Associação Mico-Leão-Dourado (AMLD) e o Instituto de Pesquisas Ecológicas (IPÊ); e em 1994, o Instituto de Estudos Socioambientais do Sul da Bahia (IESB) (Rambaldi *et al.* 2008).

A redução do risco de extinção de *L. rosalia* e *L. chrysopygus* decorrente do manejo metapopulacional integrado (translocações, reprodução *ex situ* e reintroduções), proteção de habitats, restauração da paisagem e educação ambiental, fortemente fundamentados em pesquisa científica, articulação política e cooperação interinstitucional, é considerada mundialmente como um caso de sucesso na conservação de espécies ameaçadas de extinção (Kleiman & Rylands 2008; Oliveira *et al.* 2008a; Kierulff *et al.* 2012; Rezende 2014). Assim, o conjunto de iniciativas pioneiras para salvar os micos-leões da extinção desenvolveu abordagens e gerou resultados que influenciaram profundamente a conservação não só de primatas no Brasil, mas de espécies ameaçadas em todo o mundo.

Muriquis

Alguns anos após o levantamento das localidades de ocorrência de muriquis (*Brachyteles*) ao longo da Mata Atlântica realizado por Álvaro Aguirre (1971), iniciou-se uma mobilização pela conservação da espécie, visando, por exemplo, assegurar a área de floresta da Fazenda Montes Claros, em Caratinga (MG) (Valle *et al.* 1984; Nishimura *et al.* 1988). Em 1983, Karen Strier iniciou uma série ininterrupta de pesquisas sobre *B. hypoxanthus* (Figura 1) nessa localidade, que hoje constitui o estudo contínuo de maior duração sobre primatas neotropicais (Strier 2014). Esses trabalhos foram fundamentais para consolidar a Estação Biológica de Caratinga e para o reconhecimento daquela área como Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Feliciano Miguel Adala, em 2001, além de embasarem as estraté-

gias para a conservação dos muriquis em toda sua distribuição (Strier 2007; Jerusalinsky *et al.* 2011).

Os esforços para a conservação dos muriquis seguiram alguns exemplos bem sucedidos para a conservação dos micos-leões. Em 1998, foi realizada uma oficina de PHVA dos muriquis, traçando estratégias para sua conservação (Rylands *et al.* 1998). Em 2003, foi instituído o CICM dos Muriquis (Brasil/IBAMA 2003), posteriormente transformado no CICM de Atelídeos da Mata Atlântica, passando a englobar *Alouatta guariba guariba* (Oliveira *et al.* 2005; Figura 1), táxon que vem sendo alvo de levantamentos populacionais e ações de manejo para sua conservação (Neves *et al.* 2017).

Também foram fundadas ONGs voltadas à conservação de *Brachyteles*: Associação Pró-Muriqui, em 2000; Preserve Muriqui, em 2002; e Muriqui Instituto de Biodiversidade, em 2015. Apesar de não ser especificamente dedicada aos muriquis-do-norte, a Fundação Biodiversitas, ONG fundada em 1988, promoveu importantes iniciativas para a conservação da espécie, como a aquisição de quase 134 ha para criação da RPPN Mata do Sossego, uma das primeiras áreas particulares com *status* de UC a abrigar muriquis-do-norte (Biodiversitas 2014). Além dos estudos ecológicos contínuos sobre essa população, desde 2004 está sendo implementado o Corredor Ecológico Sossego-Caratinga visando conectar as RPPNs Mata do Sossego e Feliciano Miguel Abdala (Biodiversitas 2014; Fernanda P. Tabacow, comunicação pessoal).

Entre 2008 e 2010, foram criadas três UC públicas para a proteção de habitats de *B. hypoxanthus* em Minas Gerais e Bahia –PE Alto Cariri, Refúgio de Vida Silvestre (RVS) Mata dos Muriquis e o Parque Nacional (PARNA) do Alto Cariri – além de diversas RPPN para ambas as espécies (Talebi *et al.* 2011). Uma pequena população *ex situ* de *B. arachnoides* é mantida em instituições brasileiras, e já foram realizadas translocações de indivíduos de *B. hypoxanthus* no Espírito Santo e em Minas Gerais (Barros *et al.* 2011; Talebi *et al.* 2011).

Uacari-branco

Na Amazônia, pode-se destacar o pioneirismo de José Márcio Ayres. Durante seus estudos sobre o uacari-branco (*Cacajao calvus calvus*, Figura 1; Ayres 1986), no Amazonas, ele articulou a criação da ESEC Mamirauá para a proteção da espécie, efetivada em 1990 e posteriormente, em 1996, transformada em Reserva de

Desenvolvimento Sustentável (RDS), tornando-se a primeira UC desta categoria no Brasil. Em 1992, foi fundada a ONG Sociedade Civil Mamirauá (SCM) para apoiar as ações naquela UC, e, em 1999, instituída a organização social Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (IDSM), desde 2001 vinculado ao Ministério de Ciência e Tecnologia. O IDSM continuou desenvolvendo pesquisas para a conservação de primatas naquela região, como *C. calvus* (Cardoso *et al.* 2013), *Saimiri vanzolinii* e outros micos-de-cheiro (Paim *et al.* 2013) e *Ateles chamek* (Rabelo *et al.* 2014), além de investigações sobre os impactos da caça sobre primatas (Pereira 2015).

Sauim-de-coleira

Ayres também realizou os primeiros levantamentos de distribuição e diagnósticos sobre o estado de conservação do sauim-de-coleira (*Saguinus bicolor*, Figura 1), no início dos anos 1980, que motivaram a criação da Reserva Ecológica Sauim-Castanheira, em Manaus – posteriormente recategorizada como RVS (Ayres *et al.* 1980, 1982; Noronha & Campista 2015). Nessa mesma década, começou a ser formada uma população em cativeiro de *S. bicolor* no CPRJ e na Universidade de Bielefeld (Alemanha), sendo o primeiro primata amazônico com esse tipo de manejo (Noronha & Campista 2015; Gordo *et al.* no prelo). Em paralelo, Ayres – então vinculado ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) – promoveu a campanha “Salve o sauim-de-coleira” (1979–1980), seguida por diversos projetos educativos para a conservação da espécie, como as iniciativas da Fundação Vitória Amazônica (FVA) e da Universidade Federal do Amazonas (UFAM), na década de 1990 (Noronha & Campista 2015; Jerusalinsky *et al.* no prelo). Esses trabalhos foram retomados em 2015, com campanha homônima à de Ayres (Noronha & Campista 2015).

Em 1998, foi instituído pelo IBAMA o Grupo de Trabalho para Conservação e Manejo do *Saguinus bicolor*, transformado em um CICM, em 2004 (Noronha & Campista 2015; Gordo *et al.* no prelo). Em 2002, foi iniciado o Projeto Sauim-de-Coleira (UFAM), que vem desenvolvendo diversas pesquisas e ações conservacionistas para a espécie e seus habitats (Gordo 2012; Gordo *et al.* no prelo). Entre 2005 e 2008, a Prefeitura Municipal de Manaus estabeleceu o Programa de Proteção do Sauim-de-Manaus, desenvolvido em parceria com a

ONG Sociedade Civil para Pesquisas e Conservação da Amazônia (Sapeca), por meio do qual *S. bicolor* foi oficialmente reconhecido como espécie símbolo do município (Noronha & Campista 2015; Gordo *et al.* no prelo). Com esse conjunto de iniciativas, a partir dos anos 2000, passaram a ser realizados resgates de espécimes de cativeiros ilegais, vítimas de acidentes ou em situação de risco, sendo uma parte destinada para reintrodução na natureza, e outra para o manejo *ex situ* (Gordo *et al.* no prelo).

Outras espécies

Outros primatas também foram enfocados por esforços internacionais e interinstitucionais de conservação, especialmente na Mata Atlântica. Para *Sapajus xanthosternos*, em paralelo aos levantamentos acerca de sua distribuição e situação na natureza (Coimbra-Filho *et al.* 1991/1992), começou a ser formada uma colônia *ex situ* no CPRJ, na década de 1980, que originou a criação do CICM de *Sapajus xanthosternos* (Figura 1) e *Sapajus robustus*, em 1992 (Santos & Lernould 1993; Lernould *et al.* 2012). Já nos anos 2000, esse CICM foi reativado (Baker & Kierulff 2002) e foram realizados levantamentos e diagnósticos para ambas as espécies, gerando recomendações para sua conservação (Kierulff *et al.* 2005; Martins 2005, 2010; Lernould *et al.* 2012). Em 2003, foi instituído pelo IBAMA o Grupo de Trabalho para a Conservação de *Callicebus barbarabrownae* e *Callicebus coimbrai* (Oliveira & Marini-filho 2003; Figura 1), impulsionando pesquisas sobre a distribuição e situação das populações de ambas as espécies (Jerusalinsky *et al.* 2006; Printes *et al.* 2011). A partir da fusão e ampliação destes dois grupos, em 2006 foi criado o CICM dos Primatas do Norte da Mata Atlântica e Caatinga, incluindo, além daquelas espécies, mais dois guigós ameaçados: *Callicebus melanochir* e *Callicebus personatus* (Brasil/IBAMA 2006).

No sul do Brasil, duas iniciativas passaram a implementar ações para a conservação de *Alouatta guariba clamitans* (Figura 1) no início dos anos 1990. Em 1993, o Programa Macacos Urbanos (UFRGS) iniciou os levantamentos populacionais na região de Porto Alegre (RS), e vem aplicando seus resultados à formulação de políticas públicas, ações de manejo, e projetos de educação e extensão, com uma abordagem conservacionista transdisciplinar (Jerusalinsky *et al.* 2010; Printes *et al.* 2010). Em Santa Catarina, desde 1992 o Projeto Bugio

(CEPESBI/FURB) realiza pesquisas e manejo para a conservação desta espécie (Projeto Bugio 2016).

No final da década de 1990, na Mata Atlântica do nordeste do Brasil, o IBAMA coordenou a translocação de *Alouatta belzebul* (Figura 1) para uma área em que a espécie havia se extinguido localmente e na qual, em 1990, foi criada a REBIO Guaribas (Souza 2005). Os desdobramentos desse projeto deram espaço à criação, em 2001, do Centro de Proteção de Primatas Brasileiros, pelo IBAMA, sendo o mesmo transferido para o ICM-Bio, em 2007, e renomeado como Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Primatas Brasileiros, mantendo-se a sigla CPB. Este centro vem atuando no desenvolvimento e gestão de estratégias para a conservação dos táxons ameaçados de extinção (*e.g.* PANs para a conservação de espécies ameaçadas) (Jerusalinsky *et al.* 2011, no prelo; Escarlate-Tavares *et al.* 2016), além de desenvolver diretamente pesquisas científicas e ações de manejo aplicadas à conservação de primatas brasileiros. Um exemplo disso é o Projeto Flavius, que incluiu a redescoberta de *Sapajus flavius* (Oliveira & Langguth 2006; Figura 1), sua caracterização ecológica (Montenegro 2011), e o levantamento de ocorrência, distribuição e estado de conservação de suas populações (Fialho *et al.* 2014).

A preocupação com a situação de *C. aurita* (Figura 1) e *Callithrix flaviceps*, bem como com os impactos causados pelas populações invasoras de *Callithrix* sobre outros primatas ameaçados, motivou o IBAMA a criar o CICM dos Calitriquídeos, em 2005. Esses impactos vêm sendo melhor caracterizados (Ruiz-Miranda *et al.* 2006; Pereira *et al.* 2008; Carvalho *et al.* no prelo) e métodos para o controle das populações invasoras estão sendo testados (Soto *et al.* 2014). Em 2014, foi formado um Grupo de Trabalho interinstitucional para diagnosticar esses impactos sobre *C. aurita* e para realizar pesquisas e ações de manejo emergencial para a conservação dessa espécie, como parte da implementação do PAN Mamíferos da Mata Atlântica Central. (Carvalho *et al.*, no prelo)

Sociedade Brasileira de Primatologia

É inegável que boa parte das iniciativas aqui citadas, bem como uma série de outras não mencionadas, foi fortemente beneficiada pela fundação, em 1979, da Sociedade Brasileira de Primatologia (SBPr). Esta sociedade já promoveu 17 Congressos Brasileiros de Primatologia, entre 1983 e 2017, além de ter recepcionado o

12º Congresso da *International Primatological Society* (IPS), em 1988, catalisando o intercâmbio técnico-científico e a integração da comunidade primatológica no Brasil. Outra importante contribuição é a publicação da série “A Primatologia no Brasil”, que já alcançou seu 15º volume. Essa série confere espaço para a divulgação de trabalhos completos apresentados durante os congressos, como uma sequência de capítulos independentes, servindo como fonte primária de revisão sobre diversos temas dentro da primatologia brasileira, inclusive sobre experiências e abordagens para a conservação dos primatas no país.

Legislação

Neste contexto retrospectivo, vale destacar alguns instrumentos legais que tiveram relevante papel prático no histórico e na consolidação de políticas públicas para a conservação dos primatas no Brasil. O Código Florestal de 1965 (Lei nº 4771/1965) estabeleceu a obrigatoriedade de manutenção da vegetação em uma parcela das propriedades rurais por meio das Reservas Legais (RLs) e Áreas de Preservação Permanente (APPs), representando um forte suporte para a conservação de habitats. Esse código foi alterado em 2012 (Lei nº 12.651/2012), estimando-se que possa gerar impactos negativos sobre a biodiversidade, e sobre os primatas, em particular (Galletti *et al.* 2010), apesar de manter a obrigação de manutenção de RLs e APPs e de trazer diretrizes para a recomposição das mesmas. A Lei de Proteção à Fauna, de

1967 (Lei nº 5197/1967), por sua vez, colocou fortes restrições à caça, apanha e comercialização de espécies brasileiras, e à introdução de espécies exóticas, favorecendo os esforços para a conservação de primatas brasileiros.

Em 1973, foi estabelecida a Convenção sobre o Comércio Internacional das Espécies da Fauna e da Flora Silvestres Ameaçadas de Extinção – CITES, que regulamenta a exportação e importação de animais e plantas, suas partes e derivados, visando assegurar que esse comércio não ponha em risco a sobrevivência das espécies nem constitua um perigo para a manutenção da biodiversidade (CITES 2015). Com a adesão do Brasil a essa Convenção em 1975 (Decreto nº 76.623/1975) e a inclusão de todos os primatas em seus Anexos, estabeleceu-se uma relevante barreira aos impactos causados pelo tráfico e comercialização, outrora incontrollados (Coimbra-Filho 2004). Não menos relevante foi a promulgação da Lei de Crimes Ambientais (Lei nº 9.605/1998), estabelecendo clara definição para as infrações e a uniformização e gradação das penas previstas, com especial atenção às espécies em risco de extinção, já que as punições poderiam ser aumentadas em 50% no caso de ilícitos praticados contra animais ameaçados. O Sistema Nacional de Unidades de Conservação (Lei nº 9985/2000), o Programa Pró-Espécies (Brasil/MMA 2014a) e a legislação relativa ao licenciamento ambiental (a partir da década de 1980), entre outros instrumentos legais, também vêm dando suporte a políticas públicas e diversas iniciativas que contribuem diretamente para a conservação de primatas no Brasil.

PANORAMA ATUAL

Estado de conservação e táxons prioritários

A avaliação do estado de conservação dos táxons possibilita acessar os diferentes níveis de risco de extinção a que os mesmos estão sujeitos, permitindo identificar alvos prioritários para ações de conservação. A primeira lista oficial de espécies ameaçadas de extinção no Brasil foi publicada em 1968, incluindo oito táxons de primatas indicados por especialistas (Portaria IBDF nº 303/1968). O mesmo critério foi adotado para a lista editada em 1989, que incluía 25 primatas (Portaria IBAMA nº 1.522). Já para a lista publicada em 2003, espécies candidatas foram avaliadas por um conjunto de especialistas, resultando em 26 primatas listados

(Instrução Normativa MMA nº 03/2003 – Brasil/MMA 2003). Entre 2010 e 2014, o CPB/ICMBio coordenou, em parceria com a SBPr e o Grupo Especialista em Primatas (PSG, da sigla em inglês) da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN, da sigla em inglês), a avaliação, em nível nacional, do estado de conservação dos 139 táxons de primatas registrados até então no Brasil, aplicando os critérios e categorias da IUCN (2001) conforme preconizado pelo Programa Pró-Espécies (Brasil/MMA 2014a). O PSG/IUCN, por sua vez, coordenou a avaliação do estado de conservação, em nível global, de todos os primatas neotropicais em 2007, com resultados publicados em 2008, e repetiu esse processo no início de

Tabela 1. Primatas ameaçados de extinção e com Planos de Ação Nacionais no Brasil.

Táxon	Categoria de risco ¹		Plano de Ação Nacional ²
	IUCN 2008	Brasil/MMA 2014b	
<i>Callibella humilis</i>	VU		
<i>Mico leucippe</i>	VU		
<i>Mico rondoni</i>	VU	VU	
<i>Callimico goeldi</i>	VU		
<i>Callithrix aurita</i>	VU	EN	PAN MAMAC
<i>Callithrix flaviceps</i>	EN	EN	PAN MAMAC
<i>Saguinus bicolor</i>	CR	CR	PAN Sauim-de-coleira
<i>Saguinus niger</i>	VU	VU	
<i>Leontopithecus caissara</i>	CR	EN	PAN MAMAC
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	EN	EN	PAN MAMAC
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	EN	EN	PAN MAMAC
<i>Leontopithecus rosalia</i>	EN	EN	PAN MAMAC
<i>Saimiri vanzolinii</i>	VU	VU	
<i>Sapajus cay</i>		VU	
<i>Sapajus flavius</i>	CR	EN	PAN PRINE
<i>Sapajus robustus</i>	EN	EN	PAN MAMAC
<i>Sapajus xanthosternos</i>	CR	EN	PAN MAMAC/PAN PRINE
<i>Cebus kaapori</i>	CR	CR	
<i>Callicebus barbarabrownae</i>	CR	CR	PAN PRINE
<i>Callicebus coimbrai</i>	EN	EN	PAN PRINE
<i>Callicebus melanochir</i>	VU	VU	PAN MAMAC
<i>Callicebus personatus</i>	VU	VU	PAN MAMAC
<i>Pithecia albicans</i>	VU		
<i>Chiropotes albinasus</i>	EN		
<i>Chiropotes satanas</i>	CR	CR	
<i>Chiropotes utahickae</i>	EN	VU	PAN Xingu
<i>Cacajao ayresi</i>	VU		
<i>Cacajao calvus calvus</i>	VU		
<i>Cacajao calvus novaesi</i>	VU		
<i>Cacajao calvus rubicundus</i>	VU		
<i>Cacajao calvus ucayalli</i>	VU		
<i>Cacajao hosomi</i>	VU	EN	
<i>Alouatta belzebul</i>	VU	VU	PAN PRINE
<i>Alouatta discolor</i>	VU	VU	
<i>Alouatta guariba clamitans</i>		VU	
<i>Alouatta guariba guariba</i>	CR	CR	PAN MAMAC
<i>Alouatta ululata</i>	EN	EN	
<i>Ateles chamek</i>	EN	VU	
<i>Ateles marginatus</i>	EN	EN	PAN Xingu
<i>Ateles belzebuth</i>	EN	VU	
<i>Ateles paniscus</i>	VU		
<i>Lagothrix cana cana</i>	EN	EN	
<i>Lagothrix lagothricha</i>	VU	VU	
<i>Lagothrix poeppigii</i>	VU	VU	
<i>Brachyteles arachnoides</i>	EN	EN	PAN MAMAC/PAN Muriquis
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	CR	CR	PAN MAMAC/PAN Muriquis

¹ CR – Criticamente em Perigo, EN – Em Perigo, VU – Vulnerável. ² PAN MAMAC – Plano de Ação Nacional para a Conservação dos Mamíferos da Mata Atlântica Central, PAN Muriqui – Plano de Ação Nacional para a Conservação dos Muriquis, PAN PRINE - Plano de Ação Nacional para a Conservação dos Primatas do Nordeste, PAN Sauim-de-Coleira – Plano de Ação Nacional para a Conservação do Sauim-de-coleira, PAN Xingu – Plano de Ação Nacional para Conservação das Espécies Endêmicas Ameaçadas de Extinção da Fauna da Região do Baixo e Médio Xingu.

2015, estando seus resultados em processo de validação final.

A avaliação nacional indicou 35 táxons como ameaçados de extinção, 25% do total avaliado, sendo seis Criticamente em Perigo (CR), 15 Em Perigo (EN, do inglês *Endangered*) e 14 Vulneráveis (VU) (Brasil/MMA 2014b; Tabela 1). Já a lista vigente da IUCN elencou 44 primatas com distribuição total ou parcial no Brasil para sua *Red List*, sendo nove CR, 14 EN, e 21 VU (IUCN 2008; Tabela 1). A sobreposição das distribuições dos 35 primatas ameaçados de extinção no Brasil conforme a avaliação nacional evidencia uma concentração na Mata Atlântica, com 17 táxons, e no arco do desmatamento da Amazônia, com 10 táxons (Figura 2).

Dentre as espécies ameaçadas no Brasil, os primatas representam 5% da fauna terrestre, 32 % dos mamíferos, e 50% dos mamíferos CR (Brasil/MMA 2014b). Os táxons CR, por serem os que enfrentam maior risco de extinção, devem ser considerados prioritários para os esforços de conservação. Nesta categoria, tanto na lista nacional quanto na global, constam três primatas amazônicos – *S. bicolor*, *C. satanas* e *C. kaapori* – dois atelídeos da

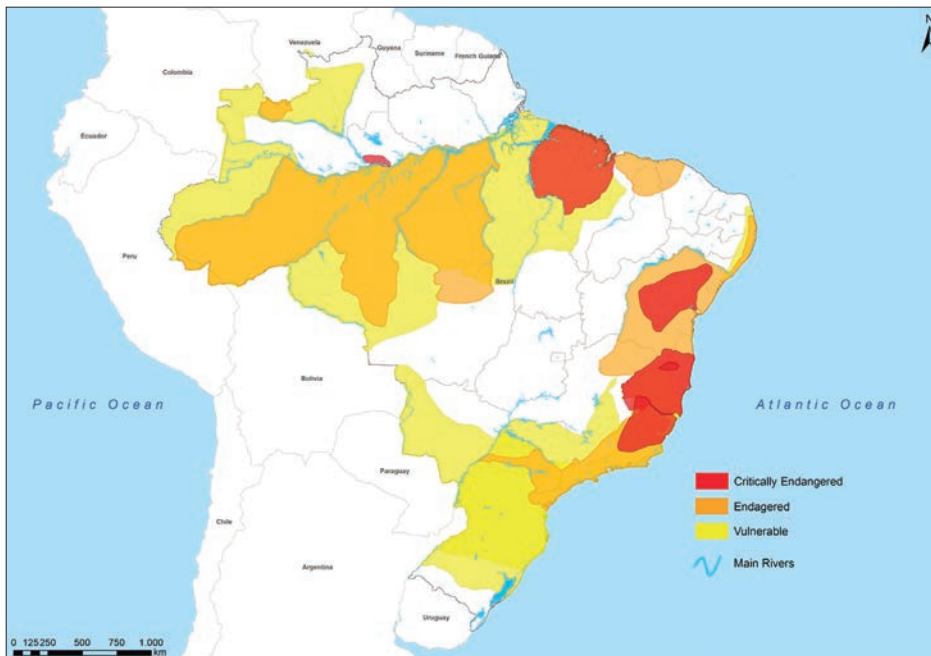


Figura 2. Sobreposição das distribuições geográficas dos táxons de primatas ameaçados de extinção no Brasil, conforme a avaliação nacional (Brasil/MMA 2014b). Categorias de maior risco sempre à frente: Vermelho - Criticamente em Perigo; Laranja - Em Perigo; Amarelo - Vulnerável. Em azul, os principais corpos d'água. Fonte: CPB/ICMBio.

Mata Atlântica –*A. guariba guariba* e *B. hypoxanthus*– e o único primata endêmico da Caatinga, que é o único bioma endêmico do Brasil –*C. barbarabrownae*.

Por outro lado, a avaliação nacional indicou 14 primatas para os quais não há informações suficientes para avaliar seu estado de conservação, e outros 12 que estão próximos aos limiares para serem incluídos como ameaçados de extinção. Para estes táxons enquadrados, respectivamente, nas categorias Dados Insuficientes (DD, do inglês *Data Deficient*) ou Quase Ameaçados (NT, do inglês *Near Threatened*), o Programa Pró-Espécies (Brasil/MMA 2014a) estabelece que sejam “consideradas como Espécies Prioritárias para Pesquisa sobre o Estado de Conservação”, de forma a “gerar conhecimento, mitigar as ameaças e recuperar seu estado de conservação”.

Primatas brasileiros ameaçados de extinção já compuseram a lista de 25 primatas mais ameaçados do mundo, editada a cada dois anos, desde 2000, pelo PSG/IUCN em parceria com a IPS. Nas três primeiras edições, foram incluídos: *L. caissara* (2000, 2002, 2004); *L. rosalia* (2000); *L. chrysopygus* (2000); *S. xanthosternos* (2000, 2002, 2004); e *B. hypoxanthus* (2000, 2002, 2004) (Mittermeier *et al.* 2009). Após a ausência de espécies brasileiras nas edições de 2006 e 2008, em 2010 foram elencadas duas: *S. flavius* e *C. barbarabrownae* (Mittermeier *et al.* 2012). Atualmente, por três edições consecutivas (2012, 2014, 2016), *Cebus kaapori* e *A.*

guariba guariba integram essa lista, como representantes da grave situação enfrentada por primatas brasileiros na Amazônia e na Mata Atlântica, respectivamente (Buss *et al.* 2017; Neves *et al.* 2017).

Em 2012, *B. hypoxanthus* foi incluído na lista de 100 espécies mais ameaçadas do mundo –entre animais, plantas e fungos–, editada pela Comissão para a Sobrevivência de Espécies da IUCN e pela *Zoological Society of London* (ZSL), sendo um dos únicos cinco primatas citados, e o único neotropical (Baillie & Butcher 2012). O programa *EDGE of Existence*, listou *B. hypoxanthus* e *C. barbarabrownae* entre as 100 espécies

mais ameaçadas do planeta que representam uma quantidade significativa de história evolutiva e, portanto, uma parcela da biodiversidade com alto grau de insubstituibilidade que está em risco de extinção (ZSL 2016).

Presença em Unidades de Conservação

A proteção de habitats constitui uma estratégia fundamental para a conservação da biodiversidade, tornando as UCs, especialmente as de proteção integral, uma ferramenta valiosa para salvaguardar os primatas em risco de extinção no Brasil (Pinto *et al.* 2014). Dentre os primatas ameaçados de extinção no Brasil, alguns têm boa parte de suas populações em UCs, enquanto outros estão minimamente representados nessas áreas protegidas. Para as espécies CR, a situação é, de forma geral, preocupante. O caso mais grave é o de *C. barbarabrownae*, que não tem presença confirmada em nenhuma UCPI (Printes *et al.* 2011). Já o sauíme-coleira ocorre em menos da metade dos 86.601 ha do PE Rio Negro e em pequenas UCPIs na área urbana de Manaus, que somam pouco mais de 200 ha (Gordo *et al.* no prelo). Por outro lado, a espécie ocorre no Centro de Instrução de Guerra na Selva (CIGS/Exército do Brasil), com 50.000 ha e na Reserva Florestal Adolfo Ducke (INPA), com 11.000 ha, que são áreas

relativamente bem preservadas e protegidas, mas que, por não serem UCs, não têm zona de amortecimento nem plano de manejo (Gordo *et al.* no prelo).

A REBIO Gurupi, no Maranhão, criada em 1998, com 271.197 ha, é a única UCPI a proteger populações dos CR *C. kaapori* e *C. satanas*, mas sofre constantes impactos de atividades ilegais, como corte seletivo, caça, tráfico de animais silvestres e plantio de entorpecentes, além de frequentes pressões para desafetação da área (Buss *et al.* 2017). No final de 2015, foram detectados numerosos incêndios criminosos na reserva, possivelmente relacionados a essas pressões. De forma similar, *A. guariba guariba* só tem presença confirmada em uma UCPI, a REBIO Mata Escura, em Minas Gerais, onde co-existe com os também ameaçados *B. hypoxanthus* (CR) e *S. xanthosternos* (EN). Criada em 2003, com 51.046 ha, esta reserva é constantemente impactada pelas comunidades rurais próximas com incêndios decorrentes de queimadas, exploração florestal e caça, além de outros interesses na área, tais como os de comunidades quilombolas (Neves *et al.* 2017). Assim, dentre os primatas CR do Brasil, *B. hypoxanthus* é o que tem mais populações em UCPIs, sendo a maior delas a REBIO Mata Escura, mas também está presente em outras áreas com dezenas de milhares de hectares, como o PE Rio Doce e o PARNA Caparaó, ambos com mais de 30.000 ha (Talebi *et al.* 2011). As duas maiores populações da espécie também estão em áreas protegidas, na RPPN Feliciano Miguel Abdala (Strier 2014) e no PE Serra do Brigadeiro (Melo *et al.* 2014).

Dos primatas EN, alguns têm presença em várias UCPIs relativamente extensas, como *B. arachnoides* nos PEs Serra do Mar e Jacupiranga (Talebi *et al.* 2011). Outros ocorrem em UCPIs extremamente relevantes para a sua conservação, como os micos-leões: *L. rosalia* nas REBIOS Poço das Antas e União; *L. chrysopygus* no PE Morro do Diabo e ESEC Mico-leão-preto; *L. chrysomelas* na REBIO Una; *L. caissara* no PARNA Superagui (Kleiman & Rylands 2008). O mesmo acontece para *S. xanthosternos* na REBIO UNA (Kierulff *et al.* 2005), e *S. robustus* na REBIO Sooretama (Martins 2005).

Entretanto, há espécies EN que só estão presentes em uma UCPI relativamente pequena cada, como *C. coimbrai*, no RVS Mata do Junco (Jerusalinsky 2013), e *S. flavius*, na ESEC Pau Brasil (Fialho *et al.* 2014), ou que podem estar extintas localmente, como *Alouatta ululata* no PARNA Ubajara (Oliveira *et al.* 2007). Além disso, há situações como a de *C. aurita* que, mesmo ocorrendo em

diversas UCPIs, têm essas populações impactadas por populações de congêneres invasores, como registrado no PARNA Serra dos Órgãos (Pereira *et al.* 2008), o que também deve estar acontecendo para *C. flaviceps*.

No caso dos EN amazônicos, o cenário é, em geral, mais favorável, com presença das espécies em diversas UCPIs extensas, como *Lagothrix cana cana* no PE Guajará-Mirim, onde co-existe com o também ameaçado *Ateles chamek* (Iwanaga & Ferrari 2002). Outras UCPIs também abrigam populações de primatas altamente ameaçados na Amazônia, como o PARNA Pico da Neblina, com *Cacajao melanocephalus* (= *C. hosomi*) e *Ateles belzebuth* (Boubli 1999). No caso dos primatas VUs, vale destaque para a situação de *Saimiri vanzolinii*, com toda sua distribuição dentro da RDS Mamirauá, que, apesar de ser uma UC de uso sustentável, tem garantido proteção à espécie e seus habitats (Paim *et al.* 2013).

Assim, as UCs têm incontestável contribuição para a conservação dos primatas em risco de extinção no Brasil, principalmente pela proteção de habitats, mas também por servirem de bases para o desenvolvimento de projetos de pesquisa e de ações de manejo. Entretanto, ainda é importante ampliar e qualificar o trabalho nessas áreas para garantir a proteção aos primatas ameaçados. Dentro disso, destaca-se a necessidade de: criar e implementar UCs para os táxons ainda ausentes ou pouco representados nessas áreas; realizar inventários em UCs dentro da distribuição dos primatas ameaçados para confirmar a ocorrência das espécies; ajustar, quando possível, o tamanho das UCs para proteger áreas que possibilitem a viabilidade das populações; e alinhar os Planos de Manejo das UCs às estratégias para a conservação das espécies. Isto além, é claro, de procurar garantir a própria permanência, extensão e níveis de proteção das UCs existentes (Bernard *et al.* 2014).

Planejamento para a conservação de espécies ameaçadas

Apesar de representarem uma importante abordagem para proteger espécies ameaçadas, as UCs são, geralmente, insuficientes para garantir sua conservação, requerendo-se, portanto, estratégias complementares. A reunião *Saving the Lion Marmoset*, com foco no mico-leão-dourado, gerou o que pode ser considerado o primeiro programa para a conservação de um primata no Brasil (Bridgewater 1972). Os PHVAs para micos-leões (1997, 2000, 2005 – Holst *et al.* 2006) e miquis

(Rylands *et al.* 1998), conduzidos pelo *Conservation Breeding Specialist Group* da IUCN (CBSG/IUCN) e apoiados em análises de viabilidade populacional, estabeleceram planejamentos mais robustos para essas espécies, gerando relevantes resultados para sua conservação. No âmbito dos CICMs de primatas ameaçados, foram seguidos esses documentos, quando disponíveis, ou realizados planejamentos menos sistemáticos de ações para sua conservação.

Desde 2010, o planejamento para a conservação de primatas brasileiros ameaçados de extinção vem sendo consolidado por meio dos PANs, uma ferramenta desenvolvida e impulsionada no Brasil pelo ICMBio. O grupo de pesquisadores e instituições envolvidos na conservação dos muriquis foi pioneiro em estabelecer um PAN para primatas no Brasil, o PAN Muriquis. Esse PAN foi elaborado em três etapas, com oficinas realizadas em 2005, 2008 e 2010, sendo este último o ano em que foi formalizado, definindo um conjunto de ações para reduzir a categoria de risco de extinção de cada uma das espécies até 2020 (Brasil/ICMBio 2010a; Jerusalinsky *et al.* 2011).

No mesmo ano, foi elaborado o PAN para a Conservação dos Mamíferos da Mata Atlântica Central (PAN MAMAC), enfocando 27 táxons, inclusive 13 primatas (Brasil/ICMBio 2010b; Escarlate-Tavares *et al.* 2016). Esse PAN teve um forte embasamento na premissa de que os esforços para a conservação dos micos-leões vinham beneficiando diversas outras espécies ameaçadas que ocupam os mesmos ambientes e que estão sujeitos a impactos similares, apoiando-se na experiência do grupo que compunha o CICM de *Leontopithecus*. Estabelecer uma estratégia para contrapor as ameaças em comum a todas essas espécies, como a perda e a fragmentação florestal, contemplando as especificidades, como a necessidade de continuar o manejo de micos-leões, representou um grande desafio para esse PAN.

Em 2011, foi elaborado o PAN Sauim-de-coleira, colocando-se como objetivo garantir populações viáveis para *S. bicolor* em cinco anos (Brasil/ICMBio 2011; Jerusalinsky *et al.* no prelo). O conceito operacional de viabilidade foi determinado a partir de análises de viabilidade populacional desenvolvidas para orientar o PAN (Gordo 2012; Campos *et al.* no prelo). Nesse mesmo ano, foi estabelecido o PAN para a Conservação dos Primatas do Nordeste (PAN PRINE), enfocando cinco espécies da Mata Atlântica setentrional e da Caatinga (Brasil/ICMBio 2012b). O objetivo desse PAN também

é assegurar populações viáveis para essas espécies, tendo como prioridades a conectividade e manutenção de fragmentos florestais.

Em 2011, também foi elaborado o PAN para a Conservação das Espécies Endêmicas Ameaçadas de Extinção da Fauna da Região do Baixo e Médio Xingu (PAN Xingu), enfocando 18 espécies, entre mamíferos, aves, peixes e moluscos, incluindo dois primatas (Brasil/ICMBio 2012a). O PAN Xingu tem como objetivo assegurar a viabilidade populacional dessas espécies, e tem um histórico diferenciado, já que foi uma condicionante para a construção e operação da UHE de Belo Monte.

Complementarmente, vêm sendo desenvolvidas iniciativas de planejamento para a conservação de primatas ameaçados em âmbito estadual. Em 2009, o Estado do Paraná publicou o Plano de Conservação para Espécies de Mamíferos Ameaçados, contemplando ações para *B. arachnoides*, *L. caissara* e *Alouatta caraya* (IAP 2009). Em 2014, foi instituído o Plano de Ação Estadual para a Conservação dos Muriquis no Espírito Santo (Portaria SEAMA/IEEMA nº 02/2014), estabelecendo estratégias para *B. hypoxanthus* em consonância com o PAN Muriquis. No mesmo ano, foi criada a Comissão Permanente de Proteção dos Primatas Nativos do Estado de São Paulo (Pró-Primatas Paulistas) (Decreto nº 60.519/2014), que em 2015 formalizou o Plano de Ação Emergencial para Conservação dos Primatas do Estado de São Paulo, traçando linhas de atuação para *B. arachnoides*, *L. chrysopygus*, *L. caissara*, *C. aurita* e *A. guariba clamitans*, entre outros, alinhadas ao PAN MAMAC e ao PAN Muriquis.

Com os PANs existentes, já há estratégias estabelecidas em nível nacional para a conservação de 20 táxons de primatas (Tabela 1), representando 57% daqueles ameaçados de extinção no Brasil. Os PANs Muriquis, MAMAC, Sauim-de-coleira e PRINE são coordenados pelo CPB/ICMBio, enquanto a coordenação do PAN Xingu cabe ao Centro Nacional de Pesquisa e Conservação da Biodiversidade Amazônica (CEPAM/ICMBio). A elaboração, implementação, monitoria e avaliação dos PAN depende de um esforço cooperativo, fortemente amparado pelos respectivos Grupos de Assessoramento Técnico, que são compostos por diversos especialistas e instituições. Desta forma, esses planos têm constituído uma importante ferramenta para pactuação das estratégias para a conservação dos primatas ameaçados de extinção no Brasil e para a mobilização em torno de sua efetiva implementação. Entretanto, re-

levantantes entraves têm sido encontrados para concretizar essas estratégias, podendo-se destacar, dentre as principais, a insuficiência de recursos financeiros e de pessoal capacitado para a implementação de ações (CPB/ICM-

Bio, dados não publicados). Além disso, ainda é necessário estabelecer PANs para outros primatas ameaçados, principalmente amazônicos, bem como refinar as estratégias dos existentes.

PRIORIDADES

Formação e contratação de pessoal

A necessidade de ampliação da capacidade instalada em termos de pessoal é um dos principais desafios para incrementar os esforços de conservação de primatas no Brasil. Um pioneiro neste sentido foi o Prof. Milton Thiago de Mello (1995), que organizou os Cursos de Especialização em Primatologia, promovidos pela Universidade de Brasília com apoio da SBPr e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES/Ministério da Educação). Estes cursos, com duração de um a dois meses, foram realizados entre 1983 e 1989, em diversas regiões do Brasil, e tiveram um papel fundamental no crescimento da primatologia brasileira. Em suas seis edições participaram 74 cursistas, dos quais cerca de um quarto se estabeleceu em instituições de ensino, pesquisa e gestão, inclusive algumas das maiores lideranças e principais orientadores atuais para o estudo e conservação de primatas no Brasil, entre eles: Sérgio Lucena Mendes (Universidade Federal do Espírito Santo - UFES), José de Souza e Silva Júnior (Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG), Maria Adélia de Oliveira (Universidade Federal rural de Pernambuco - UFRPE), Júlio César Bicca-Marques (Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul - PUCRS), e Helder Queiroz (IDSM).

Seguindo a proposta e o incentivo de Thiago de Mello, após um hiato de 20 anos sem cursos de formação específicos em primatologia, foi organizado, a partir de 2009, o Curso Brasileiro de Primatologia (CBPrim), sob coordenação da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Universidade Federal de Goiás (UFG), Universidade Federal de São Paulo (UNIFESP) e do CPB/ICMBio, contando sempre com o apoio da SBPr e do PSG/IUCN, entre diversas outras instituições, dependendo da edição (Talebi *et al.* 2010). Em 2016, o CBPrim alcançou sua quinta edição, sendo que as três primeiras foram realizadas na Mata Atlântica, a quarta no Cerrado e a mais recente na Amazônia, sempre com duração de 11 a 14 dias. Até o momento, foram quase 90

cursistas participantes, muitos dos quais estão desenvolvendo pesquisas de pós-graduação ou já se encontram contratados por instituições de ensino e pesquisa, também liderando projetos de investigação e conservação de primatas brasileiros.

Os estágios em projetos também têm dado uma grande contribuição para a formação de profissionais dessa área no Brasil. Um destacado exemplo é o treinamento de jovens pesquisadores que Karen Strier, da Universidade de Wisconsin-Madison, promove sistematicamente desde 1983. Até 2012, foram 57 estudantes treinados no âmbito do projeto, passando períodos mínimos de um ano na RPPN Feliciano M. Abdala (Strier 2014). Muitos destes profissionais estão atualmente vinculados a instituições de ensino, pesquisa e gestão, coordenando novos projetos e orientando futuros primatólogos.

Apesar de não existirem Programas de Pós-Graduação (PPGs) especificamente em Primatologia nas Instituições de Ensino Superior (IESs) do Brasil, várias destas têm mantido primatólogos em seus quadros de pessoal, com papel decisivo na formação de novos profissionais para atuar na conservação de primatas, notoriamente através de seus PPGs em áreas como ecologia e zoologia. Num contexto histórico, destaca-se, por exemplo, o PPG em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) – que teve Anthony Rylands como principal referência, orientando trabalhos sobre manejo de *A. belzebul*, *C. nigrifrons*, *L. chrysopygus* e *L. rosalia*, surveys de *A. guariba*, *B. hypoxanthus*, *C. barbarabrownae*, *L. chrysomelas* e *S. robustus*, entre outros – e os PPGs com enfoque em zoologia do MPEG, da Universidade Federal do Pará (UFPA), e da Universidade Federal da Paraíba (UFPB) – nos quais Stephen Ferrari orientou mais de 50 teses e dissertações abordando mais de 20 táxons de primatas brasileiros, a maioria ameaçados, com trabalhos referenciais sobre *C. coimbrai* e *C. satanas*, por exemplo.

Essa capacidade instalada nas IESs brasileiras para o desenvolvimento de pesquisas e a orientação de estu-

dantes em conservação de primatas tem se ampliado nas últimas duas décadas, a partir da contratação de profissionais com boa experiência em primatologia. Atualmente, mais de 30 IESs têm formado profissionais em pesquisa e conservação de primatas: na região Sul, já são pelo menos quatro (FURB, PUCRS, UFPR, UFRGS); no Sudeste, ao menos dez (UENF, UERJ, UFES, UFMG, UFRJ, UNICAMP, UNIFAL, UNIFESP, UNIMONTES, USP); no Centro-Oeste, as cinco principais IESs públicas (UFG, UFMS, UFMT, UnB, UNEMAT); no Nordeste, pelo menos sete (UESC, UFBA, UFPB, UFPE, UFRN, UFRPE, UFS); e, no Norte, pelo menos oito (INPA, MPEG, UFAC, UFAM, UFPA, UFRO, UNIFAP, UNIFESSPA).

Além disso, nas últimas duas décadas, têm se ampliado a contratação de profissionais com experiência em pesquisa e conservação de primatas por órgãos públicos de gestão ambiental. Desde 2002, sucessivos concursos públicos em nível federal possibilitaram a vinculação de dezenas de profissionais pós-graduados com projetos em primatologia a órgãos como o IBAMA e o ICMBio. Da mesma forma, a abertura de vagas estáveis em Secretarias Estaduais e Municipais de Meio Ambiente permitiram a qualificação de seus quadros com pessoal capacitado nessa área de atuação. A continuidade desse processo de formação de pessoal em primatologia e de ampliação de sua efetiva contratação por IESs e órgãos de gestão ambiental representa um dos grandes desafios, mas também uma das melhores perspectivas e maiores prioridades para avançar no desenvolvimento de pesquisas e ações para a conservação de primatas no Brasil.

Disponibilização de recursos financeiros

Os recursos financeiros disponibilizados para a conservação de primatas no Brasil ainda são escassos diante da diversidade e magnitude de desafios a serem enfrentados. Entretanto, importantes projetos têm sido viabilizados com os recursos internos das organizações e financiamentos ofertados por diversas agências de fomento e instituições nacionais e internacionais. Dentre os maiores financiamentos recentes para a conservação de primatas brasileiros, pode-se destacar aqueles provenientes do Projeto de Conservação e Utilização Sustentável da Diversidade Biológica Brasileira (Probio I) e do *Tropical Forest Conservation Act* (TFCA), que disponibilizaram apoios entre 100 mil e 500 mil dólares estadou-

nidenses (valor de câmbio da época) para diversos projetos nos últimos 20 anos.

O Probio I, coordenado pelo Ministério do Meio Ambiente em parceria com o Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq/Ministério de Ciência e Tecnologia), com recursos do Fundo Mundial para o Meio Ambiente (GEF) e do tesouro nacional, deu substancial aporte financeiro por meio de editais lançados entre 1997 e 2003 a, pelo menos, 14 projetos para a pesquisa e conservação de primatas e seus habitats (Brasil/MMA 2016). As principais espécies beneficiadas foram *B. hypoxanthus*, *L. rosalia*, *L. chrysomelas*, *L. chrysopygus*, *S. xanthosternos* e *S. bicolor*, e, com esse financiamento, se consolidaram importantes iniciativas que persistem até hoje, como o Projeto Sauim-de-Coleira (UFAM) e o Projeto Muriqui do Espírito Santo (IPEMA e UFES).

Um acordo bilateral entre Estados Unidos e Brasil possibilitou a constituição, em 2010, da conta *Tropical Forest Conservation Act* (TFCA) no país, com recursos da Agência dos Estados Unidos para o Desenvolvimento Internacional (USAID, da sigla em inglês) e gerenciada pelo Fundo Brasileiro para a Biodiversidade (FUNBIO). Entre 2011 e 2014, houve quatro chamadas de projetos, com apoio concedido a pelo menos cinco projetos focados em conservação de primatas brasileiros ameaçados e seus habitats, beneficiando espécies como *B. hypoxanthus*, *B. arachnoides* e *L. rosalia*. Um dos relevantes projetos financiados foi o de remoção e translocação de *L. chrysomelas* da área de ocorrência de *L. rosalia*, coordenado pela ONG Pri-Matas (FUNBIO 2016).

Fundos especialmente voltados para primatas têm dado um fundamental apoio financeiro à implantação de iniciativas emergentes ou à continuidade de projetos, por meio de pequenos financiamentos, geralmente entre 1.000 e 25.000 dólares estadunidenses. O LTBF, que foi constituído no início dos anos 1990 e vem sendo mantido com recursos doados principalmente por zoológicos da Europa e dos Estados Unidos, tem apoiado pelo menos um projeto por ano para cada espécie de mico-leão (LTBF 2016). Há quase duas décadas, o *Primate Action Fund*, com recursos da *Margot Marsh Biodiversity Foundation* e gerido pela *Conservation International*, tem feito o repasse de pequenos financiamentos para dezenas de iniciativas para a conservação de diversos primatas no Brasil, incluindo miquis e micos-leões, mas também espécies menos contempladas, como *C. barbarabrownae*, *C. coimbrai* e *C. aurita*.

Nessa mesma linha de pequenos financiamentos, outras instituições também têm apoiado projetos para a conservação de primatas no Brasil. Desde 2009, o *Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund* (2016) já apoiou 17 projetos sobre primatas brasileiros, sendo oito para micos-leões, dois para muriquis, e o restante para outros táxons também ameaçados – *A. guariba guariba*, *C. kaapori*, *Lagothrix cana*, *S. flavius*, *S. xanthosternos* e *Ateles belzebuth* – ou insuficientemente conhecidos – *Pithecia vanzolinii*. A *Rufford Foundation* (2016) já concedeu financiamento a 16 projetos sobre primatas brasileiros, sendo cinco para micos-leões, quatro para muriquis, e outros para espécies como *C. kaapori*, *S. flavius* e *A. belzebul*. Entre 2007 e 2015, o *Conservation Leadership Programme* (2016) financiou quatro projetos para primatas do Brasil, sendo novamente *B. hypoxanthus* e *L. chrysomelas* contemplados, mas também uma espécie ameaçada e pouco estudada, *Alouatta ululata*, e outra insuficientemente conhecida, *Mico marcai*. Outras instituições, como Fundo Mundial para a Natureza (WWF), *Idea Wild*, e diversos zoológicos da Europa e dos Estados Unidos, também têm dado importante apoio direto para estabelecer ou manter esforços de conservação de primatas brasileiros por meio de pequenos financiamentos.

Dentre as grandes corporações que apoiam projetos de conservação de primatas no Brasil, pode-se destacar a Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza, que vêm, há pelo menos duas décadas, apoiando projetos de pesquisa, criação e implantação de UCs, execução de ações de PANs, entre outros. Um exemplo disso é o apoio ao estudo de longo prazo de uma população de *B. hypoxanthus* situada na RPPN Mata do Sossego (Fernanda P. Tabacow, com. pess.). Outras iniciativas do setor privado também têm contribuído para viabilizar projetos de conservação envolvendo primatas brasileiros, como a recente campanha da Ferrero (da marca Kinder Ovo), em parceria com a WWF, para a proteção dos muriquis.

Fundações de Amparo à Pesquisa (FAPs) dos Estados brasileiros têm constantemente aprovado projetos de pesquisa e conservação envolvendo diversos táxons, à medida que a demanda cresce incentivada pela contratação de primatólogos nas IESs e demais instituições de pesquisas ou mesmo órgãos governamentais. Da mesma forma, o CNPq tem apoiado projetos de pesquisa e conservação de primatas brasileiros, especialmente por meio de seus editais Universais, como o financiamento conce-

didado ao Projeto Guigó, com foco em *C. barbarabrownae* e *C. coimbrai*, desenvolvido em parceria entre a Universidade Federal de Sergipe (UFS), CPB/ICMBio e Secretaria Estadual de Meio Ambiente de Sergipe. Além disso, diversas iniciativas têm sido custeadas diretamente com os recursos do próprio orçamento de instituições públicas, como ocorre no ICMBio para projetos de implementação de PANs e gestão de UCs. Apesar desses relevantes apoios, a ampliação dos recursos financeiros disponibilizados para projetos de pesquisa e ações de manejo, inclusive com melhor distribuição entre os táxons e os temas enfocados, representa uma das maiores prioridades para avançar na conservação de primatas brasileiros.

Políticas públicas e outras prioridades

Além da ampliação do pessoal e dos recursos financeiros, é necessário investir em políticas públicas conjuntas que possam reforçar a realização de pesquisas científicas e de ações de manejo em áreas consideradas prioritárias para a conservação dos primatas brasileiros, com ênfase nas espécies ameaçadas ou deficientes de dados (Melo *et al.* 2009). No licenciamento ambiental, por exemplo, não obstante os inúmeros impactos gerados pelos empreendimentos de infraestrutura, muitos dos quais considerados de natureza irreversível e que exigem compensação, os processos têm promovido excelentes oportunidades para a realização de pesquisas, de curto, médio e longo prazos, aplicadas à conservação. Projetos exigidos no escopo do licenciamento incluem estudos de manejo (resgates, translocações), inventários (catalogação, taxonomia), monitoramento, demografia (censos, abundância), ecologia (dieta, área de vida), genética, parasitologia, entre outros, possibilitando o acúmulo de informações mais precisas e essenciais para o estabelecimento de ações conservacionistas, em especial para espécies ainda não estudadas ou que, fora desse processo, não estariam sendo contempladas com estudos de qualquer natureza. Isto tem ocorrido, por exemplo, no processo de licenciamento para mineração na Floresta Nacional de Saracá-Taquera, situada em Oriximiná, Pará, onde estudos inéditos com *Saguinus martinsi* estão sendo realizados (Melo *et al.* 2012), bem como uma ampliação do esforço sobre o conhecimento comportamental, dieta e área de vida de *Chiropotes sagulatus* (Melo *et al.* 2013; Boyle *et al.* 2015; Shaffer *et al.* 2015).

Além disso, outras ameaças previamente não consideradas vêm gerando preocupações, como as mudan-

ças climáticas em curso. Isto tem gerado uma onda de novos estudos sobre a configuração do *status* futuro de ameaça para diversas espécies de primatas, como já previstos para os gêneros *Leontopithecus* (Meyer *et al.* 2014) e *Callicebus* (Gouveia *et al.* 2015). Além da aplicação de recursos e formação de pessoal voltados para este tipo de análise, será fundamental o debate sobre as melhores estratégias a serem adotadas para contrapor os possíveis impactos desta ameaça, como manejo de habitats e populações e localização de áreas protegidas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ainda que nos últimos anos tenha ocorrido um notável avanço na conservação de primatas no Brasil, em especial com a criação de UCs que ampliaram a proteção de táxons e a elaboração e execução de estratégias conservacionistas cooperativas estabelecidas no âmbito dos PANs, o caminho para a retirada de espécies da lista da fauna ameaçada é longo e complexo. Tanto é assim que, de 2003 para 2014, houve um acréscimo de 35% no número de primatas em risco de extinção, e não um declínio. Portanto, considerando as especificidades de cada região brasileira (Melo *et al.* 2009) e de cada táxon ameaçado, bem como as ameaças históricas e as emergentes, é necessário continuar avançando no desenvolvimento da primatologia brasileira e ampliando os esforços em diversas frentes de conservação – formação de pessoal, incremento de financiamentos, qualificação de estratégias e de políticas públicas – para inverter esse processo e, assim, podermos melhorar a situação dos primatas no Brasil e reduzir seu risco de extinção.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos diversos parceiros e colaboradores pelas informações e referências enviadas sobre projetos e iniciativas realizadas ou em desenvolvimento e, em especial, à equipe do CPB/ICMBio pela compilação e ordenamento de informações. Agradecemos, também, a Laura Cervera pela revisão técnica deste capítulo. Somos especialmente gratos ao Dr. Anthony B. Rylands pela revisão e sugestões sobre versão preliminar deste texto. Por fim, gostaríamos de agradecer aos editores, pelo convite para publicação do presente capítulo e por suas sugestões para qualificá-lo. Este ca-

pítulo foi elaborado com base em informações compiladas até 2016, apesar da posterior inclusão de referências bibliográficas pertinentes publicadas em 2017. A versão original foi submetida em abril de 2016 e a versão final em março de 2017.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre A (1971) O mono *Brachyteles arachnoides* (E. Geoffroy) – Situação atual da espécie no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciência*. ABC. Rio de Janeiro, Brasil. 53 pp.
- Almeida MAB, Santos E, Cardoso JC, Fonseca DF, Noll CA, Silveira VR, Maeda AY, Souza RP, Kanamura C & RA Brasil (2012) Yellow fever outbreak affecting *Alouatta* populations in Southern Brazil (Rio Grande do Sul State), 2008-2009. *American Journal of Primatology* 74(1):68-76.
- Alves RRN, Souto WMS, Barboza RRD & DMM Bezerra (2013) Primates in Traditional Folk Medicine: World Overview. Em: Alves RRN & IL Rosa (eds.) *Animals in Traditional Folk Medicine*. Springer-Verlag. Berlin/Heidelberg, Alemanha. Pp: 135-170.
- Ayres JMR (1986) The conservation status of the white uakari. *Primate Conservation* 7:22-26.
- Ayres JMR, Mittermeier RA & ID Constable (1980) A distribuição geográfica e situação atual dos saguis-de-cara-nua (*Saguinus bicolor*). *Bol FBCN* 16:62-68.
- Ayres JMR, Mittermeier RA & ID Constable (1982) Brazilian tamarins on the way to extinction? *Oryx* 16(4):329-333.
- Bager A, Borghi CE & H Secco (2015) The influence of economics, politics and environment on road ecology in South America. Em: Van der Ree R, Smith DJ & C Grilo (eds.) *Handbook of Road Ecology*. John Wiley & Sons. Chichester, UK. Pp. 407-413.
- Baillie JEM & ER Butcher (2012) *Priceless or Worthless? The world's most threatened species*. Zoological Society of London. Londres, Reino Unido. 123 pp.
- Baker JA & MCM Kierulff (2002) International committee for *Cebus xanthosternos* and *Cebus robustus*. *Neotropical Primates* 10(3):158.
- Ballou JD, Kleiman DG, Mallinson JJC, Rylands AB, Valladares-Padua CB & K Leus (2008) A história, o manejo e o papel da conservação de micos-leões em cativeiro. Em: Kleiman DG & AB Rylands (Eds.) *Micos-leões: biologia e conservação*. Ministério do Meio Ambiente. Brasília, Brasil. Pp. 136-162.
- Barros JBG, Vilela DAR, Melo FR (2011) Parâmetros fisiológicos, hematológicos e morfométricos de exemplar de Muriqui-do-Norte (*Brachyteles hypoxanthus*) submetido à captura e contenção química para fins de translocação em Minas Gerais. Em: Melo FR & I Mourthé (Eds.) *A Primatologia no Brasil - 11*. SBPr. Belo Horizonte, MG, Brasil. Pp. 175-186.
- Barber CP, Cochrane MA, Souza Jr CM & WF Laurance (2014) Roads, deforestation and the mitigating effect of protected areas in the Amazon. *Biological Conservation* 177:203-209.

- BCTF (2000) Bushmeat: a wildlife crisis in west and central Africa and around the world, briefing document. www.bushmeat.org (Consultado em 20-XII-2012).
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W & F Courchamp (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15:365-377.
- Benchimol M & CA Peres (2013) Anthropogenic modulators of species–area relationships in Neotropical primates: a continental-scale analysis of fragmented forest landscapes. *Diversity and Distributions* 19:1339-1352.
- Benchimol M & CA Peres (2015) Predicting local extinctions of Amazonian vertebrates in forest islands created by a mega dam. *Biological Conservation* 187:61-72.
- Benchimol M & EM Venticinqu (2014) Responses of primates to landscape change in Amazonian land-bridge islands – a multi-scale analysis. *Biotropica* 47:470-478.
- Bernard E, Penna LAO & E Araujo (2014) Downgrading, Downsizing, Degazettement, and Reclassification of Protected Areas in Brazil. *Conservation Biology* 28(4):939-950.
- Bicca-Marques JC, Calegario-Marques C, Rylands AB, Strier KB, Mittermeier RA, Almeida MAB, Castro PHG, Chaves OM, Ferraz LP, Fortes VB, Hirano ZMB, Jerusalinsky L, Kowalewski M, Martins WP, Melo FR, Mendes SL, Neves LG, Passos FC, Port-Carvalho M, Ribeiro S, Romano APM, Ruiz-Miranda CR, Santos EO, Souza Jr JC & DS Teixeira (2017) Yellow fever threatens Atlantic Forest primates. *Science Advances* 3(1):e1600946
- Bicca-Marques JC & DS Freitas (2010) The role of monkeys, mosquitoes, and humans in the occurrence of a yellow fever outbreak in a fragmented landscape in south Brazil: protecting howler monkeys is a matter of public health. *Tropical Conservation Science* 3(1):78-89.
- Biodiversitas F (2014) Plano de Manejo da RPPN Mata do Sossego. *Fundação Biodiversitas*. Belo Horizonte, Brasil. 143 pp.
- Boubli JP (1999) Feeding ecology of black-headed uacaris (*Cacajao melanocephalus melanocephalus*) in Pico da Neblina National Park, Brazil. *International Journal of Primatology* 20(5):719-749.
- Boyle SA, Thompson CL, Deluycker A, Alvarez SJ, Alvim THG, Aquino R, Bezerra BM, Boubli JP, Bowler M, Caselli CB, Chagas RRD, Ferrari SA, Fontes IP, Gregory T, Haugaaen T, Heiduck S, Hores R, Lehman S, Melo FR, Moreira LS, Moura VS, Nagy-Reis MB, Palacios E, Palminteri S, Peres CA, Pinto L, Port-Carvalho M, Rodriguez A, Santos RR, Setz EZF, Shaffer CA, Silva FE, Silva RFS, Souza-Alves JP, Trevelin LC, Veiga LM, Vieira TM, Dubose ME & AA Barnett (2015) Geographic comparison of plant genera used in frugivory among the pitheciids *Cacajao*, *Callicebus*, *Chiropotes*, and *Pithecia*. *American Journal of Primatology*. 10.1002/ajp.22422.
- Brasil/IBAMA (2003) Portaria nº 432/03-N, de 26 de maio de 2003. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA). Brasília, Brasil.
- Brasil/IBAMA (2006) Portaria nº 26, de 9 de março de 2006. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA). Brasília, Brasil.
- Brasil/ICMBio (2010a) Portaria nº 87, de 27 de agosto de 2010 – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. *Diário Oficial da União – Seção 1* 169:100.
- Brasil/ICMBio (2010b) Portaria nº 134, de 23 de dezembro de 2010 – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. *Diário Oficial da União – Seção 1* 246:195.
- Brasil/ICMBio (2011) Portaria nº 94, de 02 de dezembro de 2011 – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. *Diário Oficial da União – Seção 1* 232:130.
- Brasil/ICMBio (2012a) Portaria nº 16, de 17 de fevereiro de 2012 – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. *Diário Oficial da União – Seção 1* 36:64-65.
- Brasil/ICMBio (2012b) Portaria nº 37, de 23 de março de 2012 – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. *Diário Oficial da União – Seção 1* 59:73-74.
- Brasil/MMA (2003) Instrução Normativa nº 03, de 26 de maio de 2003 – Ministério do Meio Ambiente. *Diário Oficial da União – Seção 1*, 101:88-97.
- Brasil/MMA (2014a) Portaria nº 43, de 31 de janeiro de 2014 – Ministério do Meio Ambiente. *Diário Oficial da União – Seção 1* 25:53-54.
- Brasil/MMA (2014b) Portaria nº 444, de 17 de dezembro de 2014 – Ministério do Meio Ambiente. *Diário Oficial da União – Seção 1* 245:121-126.
- Brasil/MMA (2016) Projeto de Conservação e Utilização Sustentável da Diversidade Biológica Brasileira – Probio I. Ministério do Meio Ambiente. Disponível em: www.mma.gov.br/biodiversidade/projetos-sobre-a-biodiversidade. (Consultado em 10-IV-2016).
- Bridgewater DD (ed.) (1972) *Saving the Lion Marmoset*. Wild Animal Propagation Trust. Washington D.C., Estados Unidos da América. 223 pp.
- Buckner JC, Lynch-Alfaro JW, Rylands AB & ME Alfaro (2015) Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82:413-425.
- Buss G, Queiroz H, Melo FR, Talebi M & L Jerusalinsky (2017) Ka'apor Capuchin *Cebus kaapori* Queiroz, 1992. Em: Schwitzer C, Mittermeier RA, Rylands AB, Chiozza F, Williamson EA, Macfie EJ, Wallis J & A Cotton (eds.) *Primates in Peril: The World's 25 Most Endangered Primates 2016-2018*. IUCN SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), Conservation International (CI), and Bristol Zoological Society. Arlington, Estados Unidos da América. Pp. 88-90.
- Byrne H, Rylands AB, Carneiro JC, Lynch-Alfaro JW, Bertuol F, Da Silva MNF, Messias M, Groves CP, Mittermeier RA, Farias I, Hrbek T, Schneider H, Sampaio I & JP Boubli (2016) Phylogenetic relationships of the New World titi monkeys (*Callicebus*): first appraisal of taxonomy based on molecular evidence. *Frontiers in Zoology* 13:10. DOI: 10.1186/s12983-016-0142-4.
- Campos IB, Gordo M & MD Vidal (no prelo) Análise de Viabilidade Populacional (AVP) de *Saguinus bicolor*. Em: Jerusalinsky L, Azevedo RB & M Gordo (orgs.) *Plano de Ação Nacional para a Conservação do Saguim-de-coleira – Saguinus bicolor*. ICMBio. Brasília, Brasil. Pp. 37-51.
- Canale GR, Peres CA, Guidorizzi CE, Gatto CAF & MCM Kierulff (2012) Pervasive Defaunation of Forest Remnants in

- a Tropical Biodiversity Hotspot. *PLoS ONE* 7(8):e41671. DOI: 10.1371/journal.pone.0041671
- Cardoso NA, Valsecchi J, Queiroz H & T Vieira (2013) New records and range expansion of the white bald uakari (*Cacajao calvus calvus*, I. Geoffroy, 1847) in Central Brazilian Amazonia. *Primates* 55(2):199-206.
- Carvalho RS, Bergallo HG, Cronemberger C, Guimarães-Luiz T, Igayara-Souza CA, Jerusalinsky L, Knogge C, Lacerda WR, Malukiewicz J, Melo FR, Moreira SB, Pereira DG, Pissinatti A, Port-Carvalho M, Ruiz-Miranda CR & D Wormell (in press) *Callithrix aurita*: a tiny primate on the edge of extinction in the Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Primates* 24(1).
- Chiarello AG (2003) Primates of the Brazilian Atlantic Forest: the influence of forest fragmentation on survival. Em: Marsh LK (ed.) *Primates in Fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. Nova York, Estados Unidos da América. Pp. 99-121.
- Chiarello AG, Aguiar LMS, Cerqueira R, Melo FR, Rodrigues FHG & VMF Silva (2008) Mamíferos ameaçados de extinção no Brasil. Em: Machado ABM, Drummond GM & AP Paglia (eds.) *Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção – Vol II*. MMA. Belo Horizonte, Brasil. Pp. 681-880.
- CITES (2015) Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. www.cites.org (Consultado em 15-III-2016).
- Coimbra-Filho AF (1965) Breeding lion marmosets, *Leontideus rosalia*, at Rio de Janeiro. *Internacional Zoo Yearbook* 5:109-110.
- Coimbra-Filho AF (1969) Mico-leão, *Leontideus rosalia* (Linnaeus 1766), situação atual da espécie no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 41 (Suplemento):29-52.
- Coimbra-Filho AF (1970a) Acerca da redescoberta de *Leontideus chrysopygus* (Mikan, 1823) e apontamentos sobre sua ecologia. *Revista Brasileira de Biologia* 30(4):609-615.
- Coimbra-Filho AF (1970b) Considerações gerais e situação atual dos micos-leões escuros, *Leontideus chrysomelas* (Kuhl, 1820) e *L. chrysopygus* (Mikan, 1823) (Callitrichidae, Primates). *Revista Brasileira de Biologia* 30(2):249-268.
- Coimbra-Filho AF (2004) Os primórdios da primatologia no Brasil. Em: Mendes SL & AG Chiarello (orgs) *A Primatologia no Brasil – volume 8*. Sociedade Brasileira de Primatologia. Vitória, Brasil. Pp. 11-35.
- Coimbra-Filho AF & IG Câmara (1996) *Os limites originais do bioma mata atlântica na região nordeste do Brasil*. Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza. Rio de Janeiro, Brasil. 86 pp.
- Coimbra-Filho AF & RA Mittermeier (1976) Hybridization in the genus *Leontopithecus*, *Leontopithecus r. rosalia* (Linnaeus, 1766) x *L. r. chrysomaleas* (Kuhl, 1830) (Callitrichidae, Primates). *Revista Brasileira de Biologia* 36:129-137.
- Coimbra-Filho AF, Rylands AB, Pissinatti A & IB Santos (1991/1992) The distribution and conservation of the buff-headed capuchin monkey, *Cebus xanthosternos*, in the Atlantic forest region of eastern Brazil. *Primate Conservation* 12-13:24-30.
- Conservation Leadership Programme (2016) *Supported projects*. Disponível em: www.conservationleadershipprogramme.org (Consultado em 25-III-2016).
- Cullen Jr L, Bodmer RE & CB Valladares-Padua (2000) Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic Forests, Brazil. *Biological Conservation* 95:49-56.
- Dalponete JC, Silva FE & JS Silva Jr (2014) New species of titi monkey, genus *Callicebus* Thomas, 1903 (Primates, Pitheciidae), from Southern Amazonia, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 54(32):457-472.
- Dean W (1996) *A ferro e fogo – a história da devastação da Mata Atlântica brasileira*. Companhia das Letras. São Paulo, Brasil. 484 pp.
- Escarlate-Tavares F, Valença-Montenegro MM & L Jerusalinsky (orgs.) (2016) *Plano de Ação Nacional para a Conservação dos Mamíferos da Mata Atlântica Central*. ICMBio. Brasília, Brasil. 353 pp.
- Estrada A, Garber PA, Rylands AB, Roos C, Fernandez-Duque E, Di Fiore A, Nekaris KA-I, Nijman V, Heymann EW, Lambert JE, Rovero F, Barelli C, Setchell JM, Gillespie TR, Mittermeier RA, Arregoitia LV, Guinea M, Gouveia S, Dobrovolski R, Shantee S, Shantee N, Boyle SA, Fuentes A, MacKinnon KC, Amato KR, Meyer ALS, Wich S, Sussman RW, Pan R, Kone I & B Li (2017) Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Science Advances* 3(1):e1600946.
- Farias IP, Santos WG, Gordo M & T Hrbek (2015) Effects of Forest Fragmentation on Genetic Diversity of the Critically Endangered Primate, the Pied Tamarin (*Saguinus bicolor*): Implications for Conservation. *Journal of Heredity* 106 (S1):512-521.
- Fearnside PM (2005) Desmatamento na Amazônia brasileira: história, índices e consequências. *Megadiversidade* 1(1):113-123.
- Fearnside PM (2006) Dams in the Amazon: Belo Monte and Brazil's hydroelectric development of the Xingu River Basin. *Environmental Management* 38:16-27.
- Fearnside PM & PMLA Graça (2006) BR-319: Brazil's Manaus-Porto Velho highway and the potential impact of linking the arc of deforestation to central Amazonia. *Environmental Management* 38(5):705-716.
- Ferrari SF, Iwanaga S, Ravetta AL, Freitas FC, Sousa BAR, Souza LL, Costa CG & PEG Coutinho (2003) Dynamics of primate communities along the Santarém-Cuiabá highway in South-Central Brazilian Amazonia. Em: Marsh LK (ed.) *Primates in Fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. Nova York, Estados Unidos da América. Pp. 123-144.
- Fialho MS, Ludwig G & MM Valença-Montenegro (2016) Legal International Trade in Live Neotropical Primates Originating from South America. *Primate Conservation* 30:1-6.
- Fialho MS, Printes RC, Almeida MAB, Laroque PO, Santos E & L Jerusalinsky (2012) Avaliação do impacto da epizootia de Febre Amarela sobre as populações de primatas não humanos nas unidades de conservação do Rio Grande do Sul, Brasil. *Biotemas* 25(3):217-225.
- Fialho MS, Valença-Montenegro MM, Da Silva TCF, Ferreira JG & PO Laroque (2014) Ocorrência de *Sapajus flavius* e *Alouatta belzebul* no Centro de Endemismo Pernambuco. *Neotropical Primates* 21(2):214-219.

- Fonseca GAB, Rylands AB, Paglia A & RA Mittermeier (2005) Atlantic Forest. Em: Mittermeier RA, Gil PR, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J & GAB Fonseca (eds.) *Hotspots revisited*. CEMEX. Cidade do México, México. Pp. 84-88.
- FUNBIO (2016) *Tropical Forest Conservation Act – TFCA*. Fundo Brasileiro para a Biodiversidade. Disponível em: www.funbio.org.br/tfca-tropical-forest-conservation-act-2. (Consultado em 10-III-2016).
- Galetti M, Pardini R, Duarte JMB, Silva VMF, Rossi A & CA Peres (2010) Forest legislative changes and their impacts on mammal ecology and diversity in Brazil. *Biota Neotropica* 10(4):47-52.
- Gibbons MA & Harcourt AH (2009) Biological correlates of extinction and persistence of primates in small forest fragments: a global analysis. *Tropical Conservation Science* 2(4):388-403.
- Gordo M (2012) *Ecologia e conservação do sauím-de-coleira Saguinus bicolor (Primates Callitrichidae)*. Tese de Doutorado. Museu Paraense Emílio Goeldi, PPG Zoologia. Belém do Pará, Brasil. 140 pp.
- Gordo M, Subirá RJ, Vidal MD, Röhe F, Spironello WR, Valente LM, Oliveira JB, Pissinatti A, Wormell D & L Jerusalinsky (no prelo) Contextualização *Saguinus bicolor*. Em: Jerusalinsky L, Azevedo RB & M Gordo (orgs.) *Plano de Ação Nacional para a Conservação do Sauím-de-coleira – Saguinus bicolor*. ICMBio. Brasília, Brasil. Pp. 15-36.
- Gouveia SF, Souza-Alves JP, Rattis L, Dobrovolski R, Jerusalinsky L, Beltrão-Mendes R & SF Ferrari (2015) Climate and land use changes will degrade the configuration of the landscape for titi monkeys in eastern Brazil. *Global Change Biology* 22(6):2003-2012.
- Grativol AD, Ruiz-Miranda CR, Teixeira AM & MAR Schmidt (2008) Abordagem de metapopulação para a conservação dos micos-leões-dourados na paisagem fragmentada da bacia do rio São João, RJ. Em: Oliveira PP, Grativol AD & CR Ruiz-Miranda (Orgs.) *Conservação do mico-leão-dourado: enfrentando os desafios de uma paisagem fragmentada*. Associação Mico-Leão-Dourado & Editora da UENF. Campos dos Goytacazes, Brasil. Pp: 136-159.
- Gregorin R & M De Vivo (2013) Revalidation of *Saguinus ursula* Hoffmannsegg (Primates: Cebidae: Callitrichinae). *Zootaxa* 3721(2):172-182.
- Holst B, Medici E, Marinho-Filho O, Kleiman D, Leus K, Pissinatti A, Vivekananda G, Ballou J, Traylor-Holzer K, Raboy B, Passos FC, Vleeschouwer K & MM Valença-Montenegro (2006) Lion tamarin population and habitat viability assessment workshop 2005: final report. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group. Apple Valley, Estados Unidos da América. 208 pp.
- IAP (2009) *Planos de Conservação para Espécies de Mamíferos Ameaçados*. Instituto Ambiental do Paraná/ Projeto Paraná Biodiversidade. Curitiba, Brasil. 319 pp.
- INEA (2015) *Centro de Primatologia do Rio de Janeiro*. Instituto Estadual do Ambiente. Rio de Janeiro, Brasil. 292 pp.
- INPE (2015) *PRODES – Projeto de monitoramento da Floresta Amazônica por satélite*. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Disponível em: www.obt.inpe.br/prodes. (Consultado em 11-III-2016).
- IUCN (2000) *IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species*. IUCN. Gland, Suíça. 24 pp.
- IUCN (2001) *IUCN Red List categories and criteria: version 3.1*. IUCN Species Survival Commission. Gland, Suíça e Cambridge, Reino Unido. 32 pp.
- IUCN (2008) *IUCN Red List of Threatened Species – Version 2008*. www.iucnredlist.org. (Consultado em: 4-XII-2008).
- Iwanaga S & SF Ferrari (2002) Geographic distribution and abundance of woolly (*Lagothrix cana*) and spider (*Ateles chamek*) monkeys in southwestern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology* 56:57-64.
- Jerusalinsky L (2013) *Distribuição geográfica e conservação de Callicebus coimbrai Kobayashi & Langguth, 1999 (Primates – Pitheciidae) na Mata Atlântica do nordeste do Brasil*. Tese de doutorado. Universidade Federal da Paraíba, PPG Ciências Biológicas (Zoologia). João Pessoa, Brasil. 212 pp.
- Jerusalinsky L (2016) Emerging challenges for Brazilian primate conservation: perspectives from the strategic planning current situation and major. Em: IPS. *Scientific Program of the XXVI International Primatological Society Congress*. Chicago, United States of America. Pp: 54-55 (Resumo nº 6515). Disponível em www.asp.org/IPS/meetings/2016abstracts.pdf (Consultado em 23-I-2017).
- Jerusalinsky L, Azevedo RB & M Gordo (orgs.) (no prelo) *Plano de Ação Nacional para a Conservação do Sauím-de-coleira – Saguinus bicolor*. ICMBio. Brasília, Brasil. 177 pp.
- Jerusalinsky L, Oliveira MM, Pereira RF, Santana V, Bastos PCR & SF Ferrari (2006) Preliminary evaluation of the conservation status of *Callicebus coimbrai* Kobayashi & Langguth, 1999 in the Brazilian state of Sergipe. *Primate Conservation* 21:25-32.
- Jerusalinsky L, Talebi M & FR Melo (orgs.) (2011) *Plano de Ação Nacional para a Conservação dos Muriquis – Brachyteles arachnoides e Brachyteles hypoxanthus*. ICMBio. Brasília, Brasil. 141 pp.
- Jerusalinsky L, Teixeira FZ, Lokschin LX, Alonso A, Jardim MMA, Cabral JNH, Printes RC & G Buss (2010) Primatology in southern Brazil: a transdisciplinary approach to the conservation of the brown-howler-monkey *Alouatta guariba clamitans* (Primates, Atelidae). *Iheringia, Série Zoológica* 100(4):403-412.
- Kavanagh M, Eudey AA & D Mark (1987) The effects of live trapping and trade on primates populations. Em: Marsh CW & RA Mittermeier (eds.) *Primate Conservation in the Tropical Forest*. Alan R Liss, Inc. Nova York, Estados Unidos da América. Pp. 147-177.
- Kierulff MCM (2010) Invasive introduced golden-headed lion tamarins - a new threat to golden lion tamarins. *Tamarin Tales* 10:5-7.
- Kierulff MCM, Santos GR, Canale GR, Carvalho C, Cassano C, Gouveia P & C Gatto (2005) *Plano de Manejo para a conservação do macaco-prego-do-peito-amarelo Cebus xanthosternus*. Relatório não publicado. Instituto de Estudos Socioambientais do Sul da Bahia. Ilhéus, Brasil. 45pp.

- Kierulff MCM, Ruiz-Miranda CR, Oliveira PP, Beck BB, Martins A, Dietz JM, Rambaldi DM & AJ Baker (2012). The Golden lion tamarin *Leontopithecus rosalia*: a conservation success story. *International Zoo Yearbook* 46(1):36-45.
- Kleiman DG & AB Rylands (eds.) (2008) *Micos-leões: biologia e conservação*. Ministério do Meio Ambiente. Brasília, Brasil. 568 pp.
- Konstant W (1986) Illegal trade in golden-headed lion tamarins. *Primate Conservation* 7:29-30.
- Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK, Helm A, Krauss J, Lindborg R, Ockinger E, Partel M, Pino J, Roda F, Stefanescu C, Teder T, Zobel M & I Steffan-Dewenter (2014) Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24(10):564-571.
- Laurance WF, Goosem M & SGW Laurance (2009) Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 24(12):659-69.
- Laurance WF, Bergen S, Cochrane MA, Fearnside PM, Delamonica P, D'Angelo S, Barber C & T Fernandes (2005) The future of the Amazon. Em: Bermingham E, Dick CW & C Moritz (eds) *Tropical Rainforests: Past, Present, and Future*. University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos da América. Pp. 583-609.
- Lernould JM, Kierulff MCM & GR Canale (2012) Yellow-breasted capuchin *Cebus xanthosternos*: support by zoos for its conservation – a success story. *International Zoo Yearbook* 46:71-79.
- Levacov D, Jerusalinsky L & MS Fialho (2011) Levantamento dos primatas recebidos em Centros de Triagem e sua relação com o tráfico de animais silvestres no Brasil. Em: Melo FR & I Mourthé (eds.) *A Primatologia no Brasil – Vol. 11*. Sociedade Brasileira de Primatologia. Belo Horizonte, Brasil. Pp. 281-305.
- Lokschin LX, Printes RC, Cabral JNH & G Buss (2007) Power lines and Howler Monkey conservation in Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. *Neotropical Primates* 14(2):76-79.
- LTBF (2016) *Lion Tamarins of Brazil Fund and Tamarin Tales*. Disponível em: www.ltbf.org. (Consultado em 25-III-2016).
- Marsh LK (2014) A taxonomic revision of the saki monkeys, *Pithecia* Desmarest, 1804. *Neotropical Primates* 21(1):1-163.
- Martins WP (2005) *Distribuição Geográfica e Conservação do Macaco-Prego-de-Crista, Cebus robustus*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, PPG Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre. Belo Horizonte, Brasil. 146 pp.
- Martins WP (2010) *Densidade Populacional e Ecologia de um grupo macaco-prego-de-crista (Cebus robustus; Kuhl, 1820) na Reserva Natural Vale*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, PPG Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre. Belo Horizonte, Brasil. 104 pp.
- Mello MT (1995) Treinamento em Primatologia no Brasil. *Revista Brasileira de Ciências Veterinárias* 2(3):69-74.
- Melo FR, Buss G, Jardim MMA, Printes RC, Silva Jr JS, Oliveira MM, Rímoli J, Talebi MG, Hirsch A & ZMB Hirano (2009) Primates. Em: Rocha RM & WAP Boeger (orgs.) *Estado da Arte e Perspectivas para a Zoologia no Brasil*. Editora UFPR. Curitiba, Brasil. Pp. 249-270.
- Melo FR, Scarascia PO, Moreira LS, Moura VS, Silva LP, Alvim THG & JBG Barros (2012) Capture and determination of biometrics and physiology of *Saguinus martinsi* in the amazonian continuous forest. *CD-ROM of the XXIV Congress of the International Primatological Society*. Xalapa, México. Pp. 436-437.
- Melo FR, Moreira LS, Moura VS, Cardoso T, Alvim THG, Filo AL, Silva LP & AF Oliveira (2013) Ecology and behaviour of two groups of *Chiropotes sagulatus* inhabiting areas under different pressures of mining in the Saracá-Taquera National Forest, Pará, Brazil. *Program of the 36th meeting of the American Society of Primatologists*. San Juan, Puerto Rico. Pp. 94.
- Melo FR, Moreira, LS & KB Strier (2014) Population viability of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) in the Serra do Brigadeiro State Park, Minas Gerais, Southeastern Brazil. *Abstracts of the XXV Congress International Primatological Society*. Hanói, Vietnã: IPS 2014. Pp. 69-69.
- Meyer AL, Pie MR & FC Passos (2014) Assessing the exposure of lion tamarins (*Leontopithecus* spp.) to future climate change. *American Journal of Primatology* 76 (6):551-562.
- Mittermeier RA (1987) The effects of hunting on rain forest primates. Em: Marsh CW & RA Mittermeier (eds.) *Primate Conservation in the Tropical Forest* Alan R Liss, Inc. Nova York, Estados Unidos da América. Pp. 109-146.
- Mittermeier RA, Mittermeier CG, Brooks TM, Pilgrim JD, Konstant WR, Fonseca GAB & C Kormos (2003) Wilderness and Biodiversity Conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(18):10309-10313.
- Mittermeier RA, Wallis J, Rylands AB, Ganzhorn JU, Oates JF, Williamson EA, Palacios E, Heymann EW, Kierulff MCM, Yongcheng L, Supriatna J, Roos C, Walker S, Cortés-Ortiz L & C Schwitzer (eds.) (2009) *Primates in peril: the world's 25 most endangered primates 2008-2010*. IUCN/SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), e Conservation International (CI). Arlington, Estados Unidos da América. 84 pp.
- Mittermeier RA, Schwitzer C, Rylands AB, Taylor LA, Chiozza F, Williamson EA & J Wallis (2012) *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), e Bristol Conservation and Science Foundation, Bristol, UK. 40 pp.
- Mittermeier RA, Rylands AB & DE Wilson (eds.) (2013) *Handbook of the Mammals of the World – Vol. 3. Primates*. Lynx Edicions. Barcelona, Espanha. 951 pp.
- Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund (2016) *Supported projects*. Disponível em: www.speciesconservation.org/case-studies-projects (Consultado em 25-III-2016).
- Montenegro MMV (2011) *Ecologia de Cebus flavius (Schreber, 1774) em remanescentes de Mata Atlântica no estado da Paraíba*. Tese de Doutorado. PPG em Ecologia Aplicada, ESALQ. Piracicaba, Brasil. 131p.
- Neves LG, Jerusalinsky L, Melo FR, Rylands AB & M Talebi (2017) Northern Brown Howler *Alouatta guariba guariba* (Humboldt, 1812). Em: Schwitzer C, Mittermeier RA, Rylands AB, Chiozza F, Williamson EA, Macfie EA, Wallis J & A. Cot-

- ton (eds.) *Primates in Peril: The World's 25 Most Endangered Primates 2016–2018*. IUCN SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), Conservation International (CI), and Bristol Zoological Society. Arlington, Estados Unidos da América. Pp. 96-99.
- Nishimura A, Fonseca GAB, Young AL, Strier KB, Mittermeier RA & CMC Valle (1988) The Muriqui genus *Brachyteles*. Em: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho AF & GAB Fonseca (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates vol. 2*. World Wildlife Fund e Sociedade Brasileira de Primatologia. Belo Horizonte, Brasil. Pp. 577-599.
- Noronha M & D Campista (2015) *Sauim de Coleira: A História de uma Espécie Ameaçada de Extinção*. Camirim Editorial. Manaus, Brasil. 139 pp.
- Oliveira MM & A Langguth (2006) *Rediscovery of Marcgrave's Capuchin monkey and designation of a neotype for Simia Flavia Schreber, 1774 (primates, cebidae)*. Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Rio de Janeiro. 523:1-16.
- Oliveira MM & OJ Marini-Filho (2003) Grupo de Trabalho para a Conservação de *Callicebus barbarabrownae* e *Callicebus coimbrai*. *Neotropical Primates* 11(3):194-195.
- Oliveira MM, Ferreira JC, Mota GLS & SG Soares (2007) Mapeamento das Áreas de Ocorrência de *Alouatta belzebul ululata* – Etapa Ceará. Em: Bicca-Marques JC (ed.) *Primatologia do Brasil*, vol. 10. Sociedade Brasileira de Primatologia. Porto Alegre, Brasil. Pp. 151-161.
- Oliveira MM, Marini-Filho OJ & VO Campos (2005) The International Committee for the Conservation and Management of Atlantic Forest Atelids. *Neotropical Primates* 13(Suppl.):101-104.
- Oliveira PP, Grativol AD & CR Ruiz-Miranda (2008a) *Conservação do mico-leão-dourado: enfrentando os desafios de uma paisagem fragmentada*. Associação Mico-Leão-Dourado & Editora da UENF. Campos dos Goytacazes, Brasil. 199 pp.
- Oliveira VB, Linares AM, Côrrea GLC & AG Chiarello (2008b) Predation on the black capuchin monkey *Cebus nigratus* (Primates: Cebidae) by domestic dogs *Canis lupus familiaris* (Carnivora: Canidae), in the Parque Estadual Serra do Brigadeiro, Minas Gerais, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25(2):376–378.
- Oliveira LC & CEV Grelle (2012) Introduced primate species of an Atlantic Forest region in Brazil: present and future implications for the native fauna. *Tropical Conservation Science* 5(1):112-120.
- Paim FP, Silva Jr JS, Valsecchi J, Harada ML & H Queiroz (2013) Diversity geographic distribution and conservation of squirrel monkeys, *Saimiri* (Primates Cebidae), in the Floodplain Forests of Central Amazon. *International Journal of Primatology* 34(5):1055-1076.
- Pereira DG, Araújo MEO & CR Ruiz-Miranda (2008) Interações entre calitriquídeos exóticos e nativos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos – RJ. *Espaço e Geografia* 11:87-114.
- Pereira PM (2015) *Caracterização e dinâmica espacial da caça de primatas em comunidades ribeirinhas da Amazônia Central*. Dissertação (Mestrado), PPG Zoologia, Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém do Pará, Brasil. 74p.
- Peres CA (1990) Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biological Conservation* 54:47–59.
- Peres CA (2001) Synergistic Effects of Subsistence Hunting and Habitat Fragmentation on Amazonian Forest Vertebrates. *Conservation Biology* 15(6):1490-1505.
- Pinto MP, Silva-JR JS, Lima AA & CEV Grelle (2014) Multi-Scales Analysis of Primate Diversity and Protected Areas at a Megadiverse Region. *PLoS One* 9(8):e105205.
- Printes RC (1999) The Lami Biological Reserve, Rio Grande do Sul, Brazil and the danger of power lines to howlers in urban reserves. *Neotropical Primates* 7(4):135-136.
- Printes RC, Buss G, Jardim MMA, Fialho MS, Dornelles SS, Perotto M, Brutto LFG, Girardi E, Jerusalinsky L, Liesenfeld MVA, Lokschin LX & HP Romanowski (2010) The Urban Monkeys Program: a survey of *Alouatta clamitans* in the south of Porto Alegre and its influence on land use policy between 1997 and 2007. *Primate Conservation* (25):11-19.
- Printes RC, Rylands AB & JC Bicca-Marques (2011) Distribution and status of the Critically Endangered blond titi monkey *Callicebus barbarabrownae* of north-east Brazil. *Oryx* 45(3):439-443.
- Projeto Bugio (2016) *Projeto Bugio*. www.furb.br/bugio (Consultado em 16-III-2016).
- Rabelo RM, Silva FE, Vieira T, Ferreira-Ferreira J, Paim FP, Dutra W, Silva Jr JS & J Valsecchi (2014) Extension of geographic range of *Ateles chamek* (Primates Atelidae): evidence of river-barrier crossing by an amazonian primate. *Primates* 55(2):167-171.
- Rambaldi DM, Kleiman DG, Mallinson JJC, Dieta LA & SM Padua (2008) O papel das Organizações Não-Governamentais e do Comitê Internacional para a Conservação e Manejo de *Leontopithecus* na conservação do mico-leão. Em: Kleiman DG & AB Rylands (eds.) *Micos-leões: biologia e conservação*. Ministério do Meio Ambiente. Brasília, Brasil. Pp. 105-135.
- Redford KH & JG Robinson (1987) The Game of Choice: patterns of Indian and colonist hunting in the Neotropics. *American Anthropologist* 89:650-667.
- Rezende GC (2014) *Mico-leão-preto: a história de sucesso na conservação de uma espécie ameaçada*. Matrix. São Paulo, Brasil. 176 pp.
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ & MM Hirota (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141–1153.
- Rufford Foundation (2016). *The Rufford Foundation*. Disponível em: www.rufford.org (Consultado em 25-III-2016).
- Ruiz-Miranda CR, Affonso A, Morais MM Verona CES, Martins A & BB Beck (2006) Behavioral and ecological interactions between reintroduced golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia* Linnaeus, 1766) and introduced marmosets (*Callithrix* spp. Linnaeus, 1758) in Brazil's Atlantic Coast Forest fragments. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 49(1):99-109.

- Rylands AB, Fonseca GAB, Leite YLR & RA Mittermeier (1996) Primates of the Atlantic Forest: Origin, Distribution, Endemism, and Communities. Em: Norconk M, Rosenberger AL & PA Garber (eds.) *Adaptive radiations of Neotropical primates*. Plenum Press. Nova York, Estados Unidos da América. Pp. 21-51.
- Rylands AB, Strier KB, Mittermeier RA, Borovansky J & US Seal (1998) *Population and Habitat Viability Assessment (PHVA) for the Muriqui (Brachyteles arachnoides)*. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group (CBSG). Apple Valley, Estados Unidos da América. 122 pp.
- Rylands AB, Mallinson JJC, Kleiman DG, Coimbra-Filho AF, Mittermeier RA, Câmara IG, Valladares-Padua CB & MI Bampi (2008) História da pesquisa e conservação do mico-leão. Em: Kleiman DG & AB Rylands (eds.) *Micos-leões: biologia e conservação*. Ministério do Meio Ambiente. Brasília, Brasil. Pp. 23-68.
- Rylands AB, Mittermeier RA & JS Silva Jr (2012) Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. *International Zoo Yearbook* 46:11-24.
- 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* 1-26.
- Santos IB & Lerno J (1993) A conservation program for the yellow-breasted capuchin *Cebus apella xanthosternus*. *Neotropical Primates* 1(1):4-5.
- Secco H & A Bager (2014) Diagnóstico dos impactos de rodovias sobre primatas no Brasil. Em: Bager A (org) *Road Ecology Brazil 2014 – Anais*. Universidade Federal de Lavras e Centro Brasileiro de Ecologia de Estradas. Lavras, Brasil. Pp. 35-40.
- Shaffer CA, Barnett AA, Gregory T, Melo F, Moreira L, Alvim THG, Moura VS, Filo A, Cardoso T, Port-Carvalho M, Santos RR & S Boyle (2015) Mixed-Species Associations in Cuxius (Genus *Chiropotes*). *American Journal of Primatology* 78(5) :583-597.
- SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (2015) *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica período de 2000 a 2005*. <http://www.sosmatatlantica.org.br>. (Consultado em 29-II-2016).
- Soto FRM, Brillhante OS, Laroque PO, Souza-Araujo NL, Petrelli MS, Tolentino MLDL & MS Fialho (2014) Uso de esterilizante químico para saguis-do-nordeste (*Callithrix jacchus*) como método contraceptivo definitivo: resultados preliminares. *Scientia Vitae* 2(5):8-14.
- Souza SP (2005) *Ecologia e Conservação de Alouatta belzebul belzebul (Primates Atelidae) na Paraíba Brasil*. Tese de Doutorado, PPG Ecologia, Manejo e Conservação da Vida Silvestre Universidade Federal de Minas Gerais. Belo Horizonte, Brasil. 104 pp.
- Strier KB (2007) *Faces na Floresta*. Sociedade para a Preservação do Muriqui – Preserve Muriqui. Rio de Janeiro, Brasil. 190 pp.
- Strier KB (2014) Northern Muriqui Monkeys: Behavior, Demography, and Conservation. Em: Yamagiwa J & L Karczmarzski (eds.) *Primates and Cetaceans: Field Research and Conservation of Complex Mammalian Societies*. Springer. Tokyo, Japan. Pp 233-247.
- Talebi MG, Melo FR, Dias LG, Cunha AA, Mendes SL, Breves P & L Jerusalinsky (2011) Contextualização sobre *Brachyteles arachnoides* e *Brachyteles hypoxanthus*. Em: Jerusalinsky L, Talebi M & FR Melo (eds.) *Plano de Ação Nacional para a conservação dos muriquis*. Instituto Chico de Conservação da Biodiversidade – ICMBio, Série Espécies Ameaçadas nº 11. Brasília, Brasil. Pp: 16-61.
- Talebi M, Melo FR & R Martinez (2010) Building capacity in primatology: a new series of primate field courses in Brazil. Em: *Program of the XXIII IPS Congress*. International Primatological Society. Kyoto, Japão. (Resumo nº 048)
- Urbani B (1999) Nuevo Mundo, nuevos monos: sobre primates neotropicales en los siglos XV y XVI. *Neotropical Primates* 7(4):121–125.
- Valle CMC, Santos IB, Alves MC, Pinto CA & RA Mittermeier (1984) Algumas observações sobre o comportamento do mono (*Brachyteles arachnoides*) em ambiente natural (Fazenda Montes Claros, Município de Caratinga, Minas Gerais, Brasil). Em: Mello MT (ed.) *A Primatologia no Brasil*. Sociedade Brasileira de Primatologia. Brasília, Brasil. Pp. 271–283.
- Valle C & AB Rylands (1986) Lion tamarins rescued. *Oryx* 20(2):71-72.
- Vermeer J & JC Tello-Alvarado (2015) The distribution and taxonomy of titi monkeys (*Callicebus*) in Central and Southern Peru, with the description of a new species. *Primate Conservation* 29:9-29.
- Zeigler SL, Vleeschouwer KM & BE Raboy (2013) Assessing Extinction Risk in Small Metapopulations of Golden-headed Lion Tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*) in Bahia State, Brazil. *Biotropica* 45(4):528-535.
- ZSL (2016) *EDGE of Extinction Programme – Evolutionarily Distinct and Globally Endangered*. Zoological Society of London. www.edgeofexistence.org (Consultado em 25-III-2016).

Conservação de *Saguinus bicolor* (Callitrichidae) em paisagens fragmentadas na Amazônia Central, Brasil

Luis Coelho¹, Sara Barr², Laynara Santos³, Fabio Röhe³, Benedito Monteiro³, Marcelo Raseira⁴, Diogo Lagroteria⁴ e Marcelo Gordo*³

¹ Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental, Universidade Federal do Vale do São Francisco – UNIVASF, Petrolina, PE, 56300-000. Brasil.

² Biology Department of Lund University, Suécia.

³ Projeto Sauim-de-Coleira, DB/ICB, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM, 69077-000, Brasil.

⁴ CEPAM/ICMBio, Centro Nacional de Pesquisa e Conservação da Biodiversidade Amazônica, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Manaus, AM, Brasil.

*projetosauim@gmail.com

Resumo

Saguinus bicolor é uma espécie de primata endêmico da Amazônia Central ameaçada de extinção, entre outras causas pela destruição e fragmentação, principalmente por ter parte da distribuição geográfica sobreposta a região da cidade de Manaus. Com isso a formação de corredores ecológicos se torna imprescindível para a conexão de populações de sauíns presentes em fragmentos florestais. Para a elaboração de propostas de corredores foram usadas técnicas de geoprocessamento classificando imagens em escala urbana e rural, para posteriormente construir os melhores caminhos de conexão. Alguns pontos de conexão foram caracterizados em campo quanto a sua estrutura ambiental e a interação entre moradores e sauíns foi avaliada. Foi proposto um mosaico incorporando novas unidades de conservação para efetivar o corredor na escala rural. Na zona urbana foram modelados os corredores que pudessem conectar os fragmentos às florestas rurais, classificando-os quanto ao grau de dificuldade de implementação. A participação popular nessas áreas é um ponto positivo.

Abstract

***Saguinus bicolor* Conservation (Callitrichidae) in fragmented landscapes in the Central Amazon, Brazil**

Saguinus bicolor is an endangered endemic species of primate from Central Amazonia. This primate population is declining because of the destruction and fragmentation of natural habitat, as well as the primates having part of their geographical distribution overlapping with the region of the largest inner Amazonian city: Manaus. Thus, the formation of ecological corridors

Palavras chave

Conectividade, corredores ecológicos, interação homem-animal, sauím-de-coleira.

Key words

Bare-faced tamarin, connectivity, ecological corridors, human-animal interaction.

is fundamental for connecting populations present in various forest fragments. We performed geoprocessing techniques to classify images in urban and rural scales in order to build the best connection paths. Some connection points were characterised in the field, as well as an evaluation of the environmental structure and interaction between humans and tamarins. The observed rural area is proposed to include a mosaic of fragments that form new conservation units. In the urban area, we modeled corridors that could connect the fragments to rural forests, classifying them according to the degree of difficulty of connectivity and implementation. Community participation in these areas is a positive and fundamental issue for implementing consistent conservation plans.

INTRODUÇÃO

O sauí-de-coleira, *Saguinus bicolor* (Figura 1a), é um típico Calitrichidae com peso corporal quando adulto de aproximadamente 500 g e padrão de coloração de dois tons distintos. Os grupos sociais contêm até 12 membros e são altamente territoriais. A reprodução é restrita a um par dominante onde a fêmea normalmente dá à luz a gêmeos, criados em colaboração pelos membros do grupo. A dieta também é típica dos primatas desta família e é baseada em frutas e invertebrados, complementada por néctar, pequenos vertebrados e alguns exsudatos de plantas (Egler 1992; Gordo *et al.* 2008; Gordo 2012). Em termos ecológicos, a maioria dos calitriquídeos pode ser caracterizada como espécies pioneiras, que não só são capazes de tolerar a fragmentação, como tendem a prosperar em ambientes perturbados e marginais devido a essas características, como tamanho pequeno do corpo, as altas taxas de reprodução e capacidade de explorar recursos alimentares variados (Sussman & Kinzey 1984; Ferrari 1993). Entretanto *S. bicolor* vem enfrentando sérios problemas associados a perda, degradação e fragmentação das florestas onde vive (Gordo *et al.* 2013; Farias *et al.* 2015).

Ao contrário da maioria dos Calitrichidae do gênero *Saguinus*, a distribuição geográfica de *S. bicolor* é bastante restrita (Figura 2c), sendo limitada ao sul pelos rios Negro / Amazonas, a oeste pelos rios Cuieras / Negro, e ao leste pelo Rio Urubu, e parece se estender não mais de 50 km ao norte dos rios Amazonas e Negro (Röhe 2006). Pensando na conservação da espécie, um agravante adicional a sua distribuição geográfica restrita, de menos de 7.500 km², é que coincide com a existência da maior cidade da Amazônia, que tem

atualmente cerca de dois milhões de habitantes e comporta um polo industrial que desde a década de 1970 vem provocando uma ocupação da paisagem de forma acelerada e muitas vezes sem o devido planejamento ambiental (Röhe 2006; Gordo *et al.* 2013). A coloniza-



Figura 1. a) Dois indivíduos de sauí-de-coleira adultos se deslocando sobre as residências às margens de um fragmento florestal para acessar os frutos em quintais. b) Curso de água e suas margens em zona urbana, em um importante ponto para a conexão entre fragmentos florestais. Podemos notar a ocupação irregular nas áreas de proteção permanente, retirada e degradação da vegetação ciliar, presença de cabos da rede elétrica e uma rua atravessando o “corredor”.

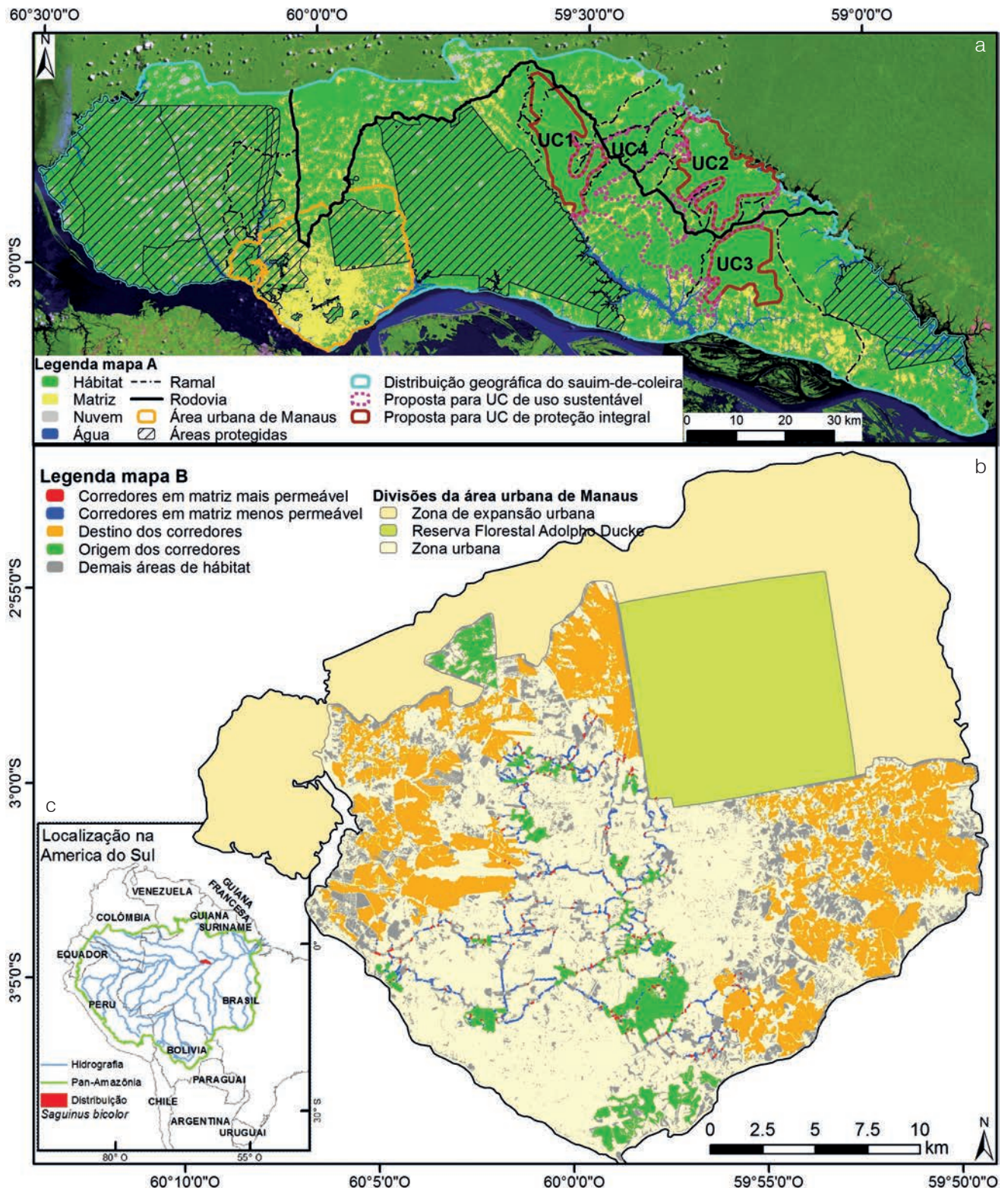


Figura 2: a) Propostas de Unidades de Conservação na área rural. b) Proposta de corredores ecológicos na área urbana de Manaus conectando fragmentos florestais urbanos entre si e áreas “contínuas” na zona rural. c) Localização da distribuição geográfica de *Saguinus bicolor* na América do Sul.

ção das áreas rurais circundantes a Manaus para atender a demanda agrícola da cidade e a ocupação na área urbana e periurbana para atender a moradias, transfor-

mou a região em um dos “hotspots” do desmatamento na Amazônia brasileira, embora numa escala menor do que o arco do desmatamento (Fearnside 2005).

A matriz urbana caracterizada pela redução da permeabilidade, muito pouco potencial para a regeneração ou a formação de corredores e a crescente fragmentação da área rural com aumento da malha viária vem sendo um forte desafio para a conservação de *S. bicolor*, que é listada como ameaçado de extinção pela IUCN (Mittermeier *et al.* 2008) com base nas taxas em curso do declínio da população, e criticamente em perigo na lista vermelha brasileira (Gordo 2008). O desafio de conectar fragmentos florestais ou man-

ter as conexões ainda existentes tem sido um dos focos do Projeto Sauim-de-Coleira, da Universidade Federal do Amazonas, (<https://www.facebook.com/Projeto-Sauim-de-Coleira-351263048378647/>) e do PAN sauim, Plano de Ação Nacional para Conservação do Sauim-de-coleira (ICMBio 2016; Coelho *et al.* 2016). Ainda, são poucas as informações existentes sobre a capacidade de dispersão da espécie em diferentes matrizes e o quanto isso pode influenciar na viabilidade das populações (Gordo 2012).

MATERIAL E MÉTODOS

Planejamento e construção de propostas para criação de corredores ecológicos

As áreas para o sauim-de-coleira foram obtidas em duas escalas espaciais. Para a distribuição completa da espécie foram classificadas imagens do sensor LIS-S-III (resolução espacial 24 m) do satélite IRS-P6 com data de obtenção entre abril e agosto de 2012, utilizando o método supervisionado por regiões no programa SPRING (Camara *et al.* 1996), com unidade mínima mapeável igual a 0,6 ha (para maiores detalhes ver Coelho *et al.* 2016). Para o perímetro urbano foram fotointerpretadas imagens do satélite Geoeye (resolução espacial submétrica) obtidas no Google Earth utilizando o programa QGIS (Nanni *et al.* sem data) considerando 0,1 ha como unidade mínima mapeável, devido a necessidade de maior detalhamento da classe na área urbana para a definição dos traçados dos corredores. Foram utilizadas as imagens mais recentes entre as disponíveis no *Google Earth*, para 3,4% da área foram utilizadas as imagens de 2009, para 2% da área imagens de 2011 e para 94,6% da área imagens de 2013. Os mapas foram georreferenciados utilizando o Sistema de Coordenadas Geográficas (graus decimais) e datum WGS84 e a acurácia dos mapas foi avaliada a partir do índice de concordância Kappa (Congalton 1991).

O mapa de permeabilidade da matriz foi gerado com base no valor do Índice de Vegetação da Diferença Normalizada (NDVI). O NDVI tem uma relação direta com o vigor ou a densidade da cobertura vegetal (Ponzoni & Shimabukuro 2007), quanto maior o valor de NDVI, menor o grau de urbanização da matriz e melhor o estado de conservação das áreas de hábitat, sendo que a permeabilidade da matriz para primatas

diminui com a urbanização (Pozo-Montuy *et al.* 2011; Gordo 2012). Para calcular o NDVI serão utilizadas as bandas Infravermelho próximo (banda 3) e Infravermelho médio (banda 4) das imagens do satélite IRS-P6 através da fórmula: $NDVI = (banda\ 4 - banda\ 3) / (banda\ 4 + banda\ 3)$, utilizando programação em LEGAL (Linguagem Espacial para Geoprocessamento Algébrico) no programa SPRING (Camara *et al.* 1996). O resultado foi gerado na escala do pixel (24 m), portanto é capaz de identificar tanto elementos de baixa permeabilidade (e.g. avenidas) como de alta permeabilidade (e.g. linhas de árvores).

O mapa de permeabilidade da matriz foi transformado em um mapa de atrito e os corredores foram definidos a partir de uma análise de caminho de menor custo utilizando a extensão Ferramentas de Análise Espacial do aplicativo ArcMap (ESRI 2009). O valor de atrito representa a dificuldade da espécie alvo em cruzar um pixel de 24 m de lado. A escala utilizada para a transformação, varia de 1 a 25, onde pixels com valor 1 tem atrito mínimo (NDVI = 0,71) e pixels com valor 25 atrito máximo (NDVI = -0,50), e a diferença no valor do NDVI entre um nível de atrito e outro é igual a 0,05.

Os locais de origem e destino dos corredores para condução da análise do caminho de menor custo foram definidos do ponto de vista da teoria da percolação (Turner *et al.* 2001). Para tal, a representação da paisagem urbana foi exportada para o programa FRAGSTAT v.3.4 (McGarigal *et al.* 2002), e transformada em um mapa contínuo da classe habitat (presença de vegetação arbórea) a partir da análise do gradiente da estrutura local (*Moving Windows*) considerando um raio igual a 150 m. Esse parâmetro foi definido com base

nos deslocamentos da espécie registrados em Manaus, a partir de exemplares de *S. bicolor* marcados e recapturados durante as pesquisas do Projeto Sauim-de-Co-leira (Gordo 2012). A partir do resultado foi possível identificar quais regiões da área urbana de Manaus, considerando a perspectiva da espécie em questão, estavam acima do limite de 40% de habitat proposto pela teoria da percolação (Metzger & Décamp 1997). Posteriormente definimos os polígonos maiores que 1.000 ha como regiões adequadas para origem de corredores florestais e os polígonos com área entre 1.000 e 50 ha como destino de corredores florestais.

A análise do caminho de menor custo foi conduzida selecionando simultaneamente todos os fragmentos de destino e origem dos corredores, permitindo a geração de uma rede de corredores. O resultado foi produzido em formato matricial e foi editado manualmente para o formato vetorial (linha) utilizando o programa QGIS (Nanni *et al.* sem data). Durante a edição o traçado dos corredores foi alterado sutilmente para incluir estruturas lineares reconhecidas na paisagem mas não seguidas pelo traçado bruto dos corredores, como linhas de árvores e matas ciliares. Também foram excluídas algumas áreas sabidamente inviáveis para a implantação de corredores, por exemplo: campos de futebol ou áreas no entorno de pistas de pouso e decolagem de aviões. Em seguida as linhas foram transformadas em polígonos a partir de buffers de 12 m (somando 24 m de largura). As extremidades dos polígonos foram cortadas para encaixar perfeitamente nos fragmentos mapeados.

O custo de implantar dezenas de quilômetros de travessias para a fauna em situações extremamente diversas (e. g. sobre vias de tráfego amplas ou cruzando áreas particulares) é muito alto, sejam corredores com espécies arbóreas ou passarelas artificiais (e.g. construídas com cabos de aço). Portanto, com base no NDVI identificamos os corredores com implantação mais viável em curto prazo, ou seja aqueles localizados em trechos de maior permeabilidade da matriz. Para tal o mapa de NDVI foi recortado com os polígonos dos corredores editados. Então a média aritmética ponderada do valor de NDVI para cada corredor foi calculada. A média ponderada foi utilizada pois os corredores eram preenchidos em sua maioria por frações dos pixels presentes no mapa de NDVI. O valor médio do NDVI foi correlacionado com a área para cada corredor, visto que a correlação encontrada não foi alta (rs-

pearman= 0,44; N=689) optou-se por utilizar apenas o valor do NDVI como critério para diferenciar os corredores mais viáveis. Com base em verificações de campo e comparações com as imagens do satélite Geoeye, definimos que valores médios de NDVI maiores que 0,40 indicam os corredores mais viáveis, pois possuem maior densidade de cobertura vegetal e consequentemente maior permeabilidade, portanto os custos de implantação são potencialmente menores.

Contudo, como a proposta perde parte de sua força e lógica se não for feito um esforço para tornar realidade toda a rede de corredores proposta, foi conduzida uma análise mais detalhada a partir de diversos atributos dos corredores para comparar com o ranqueamento simplificado a partir do NDVI, e inclusive testar sua aplicabilidade.

Caracterização *in loco* das conectividades

Os pontos críticos para a conectividade entre fragmentos florestais foram visitados para caracterização da paisagem em escala local e avaliação do potencial de conexão. Tais pontos (n=44) compreenderam locais em fragmentos florestais ou áreas de proteção permanente (margens de cursos d'água) recortados pela malha viária, como ruas e avenidas na zona urbana de Manaus (Barr 2016), e na zona rural foram visitados diferentes locais nas rodovias principais (BR174 e AM010) e rodovias secundárias (cinco ramais). Nesses pontos foram registradas as características que poderiam facilitar ou dificultar a passagem/dispersão dos sauius, tais como o registro de *S. bicolor*, a presença de fiação elétrica (de qual tipo), presença e tipo de vegetação em cada margem, largura da estrada, rua ou avenida, presença de canteiro central, presença de corpos d'água, fluxo de veículos e largura do possível corredor (Figura 1b).

Em diversos locais as possíveis conexões são interrompidas por áreas de não habitat, como áreas residenciais, com sequências de casas com ou sem pequenas ruas. Esses locais foram avaliados de maneira remota com uso de imagens de satélite de alta resolução, mas também em visitas *in loco* nos bairros onde estão inseridos.

Na zona rural também foram realizadas visitas e entrevistas aos diversos proprietários e moradores de sítios e fazendas, além de um estudo preliminar da situação fundiária dessa região, a fim de servir como subsídio para o planejamento dos corredores ecológicos bem

como para assinalar possíveis áreas para criação de Unidades de Conservação.

Interação Homem-sauim e a efetivação dos corredores ecológicos

A ecologia do sauim-de-coleira, especialmente sua área de vida, formas de deslocamento, dispersão de indivíduos e a influência da presença de árvores com frutos no uso do espaço, foi estudada durante mais de 10 anos pelo Projeto Sauim-de-Coleira (Gordo 2012; Gordo *et al.* 2013; Monteiro Neto 2015; Projeto Sauim-de-Coleira 2016), de onde foram tiradas as informações pertinentes para subsidiar as interpretações sobre as interações Homem-sauims e possibilidades uso efetivo dos corredores ecológicos em diferentes condições, paisagens e contextos.

Para diagnosticar a interação de sauims com a população humana que ocupa as margens de fragmentos florestais com presença de *S. bicolor* e áreas de conexão entre esses fragmentos, foram feitas entrevistas com questões semi-estruturadas com 84 moradores de sete fragmentos com tais características e cujos quintais possuem árvores frutíferas visitadas por esses primatas.

As tipologias de interações dos moradores, a respeito do animal, foram definidas em função de quatro categorias de comportamento humano: a percepção, as atitudes, o pro-ativismo e o cultivo. A *Percepção*: emerge da formulação do sentimento de valorização ou não da presença dos indivíduos de sauim-de-coleira na área. As *Atitudes*: de acordo com Mcleod (1994) são definidas como uma predisposição para responder de maneira favorável ou desfavorável a um determinado objeto/ser. O

Pro-ativismo: parte da base ideológica sobre a qual os indivíduos decidem sobre o seu engajamento em ações conservacionistas. Caracterizado pela vontade em ajudar na conservação da espécie. O *Cultivo*: Refere-se ao plantio de árvores frutíferas nos quintais ou na área verde. Segundo Amorozo (2002) o quintal se refere ao espaço do terreno situado ao redor da casa regularmente manejado, onde são cultivadas plantas e também são criados animais domésticos de pequeno porte. Nesta categoria foi considerada a finalidade das espécies frutíferas, se plantadas para consumo dos moradores, dos animais ou ambos.

Proposta de Unidades de Conservação

A distribuição do sauim-de-coleira pode ser dividida em cinco interflúvios, devido aos seis rios que cortam a área no sentido norte sul, dois nos limites leste e oeste da distribuição e os outros quatro no interior da distribuição. O interflúvio localizado mais a leste é o maior, ocupando cerca de 42% da distribuição total, apesar da sua grande extensão possui uma pequena porcentagem protegida (Figura 2a). Com base na identificação de grandes maciços florestais no interior do Corredor Ecológico Sauim de Coleira, que propõe um desenho de unidades de proteção ambiental (unidades conservação previstas no SNUC mais áreas militares e terras Indígenas) integradas para garantir o fluxo leste-oeste da espécie na sua distribuição, no levantamento da situação fundiária, no mapeamento dos ramais dessa região e em visitas a campo e a cartórios (Coelho *et al.* 2016; F. Röhe, dados não publicados) foi elaborada a proposta de criação de unidades de conservação apresentada nesse texto.

RESULTADOS

Planejamento e construção de propostas para criação de corredores ecológicos

Ambas as classificações das imagens apresentaram grau de acurácia excelente segundo o índice de concordância kappa. A área total mapeada para avaliação da área de distribuição da espécie foi 771.977,2 ha, sendo 81,2% cobertos por hábitat. A maior área contínua de hábitat florestal abrange 73,9% da paisagem estudada, pode-se dizer que o sistema percola, pois é possível transitar de norte a sul ou de leste a oeste pela mesma mancha de hábitat (Figura 2a). Ao todo foram

identificados 993 fragmentos. O maior fragmento representa 91% da área de hábitat (570.491,1 ha), a área média dos fragmentos é 632,3 ha ($dp = \pm 18.169,6$) e os fragmentos estão a uma distância média de 106 m (desvio padrão = ± 103 m) de seu vizinho mais próximo. A classe não-hábitat apresenta um alto grau de fragmentação, pois além de ocupar apenas 13% da paisagem, está subdividida em 3.439 manchas, a maioria (88%) com menos de 30 ha e a maior mancha é a zona urbana do município de Manaus.

A zona urbana de Manaus possui 48.008,07 ha, sendo 40,17% cobertos por habitat para *S. bico-*

lor (19.286,85 ha). As duas maiores áreas contínuas de habitat mapeadas nessa escala tem 1.591 e 1.416 ha, abrangendo 6,25% da paisagem estudada (Figura 2b). Como é possível observar na Figura 2b, a área de habitat disponível aumenta consideravelmente se a Reserva Florestal Adolpho Ducke for considerada. Ao todo foram identificados 4.281 fragmentos, com distribuição agregada e concentrada nas regiões norte, oeste e sudeste da área urbana. Mais de 90% dos fragmentos mapeados tem menos de 5 ha e somam cerca de 10% do total de habitat, enquanto 42,5% do habitat estão representados por fragmentos com até 100 ha. Já os fragmentos maiores que 100 ha representam menos de 1% do total de fragmentos mapeados (apenas 37 fragmentos) e contribuem com aproximadamente 57,5% do total das áreas de habitat. Por outro lado as áreas de matriz (áreas de não habitat) estão conectadas. Apesar de a matriz ser composta por 2.593 fragmentos, ela ocupa 59,83% da área mapeada e a maior mancha contínua de matriz abrange 57,9% da área mapeada.

Na área urbana foram editados 689 corredores com área variando de 0,01 a 2,93 ha (Tabela 1) e extensão acumulada de aproximadamente 47,7 km. Cerca de um terço dos corredores (222 corredores de 689) e um sétimo da extensão total ocupada pelos corredores (6,7 km de 47,7 km) foram classificados como mais viáveis. Sendo que desse total nenhum excedeu 0,5 ha de área (cerca de 200m). Os corredores mais viáveis estão distribuídos por toda a área urbana de Manaus (Figura 2b) e a maior parte deles não ultrapassa 50 m de extensão. Apenas 19 possuem mais de 300 m. Três grandes corredores podem ser delimitados artificialmente para facilidade de gestão e implementação, conectando fragmentos da área oeste, área central e área leste. Estratégia que vem sendo adotada pelo PAN saum (ICMBio 2016).

Caracterização *in loco* das conectividades

Considerando o universo amostral de 44 pontos de conectividade caracterizados quanto aos parâmetros que podem influenciar a dispersão e mobilidade dos saúns, quase metade (n=20; 45,45%) foram classificados como de difícil transposição e implementação, por apresentarem distâncias maiores entre fragmentos de habitat, serem cruzados por avenidas ou ruas de grande fluxo de veículos, pouca vegetação e

Tabela 1. Número de corredores para diferentes classes de área m²/comprimento m. Para o grupo de corredores em matriz mais permeável e menos permeável. Como alguns corredores tem a forma da letra Y, o tamanho deles é melhor descrito pela área, contudo o equivalente em comprimento de um corredor linear permite uma melhor compreensão.

Área/comprimento	Matriz mais permeável	Matriz menos permeável	Total
até 480 m ² /20 m	102	110	212
até 1200 m ² /50 m	87	132	219
até 2400 m ² /100 m	25	101	126
até 7200 m ² /300 m	8	105	113
até 14400 m ² /600 m	0	15	15
até 21600 m ² /900 m	0	1	1
até 30000 m ² /1250 m	0	3	3
total	222	467	689

presença de rede de transmissão elétrica, com muitos dos pontos sem ter a presença de áreas protegidas por lei, como APP, por exemplo. Cerca de 29,54% (n=13) desses pontos foram classificados como sendo de transposição e implementação moderada. E apenas 25% dos pontos (n=11) foram tidos como de fácil transposição e implementação.

Em alguns trechos dos corredores ecológicos em área urbana, a conectividade de habitat (floresta) é interrompida em grandes distâncias (de até 250 m) pela existência de quarteirões inteiros de residências e estabelecimentos comerciais, além de ruas ou avenidas. Mas a presença de praças, arborização em calçadas e quintais é fator relevante para aumento da permeabilidade da matriz e gestão da área.

Na área rural grandes blocos de floresta estão recortados por pequenas estradas de terra (ramais) e apenas duas rodovias asfaltadas, BR-174 e AM-010. Apesar dessa fragmentação e impactos negativos advindos da presença das estradas, dificultando a travessia dos saúns ou mesmo causando a morte por atropelamento, a conectividade não é afetada de forma extrema, pois por haver menor fluxo de veículos e as distâncias entre as margens não serem muito grandes, os saúns conseguem atravessar com frequência em diferentes pontos. A perda de habitat em maior escala proporcionado pelos proprietários, geralmente na frente dos lotes e ao longo das estradas, gera um isolamento maior do que quando a floresta ou cultivos arbóreos chegam próximos às estradas. A presença de áreas institucionais, terra indígena, unidades de conservação e reservas legais

das propriedades e assentamentos rurais, facilitam a conectividade em diferentes escalas espaciais.

Interação Homem-sauim e a efetivação dos corredores ecológicos

Dentro dos 84 quintais amostrados, 54% das espécies frutíferas registradas são compartilhadas entre população humana e sauim-de-coleira. A visita constante ou eventual dos sauins aos quintais gerou diferentes formas de relacionamento entre as pessoas e os sauins, onde a maioria foi positiva em termos de conservação ou efetivação/facilitação dos quintais como corredores ecológicos. Pois as interações classificadas como cooperação e afetividade representaram 59% e 11% respectivamente. Interações neutras representaram 11% e interações com características negativas para a conservação do sauim, como interações de amansamento e competição representaram 13% e 6% respectivamente. Quando os moradores foram questionados sobre a disposição em participar de projeto/programa de conservação para ajudar o sauim-de-coleira, 88% dos entrevistados demonstraram interesse em fazer algo que ajudasse a conservar essa espécie de primata, outros animais e a área verde próxima a sua residência.

Proposta de Unidades de Conservação

Quarenta e um por cento da distribuição do sauim-de-coleira possui algum tipo de proteção (desde

unidades de conservação de uso sustentável até terras indígenas e áreas militares), porém o interflúvio entre os rios Urubu e Preto da Eva que representa 42% da distribuição da espécie, possui apenas 10,6% de sua área protegida pela Terra Indígena rio Urubu. Essa discrepância entre a importância dessa região para a conservação de *S. bicolor*, a presença de relevantes maciços florestais (com mais de 10.000 ha), a baixa porcentagem de áreas protegidas existentes e um acelerado processo de fragmentação associado a rodovia AM-010, que liga as cidades de Manaus e Itacoatiara, respectivamente a primeira e terceira cidade em população do estado do Amazonas, levou a indicação de um mosaico de unidades de conservação das duas categorias previstas na legislação brasileira, Uso Sustentável (menos restritiva) e Proteção Integral (mais restritiva) (ver o Sistema Nacional de Unidades de Conservação do Brasil, SNUC: <http://www.mma.gov.br/port/conama/legiabre.cfm?codlegi=322>). Foram propostas três unidades de conservação de proteção integral e uma de uso sustentável (Figura 2a), sendo que essa última deve garantir a manutenção de uma matriz permeável, visando uma alta conectividade entre as unidades de proteção integral e buscando proteger as espécies favorecidas por essas unidades de conservação dos efeitos da fragmentação associada a AM-010. Com a inclusão dessas quatro unidades de conservação o interflúvio em questão passa a ter 50% de sua extensão protegida. Por outro lado, a dificuldade em obter dados precisos sobre a titularidade verídica dos lotes, cria uma certa ressalva sobre a real possibilidade de criação das UCs e categorias mais adequadas.

DISCUSSÃO

A principal diferença na modelagem de corredores na área urbana e rural é a escala de trabalho. Na área urbana o nível de detalhamento deve ser maior, e ser capaz de incluir no mapa de permeabilidade da matriz elementos tais como os avaliados nesse estudo (rede elétrica, vias de tráfego). Além disso, na área urbana os corredores devem ser estreitos para serem viáveis do ponto de vista urbanístico e econômico. O protocolo apresentado nesse estudo, que combina um delineamento mais genérico do traçado dos corredores com uma análise de viabilidade dos mesmos a partir de parâmetros relacionados a qualidade da matriz em diferentes pontos ao longo dos corredores

propostos, parece ser uma solução eficiente. Pois enquanto as técnicas de geoprocessamento utilizadas garantem uma varredura completa de todas as possibilidades de conexão da área alvo, no caso a zona urbana de Manaus, a caracterização in loco dos corredores indicados remotamente é fundamental para refinar o planejamento da implantação dos corredores propriamente dita.

Já a área rural apresenta, provavelmente, uma matriz mais permeável ao deslocamento da espécie alvo e oferece menos risco de morte aos indivíduos durante seu deslocamento. Devido principalmente o menor fluxo de automóveis e a menor densidade da rede elé-

trica. Portanto na zona rural a largura do corredor não é o principal limitante, mas sim o grau de isolamento dos fragmentos e a presença de barreiras como grandes rios, rodovias pavimentadas e o desmatamento nas fazendas e sítios sem um planejamento e zoneamento. A forma habitual de ocupação do solo nas propriedades rurais acompanha as estradas e ramais, configurando as famosas “espinhas de peixe”, (Oliveira Filho & Metzger 2006) aumentando o isolamento entre as áreas florestadas. Nesse caso análises de múltiplos caminhos (Pinto *et al.* 2012) são mais adequadas, inclusive, para identificar com mais precisão gargalos de permeabilidade para implantação de passagens de fauna sobre rodovias, e recuperação da cobertura vegetal. Planejamentos ao longo de assentamentos rurais poderiam auxiliar na formação de corredores florestais usando as reservas legais das propriedades e as APPs, Áreas de Preservação Permanente, como margens de rios e igarapés e áreas de alto declive. Tudo isso associado a UCs existentes e propostas e ao comprometimento de instituições detentoras de grandes áreas de floresta, como o Exército e o INCRA, podemos implementar um mosaico de áreas protegidas destinadas a cumprir o papel de Corredor Ecológico para o sauíim-de-coleira, conseqüentemente também para muitas outras espécies. Entretanto não temos notado vontade política dentro dos órgãos competentes no sentido de criação de novas UCs, em oposição, há fortes indícios de facilitação da regularização fundiária de lotes e ramais abertos em áreas do Estado e da União que comportam habitat para a espécie.

Dentro da área urbana, a possibilidade de utilização de praças e quintais pelos primatas durante seu deslocamento é um facilitador da implantação de corredores. Porém a viabilidade desse sistema depende da conscientização e participação dos moradores (Santos 2015). Para redes de passagens de fauna urbana serem bem aceitas pela população é necessário envolver a comunidade no entorno dos traçados dos corredores. Assim programas de educação ambiental devem ser conduzidos no entorno dos corredores, visando educar e envolver as pessoas, entre outros aspectos, a respeito das espécies de árvores a serem plantadas, formas de poda e manutenção das plantas, árvores nos quintais e praças, aproveitando a alta aceitação dos moradores em participar da conservação do sauíim, de outros animais e dos fragmentos florestais. Com isso ocorreria uma otimização da função desses ambientes como

“stepping stones” (pontos de ligação) e complemento de recursos dos fragmentos, gerando abrigo, substratos seguros para deslocamento e forrageio, fonte de frutos compartilhada entre humanos e sauíins, e estimulando as rotas ao longo dos corredores (Santos 2015; Monteiro Neto 2015).

Apesar de ainda não sabermos muito sobre taxas de dispersão dos sauíins, a sobrevivência dos animais ao dispersarem e a importância dessa conectividade populacional para a viabilidade das populações em médio e longo prazo (Gordo 2012; Farias *et al.* 2015; Jerusalinsky *et al.* 2016), há exemplos de indivíduos que foram capazes de atravessar avenidas e ruas extremamente movimentadas, trechos de até 310 m ocupados por residências e um exemplar que sobreviveu por meses em um quintal com menos de 120 m² (Gordo 2012; Viviane Costa com. pess.). Entretanto em ambiente de floresta há registros de dispersão de indivíduos de até 1.350 m em linha reta, sugerindo alto poder de deslocamento e dispersão dos sauíins desde que haja habitat adequado para isso (Gordo 2012). Por outro lado os atropelamentos são causa de altos índices de mortalidade podendo comprometer a viabilidade de populações locais (Gordo 2012; Gordo *et al.* 2013), sendo importante a facilitação dos deslocamentos desses animais de forma a evitar o solo e travessias perigosas, seja pela conexão das copas das árvores em pontos estratégicos dos corredores ecológicos ou mesmo pela construção de passagens de fauna artificiais (Taylor & Goldingay 2009; G1 2015; Barr 2016).

A conexão efetiva entre fragmentos dentro da zona urbana atualmente está bastante comprometida pela degradação ambiental, retirada da vegetação e presença de estruturas urbanísticas inadequadas, como fios elétricos desencapados, construções em APPs, canteiros centrais e calçadas sem espaço para arborização. Isso requer uma maior ação do poder público, em todas as instâncias, para tentar reverter alguns quadros, retirar ocupações irregulares e evitar novas, recuperar a vegetação de APPs, efetivar instrumentos legais de criação, implementação e manejo de novas áreas protegidas e envolver a comunidade. Cada trecho dos corredores propostos tem uma realidade e grau de dificuldade diferente e deve ser tratado especificamente para resolver seus problemas.

Em áreas onde o problema é apenas a falta ou degradação da vegetação ao longo de um igarapé, basta o plantio de árvores adequadas para a conexão

das copas e fornecimento de alimento para os saúns e outros animais, mas em áreas onde há ruas e avenidas a situação começa a ficar mais complexa exigindo maior planejamento e intervenção, como alteração da rede elétrica, colocação de redutores de velocidade na pista, plantio de árvores em ambas as laterais da pista com arquitetura de copa adequada, de forma a se tocarem no futuro, e até mesmo a construção de passagens de fauna (Taylor & Goldingay 2009; G1 2015). Na maioria dos casos o uso de APPs ao longo dos igarapés é uma excelente ferramenta jurídica para construção das conexões, mas em casos onde não há áreas florestadas passíveis de proteção (como parques,

áreas verdes, praças e UCs) e a cobertura do solo consiste em residências e estabelecimentos comerciais, a estratégia de implantação do corredor ecológico deve ser voltada para o direcionamento da arborização de logradouros, modificação da rede elétrica (para evitar choques e permitir o crescimento das árvores), instalação de redutores de velocidade nas ruas e avenidas, sinalização educativa e principalmente para o envolvimento dos moradores. Os moradores podem atuar de diferentes formas, mas o mais importante seria o cultivo de árvores em seus quintais e calçadas, formando micro-corredores nas partes internas dos quarteirões e ao longo das calçadas.

CONCLUSÕES

Os procedimentos detalhados nesse estudo e os critérios técnicos utilizados foram eficientes para o planejamento de uma rede de corredores ecológicos para o sauím-de-coleira. É possível que essa metodologia possa ser replicada com sucesso para outros primatas neotropicais, desde que realizados ajustes necessários nos critérios utilizados, uma vez que processos relacionados à conectividade de habitats são espécie-específicos. Vale ressaltar que a seleção de critérios de permeabilidade das áreas de não habitat depende do conhecimento da espécie alvo e da disponibilidade de informações especializadas.

Também foram identificados alguns desafios para execução do plano de conectividade apresentado que exigirão grandes intervenções governamentais e não governamentais, principalmente na zona urbana. As inúmeras irregularidades e condutas inadequadas encontradas ao longo dos corredores propostos refletem a ineficiência dos governos em fiscalizar essas áreas e em planejar suas ocupações. E a intervenção governamental se faz imprescindível na fiscalização, no planejamento junto ao meio científico/acadêmico, na ocupação do espaço, na recuperação ambiental e no envolvimento da sociedade.

Toda a sociedade residente nos corredores propostos ou imediações deve ser envolvida de forma a serem multiplicadores das ações indicadas, não apenas para se conscientizarem da necessidade ecológica dos corredores, mas também por poderem usufruir desses locais e pela possibilidade de cultivarem um sentimento de apoderamento dessas áreas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a SAPECA, pelo financiamento de Luis Coelho e Fabio Röhe, ao Projeto Sauim-de-Coleira/UFAM e CEPAM/ICMBio pela infraestrutura e logística para a coleta de dados e ao PAN Sauim pelas discussões, reuniões e facilitações durante o processo de estudos.

BIBLIOGRAFIA

- Amorozo MCM (2002) Agricultura tradicional, espaços de resistência e o prazer de plantar. *Atualidades em etnobiologia e etnoecologia*. Recife: Sociedade Brasileira de Etnobiologia e Etnoecologia. Pp. 123-131.
- Barr S (2016) *Conservation Efforts for Pied Tamarins (Saguinus bicolor) - Evaluating Ecological Corridors for Restoring the Forest Fragments of Urban Manaus, Brazil*. Dissertação de Mestrado. Lund University, Suécia. 52 pp.
- Camara G, Souza RCM, Freitas UM & J Garrido (1996) SPRING: Integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modeling. *Computers & Graphics* 20(3):395-403.
- Coelho LFM, Gordo M, Subirá R & F Röhe (2016) *Análise da estrutura da paisagem, conectividade de habitat e indicação de áreas prioritárias para ações conservacionistas para Saguinus bicolor*. Em: Jerusalinsky L, Azevedo RB & Gordo M (orgs.). Plano de Ação Nacional para a Conservação do Sauím-de-Coleira. ICMBio. Brasília, Brasil. Pp. 177-196.
- Congalton RG (1991) A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. *Remot Sensing of Environment* 37(1):35-46.
- Egler SG (1992) Feeding ecology of *Saguinus bicolor bicolor* (Primates: Callitrichidae) in a forest relict in Manaus, Brazilian Amazonia. *Folia Primatologica* 59:61-76.

- Farias IP, Santos WG, Gordo M & Hrbek T (2015) Effects of Forest Fragmentation on Genetic Diversity of the Critically Endangered Primate, the Pied Tamarin (*Saguinus bicolor*): Implications for Conservation. *Journal of Heredity* 106:512-521.
- Fearnside PM (2005) Deforestation in Brazilian Amazonia: history, rates, and consequences. *Conservation Biology* 19:680-688.
- Ferrari SF (1993) *Ecological differentiation in the Callitrichidae*. In: Rylands AB (ed). *Marmosets and tamarins, systematics, behaviour, and ecology*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 314-328.
- G1 (2015) Passarelas podem auxiliar na travessia de animais silvestres e evitar aumento de mortes em regiões de grande fluxo de veículos. <http://g1.globo.com/am/amazonas/bom-dia-amazonia/videos/v/no-am-especialista-fala-da-importancia-de-passarelas-para-sauins-de-coleira/4598482/> (exibido em 10-XI-2015).
- Gordo M (2008) *Saguinus bicolor*. Em: Machado ABM, Drummond GM & AP Paglia (Org.). *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção*. 1ed. Brasília, MMA. 2:750-751.
- Gordo M (2012) *Ecologia e Conservação do sauíim-de-coleira, Saguinus bicolor (Primates; Callitrichidae)*. Tese de doutorado. Museu Paraense Emílio Goeldi / Universidade do Federal do Pará, Belém, Pará, Brasil. 144 pp.
- Gordo M, Calleia FO, Vasconcelos SA, Leite JF & SF Ferrari (2013) The challenges of surviving in a concrete jungle: Conservation of the Pied Tamarin (*Saguinus bicolor*) in the urban landscape of Manaus, Brazil. Em: Marsh LK & Chapman CA (eds.), *Primates in Fragments: Complexity and Resilience, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer, New York, USA. Pp. 357-370.
- ICMBio (2016) Plano de Ação Nacional para a Conservação do Sauíim-de-coleira. <http://www.icmbio.gov.br/portal/biodiversidade/fauna-brasileira/plano-de-acao/2051-plano-de-acao-nacional-para-conservacao-do-sauim-de-coleira.html> (consultado em 13-III-2016).
- Jerusalinsky L, Azevedo RB & M Gordo (2016) Plano de Ação Nacional para a Conservação do Sauíim-de-Coleira. Ed. ICMBio: Brasília, Brasil. 197 pp.
- McGarigal MK, Cushman SA, Neel MC & E Ene (2002) *Fragstats: Spatial pattern analysis program for categorical maps*. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html.
- McLeod DB (1994) Research on affect and mathematics learning in the JRME: 1970 to the present. *Journal for research in Mathematics Education* 25(6):637-647.
- Mittermeier RA, Boubli JP, Subira R & AB Rylands (2008) *Saguinus bicolor*. En: IUCN (ed.) 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/details/40644/0>
- Metzger JP & H Décamps (1997) The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at landscape scale. *Acta Oecologica* 18(1):1-12.
- Monteiro Neto BD (2015) Área de uso e dinâmica de uso do espaço em grupos de *Saguinus bicolor* (*Primates: Callitrichidae*). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Brasil.
- Nanni AS, Descovi-Filho L, Virtuoso MA, Montenegro D, Willrich G, Machado PH, Sperb R, Dantas GS & Y Calazans. Quantum GIS – guia do usuário, versão 1.8.0 'Lisboa'. <http://qgisbrasil.org>. (consultado em 10-XI-2013).
- Oliveira Filho FJB & JP Metzger (2006) Thresholds in landscape structure for three common deforestation patterns in the Brazilian Amazon. *Landscape Ecology* 21(7):1061-1073.
- Pinto N, Keitt TH & M Wainright M (2012) LORACS: JAVA software for modeling landscape connectivity and matrix permeability. *Ecography* 35:388-392.
- Ponzoni FJ & YE Shimabukuro (2007) Sensoriamento remoto no estudo da vegetação. São José dos Campos. Ed. Parêntese, Brasil. 135 pp.
- Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC & YM Bonilla-Sánchez (2011) Influence of the landscape matrix on the abundance of arboreal primates in fragmented landscapes. *Primates* 52 (2):139-144.
- Projeto Sauíim-de-Coleira (2016) <https://www.facebook.com/Projeto-Sauim-de-Coleira-351263048378647/> (consultado em 13-III-2016).
- Röhe F (2006) *Área de contato entre as distribuições geográficas de Saguinus midas e Saguinus bicolor: a importância de interações e fatores ecológicos*. Dissertação de Mestrado. INPA/UFAM, Manaus, AM, Brasil. 82 pp.
- Santos LS (2015) *Interações entre população humana e sauíim-de-coleira (Saguinus bicolor) no uso de recursos em quintais nos fragmentos florestais urbanos de Manaus*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Brasil.
- SNUC - Sistema Nacional de Unidades de Conservação do Brasil, em: <http://www.mma.gov.br/port/conama/legiabre.cfm?codlegi=322> (consultado em 13-III-2016)
- Sussman RW & WG Kinzey (1984) The ecological role of the Callitrichidae. *American Journal of Physical Anthropology*. 64:419-449.
- Taylor BD & RL Goldingay (2009) Can road-crossing structures improve population viability of an urban gliding mammal? *Ecology and Society* 14(2):13.
- Turner MG, Gardner RH & RV O'Neill (2001) *Landscape Ecology: In theory and practice, pattern and process*. Springer. New York, USA. 401 pp.

Diet and foraging behavior of *Chiropotes albinasus* at two sites in south-eastern Brazilian Amazonia

Liliam Patricia Pinto¹, Rafaela Fátima Soares da Silva²,
Ana Cristina Mendes Oliveira³, Adrian A. Barnett^{4,5*},
Liza Maria Veiga^{6†} and Eleonore Z.F. Setz⁷

¹Postgraduate Ecology Course, Institute of Biology, Campinas State University, Campinas, São Paulo, Brazil.

²Post-graduate Program in Zoology, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brazil.

³Institute of Biological Sciences, Federal University of Pará, Belém, Pará, Brazil.

⁴Centre for Research in Evolutionary and Environmental Anthropology, Roehampton University, London, England.

⁵Biodiversity Unit, National Institute for Amazonian Research, Manaus, Amazonas, Brazil.

⁶Department of Zoology, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brazil.

⁷Animal Biology Dept., State University of Campinas, Campinas, São Paulo, Brazil.

† in memoriam.

*adrian.barnett1.biology@gmail.com

Abstract

The diet and foraging strategies of *Chiropotes albinasus* were studied at two locations in south-eastern Brazilian Amazonia, Tapajós National Forest (TNF) and Cristalino Private Nature Reserve. *Chiropotes albinasus* were encountered on 38 of 360 field days (TNF), and 18 of 60 field days (Cristalino). Feeding records were obtained for 125 species in 65 genera and 38 families (TNF), and for 37 plant species and 29 genera in 18 families (Cristalino). The most important families were Sapotaceae, Lecythidaceae and Moraceae (TNF), and Bignoniaceae, Moraceae and Burseraceae (Cristalino). Some species were highly selected (e.g. *Brosimum parinarioides*, *Pouteria bilocularis*, *Couratari stellata*) relative to their frequency in the habitat. Immature seeds dominated diets at both sites (48.2% TNF, 64.7% Cristalino). Flowers, mature fruits and invertebrates were also consumed. Strong month-to-month variation in diet composition was recorded but this did not link to phenology, probably because lianas were not surveyed.

Resumo

Dieta e comportamento de forrageamento em *Chiropotes albinasus* para dois locais no sudeste da Amazônia Brasileira.

As estratégias dietéticas e de forrageamento de *Chiropotes albinasus* foram estudados em dois locais no sudeste da Amazônia brasileira, Floresta Nacional do Tapajós (FNT) e Reserva Privada Natural Cristalino. *Chiropotes albinasus* foram encontrados em 38 de 360 dias de campo (TNF), e em 18 de 60 dias de campo (Cristalino). Registros da alimentação foram obtidos para 125 espécies em 65 gêneros e 38 famílias (TNF), e para 37 espécies de plantas e 29 gêneros em 18 famílias (Cristalino). As famílias mais importantes foram Sapotaceae, Lecythida-

Palavras chaves Key words

Forrageamento, neotropicais, Pitheciidae, primatas.
Foraging, Neotropics, Pitheciidae, primate.

ceae e Moraceae (TNF), e Bignoniaceae, Moraceae e Burseraceae (Cristalino). Algumas espécies foram altamente selecionadas (por exemplo, *Brosimum parinarioides*, *Pouteria bilocularis*, *Couratari stellata*) em relação à sua frequência no habitat. Sementes imaturas dominam as dietas em ambos os locais (48,2% TNF, 64,7% Cristalino). Flores, frutos maduros e invertebrados também foram consumidos. Forte variação mês a mês na composição da dieta foi gravada, mas isso não conectar-se a fenologia, provavelmente porque lianas não foram pesquisadas.

INTRODUCTION

Cuxius (genus *Chiropotes*, Pitheciidae: Pitheciinae) are highly specialized frugivores, with a skull modified in both dental form and cranial architecture for a diet dominated by immature seeds from hard-husked fruits (Norconk 2007). Adult *Chiropotes* weigh from 2.5-3.1 Kg, and have long black hair and bushy tails. Sexual dimorphism is slight (-15%: Hershkovitz 1985), but males of some species have distinctive cranial ornamentation. Home ranges are large (up to 5.59 km²). Daily ranges vary from 1000-4500m (Boyle *et al.* 2009; Silva & Ferrari 2008). There is a preference for continuous forest, though cuxius survive in forest fragments (Boyle *et al.* 2012; Ferrari *et al.* 2003).

Cuxius are timid, fast-moving, high-canopy specialists, rarely using lower vegetation layers (Norconk 2007). *Chiropotes albinasus*, the red-nosed cuxiu, is the least-known member of the genus. It is monomorphic (Hershkovitz 1985), listed as Endangered (A3cd) (IUCN 2013), and restricted to South-Eastern Amazonia, south of the Amazon and east of the Madeira rivers (with western margin uncertain: Figure 1). Red-nosed cuxius generally prefer tall evergreen never-flooded lowland rainforest (hereafter terra firme), though groups also enter seasonally-flooded riverside (Wallace *et al.* 1996; Barnett *et al.*, 2017, 2018), and drier open scrub forest (Ferrari *et al.* 1999). Previous studies comprise one extended study (Ayres 1981: Aripuanã River, Mato Grosso state: Site 1, Figure 1), and several short studies and field notes (Branch 1983; Ferrari 1995; Wallace *et al.* 1996; Ferrari *et al.* 1999, 2003; Rocha & Silva 2013).

As there is little data on diet and foraging in *C. albinasus*, this chapter reports the results of ecological studies from two Amazonian sites: Tapajós National Forest (TNF), south-eastern Pará state (Liliam Pinto, March 2004-Jan. 2006) (Pinto 2008), and at Cristalino Private Nature Reserve, north-central Mato Grosso state (Rafaela Soares, March-Sept. 2012) (Soares 2013),

respectively, sites 2 and 3, Figure 1. Data from the Tapajós study has been published on: social (Veiga *et al.* 2006) and general biology (Veiga & Pinto 2008), conservation (Veiga *et al.* 2008), and seed dispersal (Barnett *et al.* 2012). Taxonomy for *Chiropotes* follows Silva Jr. *et al.* (2013), for *Cacajao* (Ferrari *et al.* 2014), and Marsh (2014) for *Pithecia*.

Diet and diet selectivity are essential for the effective knowledge of the conservation ecology of a species (Wich & Marshall 2016). However, food species are rarely eaten at in direct proportion to their abundance in the environment and seeking out those favored species has a profound impact on spatial and temporal use of an area (Hohmann *et al.* 2006), as well as primate responses to resource bottlenecks and the overall extinction resilience of a species (Purvis *et al.* 2000; Godfrey & Irwin 2007). Considering this, studies were organized to gain baseline information on the broad aspects of the diet of the red-nosed cuxiu. Though independent, each study had the following aims:

- 1) Identify species eaten; 2) Search for patterns of seasonal variation and resource use; 3) Relate these to temporal and/or spatial variation in availability;

Based on the hypothesis that to maximize energetic gain and minimize travelling time, *C. albinasus* diet will simply track frequencies of available resources, each study tested the following predictions:

- 1) In the *C. albinasus* diet, proportions of various diet classes will reflect their phenological availability; 2) there will be no selectivity, with diet items eaten in direct proportion to their availability; 3) when the diet is dominated by immature seeds, *C. albinasus* will select the most abundant species providing immature seeds.

METHODS

Studies were conducted at two sites in Brazilian Amazonia:

Tapajós National Forest (TNF), Pará State, north-eastern Brazil: A 560,000 ha multi-use area (Site 2, Figure 1) on the eastern bank of the Tapajós River. It is dominated by never-flooded lowland rainforest. Average annual rainfall is 1.911mm. June-Oct is the driest period (rainfall < 100mm per month: Pinto 2008). Research was conducted from Sucupira Study Base (03° 21'19"S, 54° 56'57"W), near Km 117 on the BR 163.

Cristalino Private Nature Reserve, north-central Mato Grosso State, Brazil: located between Cristalino State Park and the Cristalino River, in Alta Floresta municipality (55° 56' 14"W, 9° 35' 45"S: Site 1, Figure 1), the 6,593ha area is contiguous with Cristalino State Park (184,900ha). Vegetation is predominantly eastern Amazon rainforest. The Cristalino region is located in an area with the highest deforestation pressure in Amazonia. The forest block formed by the two reserves is now one of the few large forest remnants in the region. Local climate has two distinct seasons: rainy (Oct-April) and dry (May-Sept.). Annual rainfall aver-

age of 2400 mm (range 1800-2700 mm). Rainfall is highest from Jan-March (Soares 2013). The private reserve contains a 40-guest ecotourism lodge. The area has no hunting. Tourists, instructed in impact-minimizing behavior before entering the forest, visit in guided groups of six. Visits mean wildlife is habituated to human presence. To avoid redundancy, methods for the two studies are tabulated (Table 1).

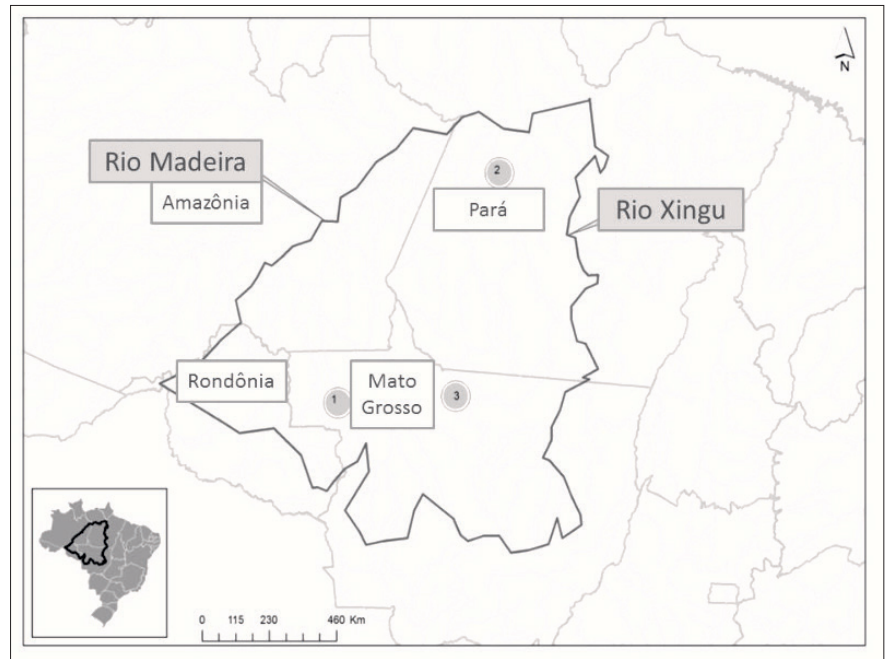


Figure 1. Geographical range of *Chiropotes albinus* and extended study site locations/ *C. albinus* distribution limits; 1: Márcio Ayres' site (1981), 2: Liliam Pinto's site (2008), 3: Raphaëla Soares' site (2012).

Table 1. Summary of *Chiropotes albinus* study methods at two sites in Brazilian Amazonia.

Method	Site	
	Tapajós National Forest	Cristalino Forest Reserve
Quantitative botanical studies	<p>Samples from 16 discontinuous 25m x 25m plots (summed area = 1 ha) in the 1400ha study grid. Within, all trees DBH > 10cm trees marked, DBH measured, categorized (10-<15, 15-<25, 25-<35, 35-<45, 45-<55m, 55+) and height estimated. Lianas were excluded.</p> <p><i>Absolute</i> and <i>Relative Densities</i> calculated for each species in summed 1 ha. <i>Basal Area</i> (BA: in m, calculated using $BA = \pi (DBH/2)^2$) for each individual, <i>Absolute Dominance</i> calculated per species (summed BAs of all individuals per taxon); <i>Relative Dominances</i> (calculated as percentage area occupied per species/area occupied by plants in summed 1ha); <i>Importance Value Index</i> (calculated using relative values of <i>Density</i>, <i>Dominance</i> and <i>Frequency</i> for each species).</p> <p>Botanical diversity calculated with Shannon-Weiner Index (H'), and sample representativeness with Jackknife and Bootstrap. Floristic similarity between subplots calculated with Horn's modifications to Morisita's Index using the Ecological Methodology program.</p>	Not conducted

Phenology	Data collected for 16 of 17 months between September 2004 and January 2006. All 16 plots visited once monthly, and abundance of flowers, immature and mature fruits estimated for all trees >10cm DBH. Following Peres (1994) and Peetz (2001), abundance of each item evaluated on 5-point scale (0-4: absent, 1-25%, 26-50%, 51-75% and >75% of branches bearing item being surveyed). New leaves not measured. Monthly <i>Availability Index</i> was calculated for each item and species by summing all monthly abundance records, multiplying result by 100 and dividing by total number of trees in sample. Fruit maturity estimated via size, color, comparison with conspecific trees and fruits fallen to ground. Such direct observation methods used in previous pitheciin studies [Ayes, 1986; Setz, 1993]. Completing phenology protocol required six full days/ month.	Not conducted
Primate study group habituation	12-months habituation, prior to fieldwork. Required as behavior of insufficiently habituated animals may be misleadingly different from habituate conspecifics (Barnett1997; Setchell & Curtis 2011).	Not required: group habituated by long-term use of site for ecotourism.
Data Collection (primates)	Visits averaging 20 days duration for each month over 18 months (August 2004 - January 2006), of which cuxiu were found in 11. Equipped with walkie-talkie radios a researcher and two assistants walked in different parts of trail system until contact made, whereupon other two team members summoned. Animals followed for as long as possible. Observer presence in the forest continuous even if study group not encountered, from first light to dusk.	Visits of 10 days duration in March, April, May, June, July and September, 2012 (August being missed for health reasons). Using full day follows (2-5 per month: number varying with difficulty of finding <i>C. albinasus</i> study group). Observer presence in the forest continuous even if study group not encountered. Group or subgroup followed from first light (05.30 – 06.00) on leaving sleeping trees, inclement weather occasionally delayed starts. Studies terminated at dusk.
Diet Recording	Behavior sampled (first seen activity of all visible members of the group) with Instantaneous Scan Samples (ISS) (Altman 1974) at 10 minute intervals. When feeding recorded, diet plant tagged, identified and item type and maturity state recorded. Diet item records obtained by direct observation. Most samples obtained from orts. A small percentage of diet records came from orts alone	Diet recorded as food items (e.g. flowers and leaf buds from same tree recorded separately). Records were collected with ISS at five minute intervals, <i>ad libitum</i> observation supplements to maximize recording of rare and/or brief events (Ferrari 1988). Diet records kept separately for each monthly visit. Diets of both sexes and all age-groups summed.
Classification of food sources and items	<i>Sources</i> : trees, lianas, epiphytes, hemi-epiphytes and invertebrates. <i>Items</i> : Flowers, buds, immature fruits, mature fruits, arthropods. For fruits, part eaten was recorded (pulp, seed).	<i>Sources</i> : trees, lianas, bromeliads, and invertebrates. <i>Items</i> : flower; leaf buds, seeds, seeds and pulp; other non-reproductive plant parts, invertebrates, water.
Item preservation and identification (plant)	In-field identification used floras and taxonomic keys (van Roosmalen 1985; Gentry 1996), and experience of local assistants. Exsiccates (Stems-leaves, fruits and flowers) for diet and specimen analysis dried in botanical oven for 3-10 days and deposited in Federal University Pará herbarium.	All non-epiphytic food sources marked with numbered tag, samples of consumed material (e.g. fruit, flowers) collected and preserved. Fruit samples preserved in 70% alcohol and labeled with source plant number. Leaf, flower and fruit samples collected, pressed and oven dried to form herbarium exsiccates. Identification by Libério Amorin, botanical technician at Federal U. Mato Grosso.
Item preservation and identification (inverts)	Samples preserved in 70% alcohol, identified to order by consulting the Federal U. Pará specialists.	Samples preserved in 70% alcohol, identified to order with field-guides
Diet composition calculations	Relative consumption calculated for each eaten species on a percentage basis for all summed records.	Relative frequency calculated for food sources (trees, lianas, bromeliads, invertebrates), botanical families, species, and for the five most important families and the five most important species.
Selectivity Indices	Calculated for four most used species by dividing relative consumption by species' relative abundance in quantitative botanical sample (follows Ramos-Fernández & Ayala-Orozco 2003). Values ≤ 1 indicate no selection, values > 1 indicate item positively sought. Values for lianas, excluded from botanical sampling, could not be calculated.	Not calculated.
Statistical Analysis	To permit use of parametric statistics when testing for between-season differences, item proportions in diet were square-root arc-sign transformed and a two-way ANOVA then performed using BioEstat 4.0. Spearman correlation coefficients used to test relationships between proportion of item classes in diet vs. flower, immature seed and mature fruit availability in habitat.	Kruskal-Wallis test performed on between-month variation in relative frequencies of diet item classes using STATISTICA 7.1.

RESULTS

At TNF, *C. albinasus* were seen on 38/360 field days following habituation (10.6%: range 1-5 days/month, mean 3.45), and 22373 scans. At Cristalino, *C. albinasus* were seen on 18/60 field days (30%: range 1-5 days/month, mean 3.5), and 4796 scans.

Botany

Phenology: Over 17-months, 40% of sampled trees flowered, 38% produced fruit. Peak flowering was in January, as the rainy season began. Immature fruit availability peaked early in the rainy season, mature fruits availability at its end. Immature fruits were available year-long, while during the dry season few flowers and mature fruits were available (June-Oct.). Immature fruits lowest availability occurred during the Mid-wet season.

Diet: At TNF, in 38 full days of contact, 5197 feeding records were obtained, from 665 individual plants, from 125 species in 65 genera and 38 families (Appendix 1). At Cristalino, in 18 contact days, 1289 feeding records were obtained, from 271 plant food sources, from 37 plant species and 29 genera in 18 families (Appendix 1: 17 species were identified to family level, four only to morphospecies). Trees comprised 82% of diet species, lianas 15%, epiphytes/hemi-epiphytes 4% and 1% undetermined.

At TNF the most important diet families (no. species eaten) were: Sapotaceae (16 spp.), Lecythidaceae (15) and Moraceae (8). These three families were also the most important in the botanical inventory. Twelve spp. constituted 50% of feeding records, and five 36% of records. For four of the top five food species, *C. albinasus* showed strong selectivity: e.g. *Brosimum parinaroides* (Moraceae), the most important diet species ranked 33rd in the botanical survey, and *Pouteria bilocularis* (Sapotaceae), ranked second in diet, but 11th in the botanical survey. The 4th and 5th

diet spp., *Couratari stellata* (Lecythidaceae) and *Goupia glabra* (Goupiaceae), ranked, respectively, 23rd and 14th.

At Cristalino, the most common food plant families were: Bignoniaceae (N=90: 35.2%), Moraceae (N=44: 17.2%), Burseraceae (N=37: 14.5%), Apocynaceae (N=20: 7.8%) and Sapotaceae (N=16: 6.25%). The remaining 19.05% of food records divided among 13 families (Annonaceae, Arecaceae, Cannabaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Hippocrateaceae, Lecythidaceae, Melastomataceae, Mimosaceae, Myristicaceae, Rubiaceae, and Violaceae). Most important families by number of species were: Apocynaceae (N=4), Bignoniaceae (N=4), Sapotaceae (N=3), Moraceae (N=3), Arecaceae (N=3) and Euphorbiaceae (N=3). Trees comprised 72% of diet species, lianas 27%, epiphytes/hemi-epiphytes 4% and bromeliads 1%.

Though no botanical studies were conducted at Cristalino, *Brosimum* trees were noticeably highly clumped. This is common in the genus, and results from fecal deposition from the *Brosimum* seed large mammals dispersers (Hamrick *et al.* 1993).

At TNF, fruits comprised 93.5% of diet items, 48.2% from immature seeds and 39.2% from mature fruit pulp (Figure 2a). Immature seeds dominated the diet for six of the eleven months of diet collection, with pulp dominating the other five. At Cristalino, immature seeds dominated (64.7%); 82.6% of records were fruit (pulp and seeds) (N=1058), 7.9% flowers (N=101), 4% other plant items (sap, shoots)

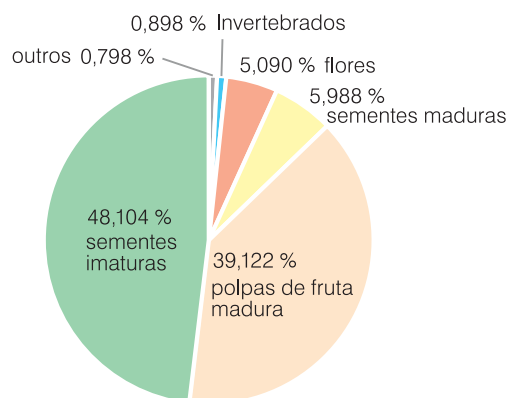


Figure 2a. Proportions of items in diet, Tapajos National Park.

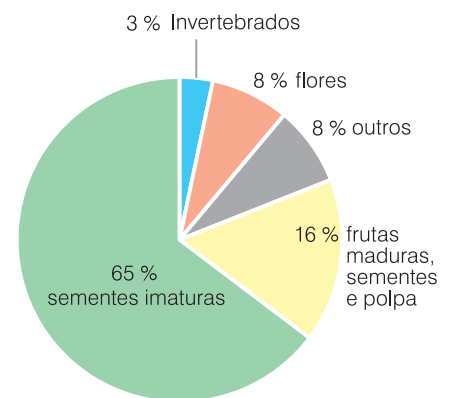


Figure 2b. Proportions of items in diet, Cristalino Ecological Reserve.

Table 2. Details of *Chiropotes albinus* diet components at Tapajós National Forest and Cristalino Private Reserve, Brazilian Amazon.

Diet component	Taxa recorded at TNF	Taxa recorded at Cristalino
Commonest species eaten for their immature seeds (% = % of total diet)	<i>Brosimum parinarioides</i> (Moraceae) (17.4%) <i>Pouteria bilocularis</i> (Sapotaceae) (7.0%) <i>Moutabea guianensis</i> (Polygalaceae) (4.9%)	<i>Brosimum lactescens</i> (Moraceae) (15.2%) <i>Arrabidaea</i> sp. (Bignoniaceae) (10.3%) <i>Pouteria caimito</i> (Sapotaceae), (9.7%) <i>Arrabidaea jupuruensis</i> (Bignoniaceae) (5.4%)
Commonest species eaten for pulp	<i>Moutabea guianensis</i> (13.5%), <i>Pouteria bilocularis</i> (Sapotaceae, 13%) and <i>Goupia glabra</i> (Goupiaceae, 12.4%). [pulp feeding recorded only on 64 species in total, 62 species for mature pulp and two species for immature pulp]	<i>Bellucia grossularioides</i> (10%) (Melastomataceae), <i>Brosimum lactescens</i> (10%), <i>Ficus greiffiana</i> (Moraceae) (10%) and <i>Pouteria caimito</i> (70%). [pulp feeding recorded only on four species in total]
Species eaten for flowers	<i>Distictella elongata</i> (Bignoniaceae); <i>Caryocar glabrum</i> , <i>C. pallidum</i> , (Caryocaraceae); <i>Coussapoa</i> sp. (Cecropiaceae), <i>Symphonia globulifera</i> (Clusiaceae); <i>Goupia glabra</i> (Goupiaceae); <i>Couratari stellata</i> , <i>Eschweilera grandiflora</i> , <i>E. obversa</i> (Lecythidaceae); <i>Norantea guianensis</i> , (Marcgraviaceae); <i>Pouteria macrophylla</i> , (Sapotaceae). Plus an unidentified Fabaceae: Papilionoideae and two unidentified trees.	<i>Astrocaryum aculeatum</i> and <i>Iriartea deltoidea</i> (Arecaceae); <i>Arrabidaea jupuruensis</i> (Bignoniaceae)
Species eaten for leaves and leaf buds (% = % of total for diet class)	Two unidentified lianas and one undetermined plant (all buds only)	<i>Tetragastris altissima</i> (Burseraceae) (72%) <i>Arrabidaea</i> sp. (13%), and, 15% combined, <i>Brosimum guianenses</i> , <i>Inga</i> sp. (Mimosaceae), <i>Micropholis guyanensis</i> , <i>Mouriri negra</i> (Melastomataceae), <i>Protium unifoliolatum</i> (Burseraceae), <i>Xylopia amazonica</i> (Annonaceae)
Species contributing the greatest numbers of diet items	<i>Couratari stellata</i> (3 items: immature seeds, mature seeds, flowers) <i>Pouteria macrophylla</i> (3 items: immature seeds, mature fruit pulp, flowers).	<i>Arrabidaea</i> spp. (5 items: immature and mature seeds, flowers, leaves, other non-reproductive plant items). <i>Tetragastris altissima</i> (Burseraceae) (4 items: leaves, other non-reproductive plant items, immature seeds, mature seeds).
Species in which individual plants were revisited	<i>Memora flavida</i> (= <i>Adenocalymma flavidum</i>) (Bignoniaceae), <i>Caryocar glabrum</i> , (Caryocaraceae), <i>Goupia glabra</i> (Goupiaceae), <i>Licania canescens</i> (Chrysobalanaceae), <i>Tetracera willdenowiana</i> (Dilleniaceae), <i>Eschweilera grandiflora</i> , <i>Lecythis lurida</i> , <i>Couratari guianensis</i> (Lecythidaceae), <i>Abuta panurensis</i> (Menispermaceae), <i>Brosimum guianensis</i> , <i>Brosimum parinarioides</i> (Moraceae), <i>Eugenia patrisii</i> (Myrtaceae), <i>Moutabea guianensis</i> (Polygalaceae), <i>Paullinia</i> sp. 2 (Sapindaceae), <i>Micropholis venulosa</i> , <i>Pouteria biloculares</i> , <i>Pouteria</i> cf. <i>hispida</i> , <i>Pouteria macrophylla</i> , <i>Pouteria</i> sp. 2 (Sapotaceae).	<i>Arrabidaea conjugata</i> , <i>Arrabidaea jupuruensis</i> , <i>Arrabidaea</i> spp. (Bignoniaceae), <i>Hymenolobium sericeum</i> (Fabaceae) <i>Brosimum guianensis</i> , <i>Brosimum lactescens</i> (Moraceae), <i>Borojoa</i> sp. (Lecythidaceae), (Rubiaceae), <i>Couratari guianensis</i> , <i>Pouteria caimito</i> (Sapotaceae).

(N=51), 2.9% leaf buds (N=37), 2.6% invertebrates (N= 42) (Figure 2b).

At TNF only two immature fruits were eaten for mesocarp (*Endopleura uchi*, Humiriaceae; *Philodendron megalophyllum*, Araceae). All others were consumed for their seeds. At TNF, immature seeds from 21 families were eaten: Moraceae (23.6% of immature seed records), Lecythidaceae (22.8%) and Sapotaceae (18.4%) being numerically dominant. At Cristalino, immature seeds from 17 families were eaten, with Moraceae (25.8%), Bignoniaceae (17.9%), Sapotaceae (9.8%) being numerically dominant (19.4%, 17.9% and 9.8% of total diet records, respectively).

At TNF, some species were eaten only for immature seeds in unripe fruits, and only for pulp in mature ones, while fruits at intermediate stages were ignored (e.g. *Brosimum parinarioides*, Moraceae). Similarly, mature or partially-mature seeds of *Lecythis lurida* (Lecy-

thaceae) were always discarded, and only immature ones eaten. As rejected seeds were often bitten experimentally, taste or hardness may have been the criterion for *Lecythis* seed selection by *C. albinus*.

At TNF, mesocarp (pulp) was eaten from mature fruits of 62 spp. in 32 families. Three families constituted > 50% of pulp feeding records: Sapotaceae (25.1%), Polygalaceae (13.5%), and Goupiaceae (12.4%). At Cristalino, pulp was consumed from four spp. in four families (Table 2). Flowers of 15 spp. were eaten at TNF. Most important families were Caryocaraceae (31.8%), Lecythidaceae (16.5%) and Marcgraviaceae (13.5%). Flowers of *Caryocar pallidum* (Caryocaraceae) were the most commonly eaten (27.3% of records). Also important were *Norantea guianensis* (Marcgraviaceae) and *Eschweilera grandiflora* (Lecythidaceae) (13.5% and 10.5%, respectively, of florivory records). At Cristalino, flowers of three spp. were eaten, a Big-

niaceae (69% records) and two Arecaceae spp. (total 31%). At TNF leaf buds were eaten from three spp. (two unidentified liana and one undetermined plant). At Cristalino, leaves (especially leaf buds) of eight spp. were eaten. Table 2 lists eaten species and those contributing the greatest numbers of diet items in descending order of relative use.

Seasonal variation: At TNF diet composition varied greatly between months. In one month (June 2005) immature Lecythidaceae seeds dominated the diet (62.8% of records), with one species, *Eschweilera obversa*, contributing 41.1% of records, and the *Eschweilera* genus overall, 61.2%. The following month this family contributed 50% of immature seed records, *Eschweilera* contributing 44.2%. In the same month another lecythid tree, *Couratari stellata*, contributed 94.9% of mature fruit records. By contrast, in October 2004, the majority of immature seed records came from Moraceae (*Brosimum parinarioides*, 37.7%, and *B. rubescens*, 31.9%), with Lecythidaceae barely represented.

At Cristalino, seasonal variation was also apparent, though less markedly than at TNF. Over the study period five genera dominated the *C. albinasus* diet, with monthly variation in their proportions. In March 2012 *Ficus greiffiana* and *Arrabidaea* spp. were dominated the immature seed section of the diet (30% and 25% of records), while in April *Pouteria* spp. did this (30.3% of records). *Arrabidaea* spp. dominated in May (38.2%), while in June *Brosimum* furnished the majority of immature seeds records (49%), followed by *Arrabidaea* (26.8%). In July *Brosimum* again dominated (59.1%). In September *Couma macrocarpa* furnished most immature seeds (71.4%).

Seasonal variation: At TNF patterns of immature seed consumption varied significantly between months ($F = 6.02$, $p = 0.003$, $df = 9$). However, no significant correlation was detected between consumption of immature seed and their phenological availability ($r_s = 0.27$, $p = 0.45$) (possibly because phenology of lianas, a key diet component, was not measured). Mature fruit consumption also varied significantly between months ($F = 8.41$, $p = 0.001$, $df = 9$). As with immature seeds, no statistical relation with resource availability was detected ($r_s = 0.53$, $p = 0.12$), nor any correlation between flower consumption and phenological availability ($r_s = 0.09$, $p = 0.81$). At Cristalino, *Arrabidaea* spp., *Tetragastris altissima* and *Brosimum lactescens* contributed to the diet in four of the six study months, while some

species (e.g. *Caryocar microcarpum*, *Celtis schippii*, *Couma macrocarpa*, *Pera frutescens*, *Tabernaemontana flavicans*, *Xylopia benthamii*) only occurred as diet items in a single month.

At TNF, monthly consumption of invertebrates varied from zero to 1.4%. Adult Formicidae, Isoptera, Orthoptera (at least two spp.) were eaten, as were Lepidoptera and wasp larvae. At Cristalino, monthly invertebrate consumption varied from zero to 11.1 % of total diet. Araneae, Coleoptera and Isoptera were seen being eaten. Leaf galls were eaten ($N=39$), but the invertebrates inside not identified. At both sites, observational difficulties meant that insectivory was probably underestimated considerably.

Repeat use of trees: At TNF, *C. albinasus* ate, on average, from 10.7 species per day ($SD \pm 3.9$: range 3-22). Revisits to the same individual plants were recorded 41 times (1 from hemiepiphytes, 8 from lianas, 32 from trees). Lowest rates occurred when the study group was feeding extensively and intensively on mature fruits from a clump of seven large *Goupia glabra*. In this, and other large trees (e.g. *B. parinarioides*, *Pouteria bilocularis*), continuous feeding bouts could exceed 70 mins. Canopies of the first two species were estimated to hold >1000 fruits, those of *P. bilocularis* > 300. When such resources were available, cuxius would remain in an area for up to three days, visiting and revisiting the same trees, interspersing extended feeding bouts with shorter visits to other food sources. This also occurred with lianas: *C. albinasus* study group members spent up to 60 minutes in the large and highly productive liana *Moutabea guianensis*, feeding on immature seeds, or mature fruits. In contrast, for the small bignoniaceous lianas *Memora flavida* (= *Adenocalymma flavidum*) and *Arrabidaea* spp., fruits were removed in passing and eaten on the move. At Cristalino, revisiting individual plants occurred with 18 times (5 from lianas, 13 from trees) derived from nine spp. in six families (Table 2).

Other behaviors: Food sharing was observed between adult female and young *C. albinasus* twice at TNF, with young individuals soliciting seeds from unidentified woody pods which, apparently, they could not open. On two other occasions (one with the infructescence of *Philodendron megalophyllum*, Araceae), adult females were seen to solicit fruit from males by placing their hands on the item that a male was eating. No examples of such behaviors were recorded at Cristalino.

DISCUSSION

Meeting Predictions

1) *In the diet proportions of diet classes will reflect their phenological availability.* Though phenological data are available only for one study (TNF), it appears that this prediction was not met for either study. In both, cuxius adopted strategies to maximize immature seeds intake, selecting plants with small crop volumes when availability was low, extending presence of this item in the diet. This also occurs in other pitheciines: *Cacajao calvus* (Ayres 1986), *Ca. ouakary* (Barnett *et al.* 2013).

2) *There will be no selectivity, as species will be eaten in proportion to availability.* This prediction was not met. At TNF the four dominant spp. in the diet, were all highly selected, indicating *C. albinasus* does not simply eat spe-

cies as and when it encounters them. However, some minor species were eaten at parity. At Cristalino, species such as *Arrabidaea* sp. and *Tetragastris altissima* were eaten in almost all months of the study, reflecting extended fruiting periods of these species lasting over several months. In contrast, other diet species had transient fruiting periods; their brief usage reflecting their ephemeral availability (e.g. *Bellucia grossularioides*, *Couma macrocarpa*, *Xylopia benthamii* – all for immature fruit). Others (e.g. *Couratari guianensis*, *Hymenolobium sericeum*, *Xylopia amazonica*) were visited more-or-less constantly, as different food items (e.g. leaf buds, flowers, immature fruits) sequentially became available.

3) *When its diet is dominated by immature seeds, C. albinasus will select the most abundant species providing*

Table 3. Diet composition and principal plant family food sources.

Species	Author	Location	Botanical diet composition (%)			Three commonest families in diet (in order)	Study length	Number of plant species used as food sources (multiple items from same spp. inc. as 1)
			A = animal	FL = flowers	FR = fruit (maturation state not given)			
<i>C. albinasus</i> #	Ayres (1981)	Aripuanã, Brazil. (continuous forest)	IS 35.9, MF 53.9, F 3.0			Arec, Sapot, Fab., Cary	11	51
	Current Study (TNF)	Tapajós, Brazil; (continuous forest)	IS 48.2, MP 39.2, MS 6, FL 5.1 A 0.9, O 0.6			Sapot, Lecy, Mor	17	125
	Current study (Cristalino)	Mato Grosso, Brazil; (large forest fragment)	IS 64.7, MF 16.3, O 7.9, FL 7.8, A 3.3			Bignon, Mor, Burs	6	37
<i>C. chiropotes</i>	Boyle <i>et al.</i> (2012)	Manaus, Brazil; (forest fragments)	IS 54.6, MS 45.4, FR 15.9, FL 4.3*, A 2.6, O 0.7			Sapot, Lecy, Chrys, Euph	16	244
	Kinzey & Norconk (1993)	Lago Guri, Venezuela; 180 ha island	SE 75, FR 21, O 3, A 1			Sapot, Loranth, Mor, Mel.	5	39
	Norconk (1996)	Lago Guri, Venezuela; 180 ha island	SE 58, FR 25, A 12, O 4, FL 1			Sapot, Loranth, Mor, Mel	17	73
	Peetz (2001)	Lago Guri, Venezuela; 180 ha island	IS 33.6, IF 0.4, MF 40.9, F 0.9			Sapot, Loranth, Mor	15	~ 100
<i>C. sagulatus</i>	Ayres (1981, 1989)	Manaus, Brazil; 10 ha fragment	IS 63.3, IF 9.3, MF -, F 11.4			Mor, Fab, Lecy, Sapot	3	18
	Frazão (1992)	Manaus, Brazil; continuous forest	IS 70.1, IF 12.6, MF 9.3, F 1.1			Arec, Sapot, Faba	12	112
	Gregory (2012)					Sapot, Lecy, Mor, Voch		

immature seeds (where 'abundant' is a combination of size of trees and their frequency in the community). This prediction was not supported. Species selected were large, but not necessarily abundant. However, at Cristalino, *Brosimum* spp. were clumped, so local abundance may be influential.

General discussion: Table 3 summarizes known *Chiropotes* diets. As can be seen, the *C. albinasus* diet profile resembles other cuxius; using large numbers of species (125-147), dominated by immature seeds, with Lecythidaceae and Sapotaceae as important components. Lecythidaceae appeared in the four most frequently consumed families in 13 of the 19 *Chiropotes* studies listed in Table 3, Sapotaceae in 14. Ayres & Prance (2013), noting the importance of *Eschweilera* and *Lecythis* in *Cacajao* and *Chiropotes* diets, proposed strong co-evolutionary links between them, and provided evidence that their current distributions might be associated. The importance of Lecythidaceae (and Sapo-

taceae and Moraceae) to pitheciines may partly be due to the large adult size of many such trees, and hence large canopies and extensive fruit crops (Houlé *et al.* 2007). In addition, members of these families are common throughout Amazonia, and it is common for an area to have several species, each with a phenology slightly off-set from others (Mori & Lepsch Cunha 1995; Van Dulman 2001). For immature seed specialists like *Chiropotes* spp. this means prolonged availability of an essentially identical resource as the various species sequentially start fruit production.

Repeat feeding visits to individual trees: Minimizing energy expenditure can be a prime determining factor in primate food item selection (Grove 2012). The potential importance of this for *C. albinasus* is underscored by major food species (*Brosimum parinarioides* and *Pouteria bilocularis*) being large-canopied trees, strongly selected even though they were uncommon species (ranked 33th and 11th, respectively in the botani-

Table 3. (Continuation).

<i>C. sagulatus</i>	Kinzey & Norconk (1990)	Lago Guri, Venezuela;	SE 86, FR 10, O 3, FL 1		6	50+
	Shaffer (2013a)	Upper Essequibo, Guyana	SE 75, MF 12, A 10, FL 2, O 1	Sapot, Fab, Mor, Lecy	10	175+
	Van Roosmalen <i>et al.</i> (1981, 1988)	Res. Raleighvallen-Voltzberg, Suriname; continuous forest	IS 66.2, -, MF 30.0, F 3.4	Lecy, Sapot, Mor, Burs	28	85
<i>C. satanas</i>	Perreira (2002)	Brazil (1200 ha fragment)	-	Sapot, Lecy, Fab	6	34
	Port-Carvalho & Ferrari (2004)	São Pedro da Água Branca, Brazil (various fragments)	IS 62.7, -, MF 36.0, F 1.3	Sapot, Lecy,	3	48
	Santos (2002)	Tucuruí, Brazil; (fragments)	IS 47.9, IF 1.3, MF 8.2, F 40.8		6	45
	Silva (2003)	Tucuruí, Brazil; (1300 ha fragment, T4)	IS 38.4, IF 10.8, MF 31.0, F 19.7	Arec, Fab-Caes., Lecy, Mor	6	43
	Silva (2003)	Tucuruí, Brazil; (16.3 ha island)	IS 28.9, IF 9.6, MF 2.1, F 55.6	Arec, Fab-Caes, Lecy, Fab-Mim	6	21
	Veiga 2006 (gp 1)	Tucuruí, Brazil; (1300 ha fragment, T4)	IS 50.6, IF 13.1, MF 11.9, F 12.3	Simab, Arec, Fab-Caes, Lecy	12	149
	Veiga 2006 (gp 2)	Tucuruí, Brazil; (18 ha island)	IS 53.8, IF 4.3, MF 9.4, F 17.4	Lecy, Sapot, Burs, Fab-Caes.	12	119
<i>C. utahickae</i>	Santos (2002)	Ilha Germoplasma, Tucuruí, Brazil; 100 ha island	IS 69.5, IF 1.4, MF 4.0, F 19.1		6	87
	Vieira (2005)	Ilha Germoplasma, Tucuruí, Brazil; 120 ha island	IS 31.7, IF 21.2, MF 18.3, F 14.4	Fab-Mim, Fab-Caes. Lecy, Annon	6	119

Notes: # Ferrari (1995)'s observations of *C. albinasus* diet were not quantified, and so are not considered here; * includes buds

cal inventory). For *B. parinarioides*, feeding focused on 16 trees, in *Pouteria bilocularis* on 54. Given the rarity of these species (their respective absolute densities were 3 and 6/ha.), this shows considerable selectivity by foraging *C. albinasus*. Similarly, at Cristalino, five of the nine revisited tree species had large canopies and extensive fruit crops (*Brosimum guianensis*, *B. lactescens*, *Couratari guianensis* (Lecythidaceae), *Hymenolobium sericeum* (Fabaceae), *Pouteria caimito* (Sapotaceae), and the *Brosimum* spp. individuals where *C. albinasus* fed were notably clumped in distribution.

Repeated and extended use of such trees clearly reduces energy spent in searching for food. Therefore *C. albinasus* do not remain foraging in the same tree for hours and exploit the resource until it was exhausted (as reported for *Sapajus apella* on *Cariniana micrantha*, Lecythidaceae, and *Ateles geoffroyi* on *Symphonia globulifera*, Clusiaceae: Peres 1991; Riba-Hernández & Stoner 2005, respectively). Instead, hour-long bouts of feeding were interspersed with visits to canopies of other species, followed by a return to the focal foraging tree. It is not clear why this happens, though confusing predators, avoiding the build-up of biting flies, and the need to balance diet and avoid an excess of species-specific phytochemicals are all possibilities (Palminteri *et al.* 2016). It is notable that, when highest number of different species occurred in the daily diet at TNF (December 2005), few very large-canopied species were in fruit, so that cuxius instead foraged in many smaller-canopied trees (incl. *Eugenia patrisii*, *Pseudolmedia laevis*) and lianas (e.g. *Memora flavida* [= *Adenocalymma flavidum*], *Serjania membranacea*). This was also observed at Cristalino, and recorded elsewhere by Barnett (2010) for another pitheciine, *Ca. ouakary*.

Such patterns of revisiting a guaranteed food patch may indicate cuxius use an energy yield maximization strategy when foraging, minimizing searching time by using a route between known food patches of established energetic yields (Pinto 2008). However, other factors may be involved, including: ease of access, palatability, diet item nutritional profile (Miranda & Faria 2001 for *Callithrix penicillata*), and a need to minimize ingestion of the suite of potentially injurious phytochemicals present in any one food item (Palminteri *et al.* 2016). Occasional brief visits to particular trees may function to monitor fruit maturation stages (recorded by E. Setz [unpubl. data] for *Pithecia chrysocephala* on *Simaba* [ex. *Quassia*] cf. *guianensis* Simaroubaceae, by

Anzalc (2009) for *P. pithecia*, and Barnett (2010) for *Ca. ouakary*).

Seasonal variation: Seasonal changes in relative proportions of mature and immature fruit, leaves and flowers are common in primate studies (van Roosmalen *et al.* 1981, 1988; Veiga 2006). Such shifts may require changes in foraging strategy if the overall diet is to meet key energetic and nutritional requirements (Oftedal *et al.* 1991; Da Silva, 1992; Harrison 1983). Notably, mature fruit pulp generally contains less protein, minerals and lipid than immature seeds (Simmen & Sabatier 1996). Thus, as postulated by Ayres (1986) for white bald uacari (*Cacajao c. calvus*), *C. albinasus* may be selecting foods rich in such nutrients, such as arthropods, fruits with yellow pulp, and mature seeds. In addition, supra-annual studies of Amazonian forest phenology show between-year variation in patterns of fruit production between species and individuals (Setz 1993). At TNF, immature fruits were also the most abundant items, being available year-round, while flowers and mature fruits, had marked monthly lows. When immature fruit availability was relatively low (mid-rainy season), cuxius switched to ripe fruit pulp, which was abundant at that time.

Species selectivity: At TNF, 73 spp. were eaten when immature (71 as seeds, 2 as pulp), 71 when mature (62 pulp, nine as seeds). At Cristalino, 33 were eaten when immature (all seeds), 11 as mature (8 as seeds, 3 as pulp). This discrepancy is less pronounced than in other cuxius: *C. chiropotes* (Veiga 2006: 97 vs. 35), *C. utahickae* (Petz 2001: 41 vs. 18). Frazão (1992) identified tannins, saponins, alkaloids and cyanogenic heterosides in immature seeds consumed by *C. sagulatus*, so the diversity of immature fruits eaten may function to avoid build-up of specific toxins within foraging animals.

In addition, *C. albinasus* may deal with toxins and anti-feedants by removing the seed testa, a thin layer which, in seeds eaten by *C. sagulatus*, has high concentrations of lignins and condensed tannins (Kinzey & Norconk 1993). The *C. albinasus* TNF study group removed the tannin-rich testa from *Eschweilera* seeds before ingestion. A.A Barnett (unpubl. data) also observed this in golden-backed uacaris (*Ca. ouakary*). However, in some species, secondary compounds may be higher in mature than in immature seeds: e.g., in *Cheilocladium cognatum* (Hippocrateaceae) fruit, eaten by *Ca. c. calvus*, immature seeds contain 1.7% total phenols and 0.9% condensed tannins, but 8.2% and 4.5%, respectively, in

mature fruits (Ayres 1986). In other species, fruit may be selected for other reasons: *Moutabea guianensis* liana fruits are rich in soluble carbohydrates (Simmen & Sabatier 1996), and likely attractive for their high energetic yield. Important at TNF (4th most consumed species), *M. guianensis* also ranked highly in the diet of *C. sagulatus* studied by Frazão (1992). Together, such factors may explain the lack of correlation between phenological availability of immature seeds and their frequency in the diet: in times of immature fruit dearth, individual *C. albinasus* selects the most productive species and individual trees within such species, to maximize diet energy-yield. For TNF, that lianas were excluded from phenological studies may also count; they gave 12.6% of diet records (ripe and unripe fruits) at TNF, and 19.5% (ripe and unripe seed), and at Cristalino, 25.2% of diet records were lianas, as were 37.5% of individual plants on which *C. albinasus* fed.

Cuxius commonly eat invertebrates (Ayres & Nessimian 1982; Frazão 1992; Veiga & Ferrari 2006). As observed by Veiga & Ferrari (2006) for *C. satanas*, *C. albinasus* appeared not to actively search for insects, eating only those encountered opportunistically during general foraging. In contrast, leaf consumption at Cristalino was based on active searching for leaf buds and galls, the latter often forming an important supplemental protein source (Milton & Nessimian 1984). At both sites, invertebrate eating increased with dry season onset, when invertebrate numbers increase (e.g. four insectivory records in rainy month, 40 in dry months at TNF).

Between-site comparisons: At the family level broad similarities exist for the three extended studies of *C. albinasus* diet so far conducted (Ayres 1981; and the two current studies). For Ayres (1981), the most important families (descending ranked order) were: Arecaceae, Sapotaceae, Fabaceae, Caryocaraceae and Moraceae. While for Pinto (2008) it was Sapotaceae, Lecythidaceae, Moraceae, Polygalaceae and Goupiaceae, and for Soares (2013) Bignoniaceae, Moraceae, Burseraceae, Apocynaceae, Sapotaceae.

Sapotaceae and Moraceae were important at all three sites. Other differences in rank and composition may be due to between-locality differences in plant resource availability, via phenology and plant community composition (Barnett *et al.* 2013 for this in *Cacajao*). Additionally, species nutritional profiles may vary between locations due to local climatic and soil

conditions (Chapman *et al.* 2003), altering their relative attractiveness.

Five genera were common to all three *C. albinasus* diet studies: *Brosimum*, *Couratari*, *Inga*, *Pouteria* and *Tetragastris*. With *Brosimum*, *Tetragastris* and *Pouteria* important in all three studies. The similarities are notable considering the straight-line distances between sites: 371 km (Aripuanã/MT-Cristalino/MT), 674 km (TNF/PA-Cristalino/MT) and 830 km (Aripuanã/MT-TNF/PA). A notable difference is the frequency feeding trees re-visits; observed multiple times at TNF and Cristalino, but seen only once at Aripuanã (to a large individual *Caryocar villosum*: Ayres 1981). While possibly reflecting inter-site variation in canopy size/crop yield, heavy hunting pressure (a disincentive to repeat visits) at Aripuanã is a plausible additional driver.

That the information presented here is somewhat descriptive compared to other recent pitheciid diet papers (Palminteri *et al.* 2016; Shaffer 2013b) is a tribute to the speed with which the study animals move, their timidity and the large range sizes. However, increasing sophistication of GPS units, and a growing focus on toxins and diet nutrient profiles (Norconk & Conklin-Brittain 2016) indicate that future studies of *C. albinasus* could usefully involve long-term monitoring of single sites to benefit from habituation, and so analyze inter-annual flexibility as relative proportions of available food plants change between years. Given their importance in *C. albinasus*' diet, future studies should also include lianas (the difficulty of identification amply repaid in increased data quality), plus investigations of crop volumes and fruit chemistry on diet. Such techniques will allow a broader and deeper understanding of the foraging ecology of this remarkable species.

ACKNOWLEDGEMENTS

For academic guidance and help LPP thanks: Anthony Rylands, Stephen Ferrari, Denise Gaspar, Flávio dos Santos, Wesley Silva, Rogério Teixeira da Cunha, André Ravetta, João Vasconcellos Neto, Ricardo Santos, Júlio Cesar Bicca-Marques, José de Sousa e Silva Jr (Cazusa), and the late Liza Maria Veiga. Troy Belden provided rainfall data, Graça Pires and Cheino Suemitsu identified plants. LLP thanks the TNF coordinators, and field guides Herrison, Adailson, Agnaldo and Ney; cooks Aparecida, Maria and Waldicléia. TNF fieldwork was funded by: Fundação de Amparo à Pesquisa do Es-

tado de São Paulo (03/06256-5), Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, and Primate Action Fund of Conservation International, under IBAMA license 01/2003. RFSS thanks: her thesis project advisors, Liza Maria Veiga (in memoriam), A.A. Barnett and Ana Cristina M. de Oliveira for all advice, kindness and orientations; the people of Cristalino Jungle Lodge who aided study logistics, especially field guide Leandro Piva; Libério Amorin identified plants; Project financing came from CNPq and from grants awarded to Liza Maria Veiga. Fieldwork was done under 16685-4 license awarded to Liza Veiga.

BIBLIOGRAPHY

- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227-266.
- Anzels A (2009) *The foraging and travel patterns of white-faced sakis in Brownsberg Nature Park, Suriname: preliminary evidence for goal-directed foraging behavior*. Masters thesis. Kent State University. Kent, OH, USA. 194 pp.
- Ayres JM (1981) *Observações sobre a ecologia e o comportamento dos cuxiús (Chiropotes albinasus e Chiropotes satanas, Cebidae, Primates)*. Masters thesis. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia and Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Brazil. 142p.
- Ayres JM (1986) *Uakaris and Amazonian flooded forest*, Ph.D. dissertation. University of Cambridge. Cambridge, UK. 338 pp.
- Ayres JM (1989) Comparative feeding ecology of the uakari and bearded saki, *Cacajao* and *Chiropotes*. *Journal of Human Evolution* 18:697-716.
- Ayres JM & JL Nessimian (1982) Evidence for insectivory in *Chiropotes satanas*. *Primates* 23:458-459.
- Ayres JM & GT Prance (2013) On the distribution of pitheciine monkeys and Lecythidaceae trees in Amazonia. In: Veiga LM, Barnett AA, Ferrari S & M Norconk (eds). *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis and uacaris*: Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 127-144.
- Barnett AA (1997) *Primates*. Expedition Field Techniques Series, Royal Geographical Society, London. 110 pp.
- Barnett AA (2010) *Diet, habitat, use and conservation ecology of the golden-backed uacari, Cacajao melanocephalus ouakary, in Jaú National Park, Amazonian Brazil*. PhD Thesis, Roehampton University, London. 495 pp.
- Barnett AA, Boyle SA, Pinto LP, Lourenço WC, Almeida T, Ronchi-Teles B, Bezerra BM, Ross C, MacLarnon A & WR Spironello (2012) Primary seed dispersal by three Neotropical seed-predating primates (*Cacajao melanocephalus ouakary*, *Chiropotes chiropotes* and *Chiropotes albinasus*). *Journal of Tropical Ecology* 28:543-55.
- Barnett AA, Defler TR, Oliveira M, Queiroz H & BM Bezerra (2013) *Cacajao ouakary* in Brazil and Colombia: patterns, puzzles and predictions. In: Veiga LM, Barnett AA, Ferrari S & M Norconk (eds). *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis and uacaris*: Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 179-195.
- Barnett AA, Silla JM, de Oliveira T, Boyle SA, Bezerra BM, Spironello WR, Setz EZF, Soares R, de Albuquerque Teixeira S, Todd LM & LP Pinto (2017) Run, hide or fight: anti-predation strategies in Endangered red-nosed cúxiu (*Chiropotes albinasus*, Pitheciidae) in south-eastern Amazonia. *Primates* 58: 353-360.
- Barnett AA, de Oliveira T, Soares da Silva FM, de Albuquerque Teixeira S, Todd LM & SA Boyle (2018) Honest error, precaution or alertness advertisement? Reactions to vertebrate pseudopredators in red-nosed cuxiús (*Chiropotes albinasus*), a high-canopy neotropical primate. *Ethology* 124: 177-187.
- Boyle SA, Lourenço WC, da Silva LR & AT Smith (2009) Travel and spatial patterns change when *Chiropotes satanas chiropotes* inhabit forest fragments. *International Journal of Primatology* 30:515-531.
- Boyle SA, Zartman CE, Spironello WR & AT Smith (2012) Implications of habitat fragmentation on the diet of bearded saki monkeys in central Amazonian forest. *Journal of Mammalogy* 93:959-976.
- Branch LC (1983) Seasonal and habitat differences in the abundance of primates in the Amazon (Tapajós) National Park, Brazil. *Primates* 24:424-431.
- Chapman CA, Chapman LJ, Rode KD, Hauck EM & LR McDowell (2003) Variation in the nutritional value of primate foods: among trees time periods and areas. *International Journal of Primatology* 24:317-333.
- Dasilva GL (1992) The western black-and-white colobus as a low-energy strategist: activity budgets, energy expenditure and energy intake. *Journal of Animal Ecology* 61:79-91.
- Ferrari SF (1988) *The behaviour and ecology of the Buffy-Headed Marmoset, Callithrix flaviceps (O. Thomas, 1903)*. Ph.D. Thesis, University of London. 330 pp.
- Ferrari SF (1995) Observations on *Chiropotes albinasus* from the Rio Marmelos, Amazonas, Brazil. *Primates* 36:289-293.
- Ferrari SF, Iwanga S, Coutinho PEG, Messias MR, Cruz Neto EH, Ramos EM & CS Ramos (1999) Zoogeography of *Chiropotes albinasus* (Platyrrhini, Atelidae) in southwestern Amazonia. *International Journal of Primatology* 20:995-1004.
- Ferrari SF, Guedes PG, Figueiredo W & AA Barnett (2014) Reconsidering the nomenclature of the black-faced uacaris (*Cacajao melanocephalus* group, *sensu* Hershkovitz, 1987) from the northern Amazon basin. *Zootaxa* 3866:353-370.
- Ferrari SF, Iwanaga S, Ravetta AL, Freitas FC, Souza BAR, Souza LL, Costa CG & Coutinho PEG (2003) Dynamics of primate communities along the Santarém-Cuiabá highway in south-central Brazilian Amazonia. In: Marsh L (ed.) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic Publishers, New York, USA. Pp. 123-144.
- Frazão E (1992) *Dieta e estratégia de forragear de Chiropotes satanas chiropotes (Cebidae: Primates) Amazônica Central Brasileira*. Marsters Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus (Brazil). 101 pp.

- Gentry AH (1993) *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with Supplementary Notes*. Chicago, University of Chicago Press. Chicago, USA. 920 pp.
- Godfrey LR & Irwin MT (2007) The evolution of extinction risk: past and present anthropogenic impacts on the primate communities of Madagascar. *Folia Primatologica* 78:405-419.
- Grove M (2012) Space, time, and group size: a model of constraints on primate social foraging. *Animal Behavior* 83:411-419.
- Hamrick JL, Murawski DA & JD Nason (1993) The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. In: Fleming TH & A Estrada (eds.) *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Springer Netherlands, Dordrecht. Pp. 281-297.
- Harrison MJ (1983) Age and sex differences in the diet and feeding strategies of the green monkey *Cercopithecus saebus*. *Animal Behaviour* 31:969-977.
- Hershkovitz P (1985) A preliminary taxonomic review of the South American bearded saki monkeys genus *Chiropotes* (Cebidae, Platyrrhini), with the description of a new subspecies. *Fieldiana, zool (ns)* 27:1-46.
- Hohmann G, Robbins MM & C Boesch (2006) Feeding ecology in apes and other primates: ecological, physiological and behavioural aspects. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 540 pp.
- Houlé A, Chapman CA & WL Vickery (2007) Intra-tree variation in fruit production and implications for primate foraging. *International Journal of Primatology* 28:1197-1217.
- IUCN Red Data Book (2013) <http://www.iucnredlist.org/details/4685/0>. Accessed 02-01-2014.
- Kinzey WG & MA Norconk (1990) Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. *American Journal of Physical Anthropology* 81:5-15.
- Kinzey WG & MA Norconk (1993) Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. *International Journal of Primatology* 14:207-27.
- Marsh LK (2014) A taxonomic revision of the Saki Monkeys, *Pithecia* Desmarest, 1804. *Neotropical Primates* 21:1-65.
- Milton KA & JL Nessimian (1984) Evidence of insectivory in two primate species (*Callicebus torquatus* and *Lagothrix lagothrica lagothrica*) from northwestern Amazonia. *American Journal of Primatology* 6:367-371.
- Miranda GHB & Faria DS (2001) Ecological aspects of black penciled marmosets (*Callithrix penicillata*) in the cerrado and dense cerrado of the Brazilian Central Plateau. *Brazilian Journal of Biology* 61:397-404.
- Mori SA & Lepsch Cunha N (1995) The Lecythidaceae of a Central Amazonian moist forest. *Memoirs of the New York Botanic Garden* 75:1-55.
- Norconk MA (1996) Seasonal variation in the diets of white-faced and bearded sakis (*Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*) in Guri Lake, Venezuela. In: Norconk MA, Rosenberger AL & P Garber (eds.) *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press. New York, USA. Pp. 403-423.
- Norconk MA (2007) Sakis, uakaris, and titi monkeys: behavioral diversity in a radiation of primate seed predators. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M & SKBearder (eds.) *Primates in Perspective*. Oxford University Press. New York, USA. Pp. 123-138.
- Norconk MA & NL Conklin-Brittain (2016) Bearded saki feeding strategies on an island in Lago Guri, Venezuela. *American Journal of Primatology* 78(5):507-22.
- Norconk MA & WG Kinzey (1993). Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. *International Journal of Primatology*, 14:207-227.
- Oftedal OT, Whiten A, Southgate DAT & P Van Soest (1991) The nutritional consequences of foraging in primates: the relationship of nutrient intakes to nutrient requirements. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 334:161-170.
- Palminteri S, Powell GVN & CA Peres (2016) Determinants of spatial behavior in a tropical forest seed predator: the roles of optimal foraging, dietary diversification, and territorial defense. *American Journal of Primatology* 78 (5):523-533.
- Peetz A (2001) Ecology and social organization of the bearded saki *Chiropotes satanas chiropotes* (Primates: Pitheciinae) in Venezuela. *Ecotropical Monographs* 1:1-170.
- Peres CA (1991) Seed predation of *Cariniana micrantha* (Lecythidaceae) by brown capuchin monkeys in Central Amazonia. *Biotropica* 23:262-270.
- Perreira ACP (2002) *Ecologia alimentar do cuxiu preto (Chiropotes satanas chiropotes) na Fazenda Amanda, Pará*. Master's Thesis, Museu Goeldi, Belém, Pará. 150 pp.
- Pinto LP (2008) *Ecologia alimentar do cuxiu-de-nariz-vermelho Chiropotes albinasus (Primates: Pitheciidae) na Floresta Nacional do Tapajós, [dissertation]*. Campinas (Brazil). Universidade Estadual de Campinas, 147 pp.
- Port-Carvalho M & SF Ferrari (2004) Occurrence and diet of the black bearded saki (*Chiropotes satanas satanas*) in the fragmented landscape of western Maranhão, Brazil. *Neotropical Primates* 12:17-21.
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlshaw G & GM Mace (2000) Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 267:1947-1952.
- Ramos-Fernández G & B Ayala-Orozco (2003) Population size and habitat use of spider monkeys at Punta Laguna, Mexico. In: Marsh LM (ed.) *Primates in Fragments* Springer, USA. Pp. 191-209.
- Riba-Hernández P, Stoner KE (2005) Massive destruction of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) flowers by Central American spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Biotropica* 37:274-278.
- Rocha EC & E Silva (2013) Tamanho de grupos e densidade populacional de primatas na região do Cristalino, Amazônia Meridional brasileira. *Revista Brasileira de Biociências* 11:301-306.
- Santos RR (2002) *Ecologia de cuxiús (Chiropotes satanas) na Amazônia Oriental: Perspectivas para a conservação de populações fragmentadas*, Masters thesis. (Brasil). Museu

- Paraense Emílio Goeldi/ Universidade Federal do Pará, Belém, Brazil. 53 pp.
- Setz EZF (1993). Ecologia alimentar de um grupo de parauacus *Pithecia pithecia chrysocephala* em um fragmento florestal na Amazonia central. Ph.D. thesis, Uni. Estadual de Campinas, Campinas, Brazil. 237 pp.
- Shaffer CA (2013a) Feeding ecology of northern bearded sakis in Guyana. *American Journal of Primatology* 75:568-580.
- Shaffer CA (2013b) Ecological correlates of ranging behavior in bearded sakis (*Chiropotes sagulatus*) in a continuous forest in Guyana. *American Journal of Primatology* 34:515-532.
- Setchell JM & DJ Curtis (2003) *Field and Laboratory Methods in Primatology*. 2nd. Edition. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Silva Jr. JS, Figueiredo-Ready WMB & SF Ferrari (2013) Taxonomy and geographic distribution of the Pitheciidae. In: Veiga LM, Barnett AA, Ferrari S & M Norconk (eds). *Evolutionary Biology and Conservation of titis, sakis and uacaris*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 31-42.
- Silva SSB (2003) *Comportamento Alimentar do Cuxiú-preto (Chiropotes satanas) na área de Influência do Reservatório da Usina Hidrelétrica de Tucuruí-Pará*. Masters Dissertation, Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade do Pará, Belém, Brazil. 98 pp.
- Silva SSB & SF Ferrari (2008) Behavior patterns of southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in the fragmented landscape of eastern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology* 70:1-7.
- Simmen B & D Sabatier (1996) Diets of some French Guianan primates: food composition and food choices. *International Journal of Primatology* 17:661-693.
- Soares da Silva RF (2013) *Comportamento e dieta de Chiropotes albinasus (l. Geoffroy & Deville, 1848) - cuxiú-de-nariz-vermelho*. Universidade Federal do Pará, Masters Dissertation. 73 pages.
- Van Dulmen A (2001) Pollination and phenology of flowers in the canopy of two contrasting rain forest types in Amazonia, Colombia. In: Linsenmair KE, Davis A, Iala B & MR Speight (eds.) *Tropical Forest Canopies: Ecology and Management*. Springer Netherlands. Pp. 73-85.
- Van Roosmalen MGM (1985) *The Fruits of the Guyana Flora*. University of Utrecht Press. Utrecht, Netherlands.
- Van Roosmalen MGM, Mittermeier RA & K Milton (1981) The bearded saki, genus *Chiropotes*. In: Coimbra-Filho AF & RA Mittermeier (eds) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates* Vol. I. Academia Brasileira de Ciências do Rio de Janeiro. Pp. 419-441.
- Van Roosmalen MGM, Mittermeier RA & JG Feagle (1988) Diet of the northern bearded saki (*Chiropotes satanas chiropotes*): a Neotropical seed predator. *American Journal of Primatology* 14:11-35.
- Veiga LM (2006) *Ecologia e comportamento do cúxiu-preto (Chiropotes satanas) na paisagem fragmentada da Amazônia Oriental*, Ph.D. dissertation. Universidade Federal do Pará/Departamento de Psicologia Experimental, Belém, Brazil. 207 p.
- Veiga LM & SF Ferrari (2006) Predation of arthropods by southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in eastern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology* 68:209-215.
- Veiga LM & Ferrari S (2013) Ecology and behavior of bearded sakis (genus *Chiropotes*). In: Veiga LM, Barnett AA, Ferrari S & Norconk M (eds). *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis and uacaris*. Cambridge University Press. Cambridge, USA. Pp. 240-249.
- Veiga LM, Pinto LP & SF Ferrari (2006) Fission-fusion sociality in bearded sakis (*Chiropotes albinasus* and *Chiropotes satanas*) in Brazilian Amazonia. *International Journal of Primatology* 27(1):224.
- Veiga LM, Pinto LP, Ferrari SF, Rylands AB, Mittermeier RA & J-P Boubli (2008) *Chiropotes albinasus* In: *The IUCN Red List of Threatened Species 2008*.
- Veiga LM & LP Pinto (2008) Gênero *Chiropotes* Lesson 1840 In: *Primatas Brasileiros*. (1st edition). Technical Books Editora. Londrina, Brazil. Pp.139-146.
- Vieira T (2005) *Aspectos da ecologia do cuxiú de Uta Hick, Chiropotes satanas utahickae (Hershkovitz, 1985), com ênfase na exploração alimentar de espécies arbóreas da Ilha de Germoplasma, Tucuruí – PA*, Ph.D. Thesis, Museu Paraense Emílio Goeldi/Universidade Federal do Pará, Belém (Brazil). 138 pp.
- Wallace RB, Painter RLE, Taber AB & JM Ayres (1996) Notes on a distributional river boundary and southern range extension for two species of Amazonian primates. *Neotropical Primates* 4:149-151.
- Wich SA & AJ Marshall (2016) *An Introduction to Primate Conservation*. Oxford University Press. 302 pp.

Appendix 1. Utilization of different plant species and plant parts in the diet of *Chiropotes albinus* at Tapajós National Forest (T) and Cristalino Private Nature Reserve (C),

Plant	Site	% Fruits, immature	% Fruits, mature	% Seeds, immature	% Seeds, mature	Leaves and shoots	Flowers	Other plant parts
Anacardiaceae								
<i>Anacardium sp. ruceanum</i>	T C		0,19					
Annonaceae								
<i>Bocageopsis sp.</i>	T C		0,17					
<i>Xylopia amazonica</i>	T C			0,85		0,43		
<i>Xylopia benthamii</i>	T C			1,04				
Apocynaceae								
<i>Couma guianensis</i>	T C			0,08				
<i>Couma macrocarpa</i>	T C			0,40				
<i>Tabernaemontana flavicans</i>	T C			0,72				
<i>Tabernaemontana siphilitica</i>	T C				0,24			
cf. <i>Odontadenia</i>	T C			0,04				
<i>Apocynaceae sp. TNF</i>	T C			0,17				
<i>Apocynaceae sp. Cristalino</i>	T C							6,15
Araceae								
<i>Heteropsis sp.</i>	T C		0,06					
<i>Philodendron megalophyllum</i>	T C		0,04					
Arecaceae								
<i>Astrocaryum aculeatum</i>	T C						0,24	
<i>Euterpe longebracteata</i>	T C			1,92				
<i>Iriartea deltoidea</i>	T C						4,23	
Bignoniaceae								
<i>Adenocalymma flavidum (=Memora flavida)</i>	T C			1,04	0,23			
<i>Anemopaegma sp.</i>	T C			0,04				
<i>Arrabidaea conjugata</i>	T C			1,37	2,06			
<i>Arrabidaea jupuruensis</i>	T C			5,43			3,35	
<i>Arrabidaea corallina</i>	T C			0,16				
<i>Arrabidaea sp. 1 TNF</i>	T C			0,06				
<i>Arrabidaea sp. 1 Cristalino</i>	T C			11,82				0,41
<i>Arrabidaea sp. 2 TNF</i>	T C			0,02				
<i>Arrabidaea sp. 3 TNF</i>	T C			0,06				
<i>Distictella elongata</i>	T C			0,08			0,19	
<i>Bignoniaceae sp. 1 TNF</i>	T C			0,02				
Bromeliaceae								
<i>Bromeliaceae sp.</i>	T C						0,24	
Burseraceae								
<i>Protium punctulatum</i>	T C		0,12					
<i>Protium unifoliolatum</i>	T C							0,64

Appendix 1. (Continuation).

Plant	Site	% Fruits, immature	% Fruits, mature	% Seeds, immature	% Seeds, mature	Leaves and shoots	Flowers	Other plant parts
<i>Tetragastris altissima</i>	T			0,08		0,08		
	C			0,10		3,47		0,10
Cannabaceae								
<i>Celtis schippii</i>	T							
	C			0,08				
Caryocaraceae								
<i>Caryocar glabrum</i>	T		1,12				0,23	
	C							
<i>Caryocar microcarpum</i>	T							
	C			0,16				
<i>Caryocar pallidum</i>	T						1,40	
	C							
Cecropiaceae								
<i>Coussapoa</i> sp.	T						0,19	
	C							
<i>Pourouma guianensis</i>	T	0,60						
	C							
<i>Pourouma tomentosa</i>	T	0,08						
	C							
Chrysobalanaceae								
<i>Couepia</i> sp.	T			0,04	0,35			
	C							
<i>Licania canescens</i>	T			2,00				
	C							
<i>Licania</i> sp. 1	T			0,42				
	C							
<i>Licania</i> sp. 2	T		0,12					
	C							
Clusiaceae								
<i>Clusia grandiflora</i>	T		0,08					
	C							
<i>Symphonia globulifera</i>	T						0,42	
	C							
<i>Tovomita</i> sp.	T		0,21					
	C							
Connaraceae								
<i>Rourea krukovii</i>	T		0,38					
	C							
Convolvulaceae								
<i>Dicranostyles</i> sp.	T		0,46	0,13				
	C							
Dilleniaceae								
<i>Tetracera willdenowiana</i>	T		1,31	0,17				
	C							
Elaeocarpaceae								
<i>Sloanea excelsa</i>	T			0,15				
	C							
<i>Sloanea</i> sp.	T		0,06					
	C							
Euphorbiaceae								
<i>Glycydendron amazonicum</i>	T		0,02					
	C							
<i>Hevea</i> cf. <i>brasiliensis</i>	T			1,27				
	C							
<i>Manihot tristis</i>	T							
	C			0,24				
<i>Pera frutescens</i>	T							
	C			0,24				
<i>Pera</i> sp.	T							
	C			0,80				
Fabaceae (Caes.)								
<i>Bauhinia guianensis</i>	T			0,08	0,10			
	C							
<i>Hymenaea courbaril</i>	T			0,13				
	C							0,24
<i>Hymenaea parvifolia</i>	T		2,10					
	C							
Fabaceae (Mim.)								
<i>Acacia</i> sp.	T			0,02				
	C							
<i>Inga alba</i>	T		0,77	0,25				
	C							

Appendix 1. (Continuation).

Plant	Site	% Fruits, immature	% Fruits, mature	% Seeds, immature	% Seeds, mature	Leaves and shoots	Flowers	Other plant parts
<i>Inga capitata</i>	T		0,29	0,38				
	C							
<i>Inga heterophylla</i>	T		0,46					
	C							
<i>Inga</i> sp.	T							
	C			0,56		0,08		
<i>Parkia multijuga</i>	T				0,10			
	C							
Fabaceae (Mim.) sp. 1	T			0,08				
	C							
Fabaceae (Pap.)								
<i>Andira</i> sp.	T			1,77				
	C							
<i>Diploptropis</i> sp.	T			0,13				
	C							
<i>Dipteryx odorata</i>	T		0,12					
	C							
<i>Hymenolobium sericeum</i>	T			5,29	2,94			
	C							
Fabaceae (Pap.) sp.	T						0,50	
	C							
Flacortiaceae								
<i>Laetia procera</i>	T		0,62					
	C							
Goupiaceae								
<i>Goupia glabra</i>	T		4,87				0,38	
	C							
Hippocrateaceae								
<i>Salacia</i> sp. 1 TNF	T			0,04				
	C							
<i>Salacia</i> sp. 1 Cristalino	T							
	C		0,08					
Humiriaceae								
<i>Endopleura uchi</i>	T	0,08		0,37				
	C							
Lecythidaceae								
<i>Bertholletia excelsa</i>	T						0,04	
	C							
<i>Couratari guianensis</i>	T			0,21	0,38			
	C			3,12	0,23			
<i>Couratari stellata</i>	T		0,04	0,38	4,66		0,17	
	C							
<i>Eschweilera amazonica</i>	T			1,81				
	C							
<i>Eschweilera coriacea</i>	T			0,31				
	C							
<i>Eschweilera grandiflora</i>	T			0,77			0,54	
	C							
<i>Eschweilera obversa</i>	T			2,27			0,10	
	C							
<i>Eschweilera</i> cf. <i>pedicellata</i>	T			0,79				
	C							
<i>Eschweilera</i> sp. 1	T			0,52				
	C							
<i>Eschweilera</i> sp. 2	T			0,25				
	C							
<i>Eschweilera</i> sp. 3	T			0,38	0,06			
	C							
<i>Eschweilera</i> sp. 4	T			0,83				
	C							
<i>Lecythis chartacea</i>	T			0,23				
	C							
<i>Lecythis lurida</i>	T			1,79				
	C							
<i>Lecythis pisonis</i>	T			0,42				
	C							
Loranthaceae								
cf. <i>Phoradendron</i>	T		0,29					
	C							
Marcgraviaceae								
<i>Norantea guianensis</i>	T						0,69	
	C							

Appendix 1. (Continuation).

Plant	Site	% Fruits, immature	% Fruits, mature	% Seeds, immature	% Seeds, mature	Leaves and shoots	Flowers	Other plant parts
Melastomataceae								
<i>Bellucia grossularioides</i>	T C		0,08					
<i>Mouriri nigra</i>	T C				0,16			
Meliaceae								
<i>Carapa guianensis</i>	T C			1,85				
Menispermaceae								
<i>Abuta panurensis</i>	T C		2,81					
<i>Sciadotenia</i> sp.	T C			0,12				
Moraceae								
<i>Brosimum guianense</i>	T C		0,15	1,54		0,10		
<i>Brosimum lactescens</i>	T C		0,27	0,12				
<i>Brosimum parinarioides</i>	T C		1,19	15,42				
<i>Brosimum rubescens</i>	T C		1,12	8,39				
<i>Brosimum</i> cf. <i>acutifolium</i>	T C			0,42				
<i>Brosimum</i> sp.	T C			0,58				
<i>Brosimum</i> sp.	T C			0,31				
<i>Ficus greiffiana</i>	T C	0,80		0,48				
<i>Ficus mathewsii</i>	T C		0,02					
<i>Pseudolmedia laevis</i>	T C		0,46					
Myristicaceae								
<i>Iryanthera sagotiana</i>	T C		0,25	1,35				
<i>Osteophloeum</i> sp.	T C			0,24				
<i>Virola elongata</i>	T C			0,16				
<i>Virola</i> sp.	T C		0,19	0,15				
Myrtaceae								
<i>Eugenia patrisii</i>	T C		0,38					
<i>Eugenia</i> sp. 1	T C			0,25				
<i>Eugenia</i> sp. 2	T C		0,02					
Myrtaceae sp. 1	T C			0,06				
Olacaceae								
<i>Minquartia guianensis</i>	T C		0,35					
Passifloraceae								
<i>Passiflora acuminata</i>	T C		0,10					
Polygalaceae								
<i>Moutabea guianensis</i>	T C		5,27	2,35				
Rubiaceae								
<i>Borojoa</i> sp.	T C			3,12				
Sapindaceae								
<i>Paullinia</i> sp. 1	T C		0,85					
<i>Paullinia</i> sp. 2	T C		0,83					
<i>Serjania membranacea</i>	T C			1,39	0,10			
<i>Vouarana</i> sp.	T C		0,04					

Appendix 1. (Continuation).

Plant	Site	% Fruits, immature	% Fruits, mature	% Seeds, immature	% Seeds, mature	Leaves and shoots	Flowers	Other plant parts
Sapotaceae								
<i>Chrysophyllum</i> sp. 1	T		0,15	0,08				
	C							
<i>Chrysophyllum</i> sp. 2	T		0,08					
	C							
<i>Manilkara huberi</i>	T		0,02	1,00				
	C							
<i>Manilkara paraensis</i>	T		0,19	0,02				
	C							
<i>Micropholis guyanensis</i>	T							
	C					0,24		
<i>Micropholis venulosa</i>	T		0,75	1,12				
	C							
<i>Pouteria bilocularis</i>	T		5,10	3,39				
	C							
<i>Pouteria caimito</i>	T							
	C	7,31	0,62	2,47	1,43	0,23		
<i>Pouteria hispida</i>	T							
	C			0,16				
<i>Pouteria</i> cf. <i>hispida</i>	T			0,77				
	C							
<i>Pouteria macrophylla</i>	T		0,19	1,04			0,12	
	C							
<i>Pouteria manaosensis</i>	T		0,19	0,06				
	C							
<i>Pouteria</i> sp. 1	T		0,21	0,71				
	C							
<i>Pouteria</i> sp. 2	T		1,67					
	C							
<i>Pouteria</i> sp. 3	T			0,10				
	C							
<i>Pradosia</i> sp. 1	T		0,96	0,25				
	C							
<i>Pradosia</i> sp. 2	T			0,33				
	C							
<i>Sarcaulus brasiliensis</i>	T		0,08					
	C							
Sapotaceae sp. 1	T		0,25					
	C							
Solanaceae								
<i>Solanum sendtnerianum</i>	T		0,10					
	C							
Tiliaceae								
<i>Apeiba echinata</i>	T		0,13					
	C							
Violaceae								
<i>Leonia glyxicarpa</i>	T							
	C							0,08
<i>Rinorea guianensis</i>	T							
	C			1,76				
Vochysiaceae								
Vochysiaceae sp.	T			0,06				
	C							
Unidentified								
Unidentified trees	T		0,54	0,12			0,08	
	C			1,04		0,02		
Unidentified lianas	T			0,58			0,04	
	C							
Unidentified plants	T		0,60	0,08				
	C							

A ecologia do uacari-de-costas-douradas (*Cacajao ouakary*) (Pitheciidae) na bacia amazônica brasileira

Adrian A. Barnett^{*1,2}, Pavel Tománek³ e Lucy M. Todd¹

¹Centre for Research in Evolutionary and Environmental Anthropology, Roehampton University, London, England.

²Grupo de Pesquisa de Mamíferos Amazônicos e Grupo de Pesquisa de Áreas Alagadas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Manaus, Brasil.

³Department of Animal Husbandry and Ethology, Czech University of Life Sciences, Prague, Czech Republic.

*adrian.barnett1.biology@gmail.com

Resumo

O uacari-de-costas-douradas, *Cacajao ouakary*, foi considerado originalmente altamente especializado em habitat (igapó) e dieta (sementes imaturas de frutos com cascas duras). No entanto, pesquisas recente mostrou que, ainda se o igapó é seu habitat principal e aqueles tipos de sementes sua alimentação dominante, a espécie usa outros habitats quando a comida está em falta no igapó. Além disso, o uacari come folhas e insetos e funciona como um dispersador de sementes em algumas instancias. Também, eles mostram sutilezas na escolha e processamento nos itens da alimentação, mordendo frutos nas pontas mais fracas, e escolhendo os frutos infestados com larvas em algumas instancias. A seleção de árvores como dormitórios é também bem específico e provavelmente relacionados a diminuição de predação, como assim é provavel com seus padrões de seleção de lugares para procurar comida quando está azendo forragimento terrestre. Pesquisas adicionais serão necessario sobre os fatores influenciando na escolha da dieta, uso de habitat e a resistência da espécie a antropização.

Abstract

The Ecology of the Golden-backed Uacari (*Cacajao ouakary*) (Pitheciidae) in Amazonian Brazil

The golden-backed uacari, *Cacajao ouakary*, is a medium-sized primate from western Amazonia. It was originally considered highly specialized in habitat (*igapó*) and diet (immature seeds of hard-husked fruits). However, more recent research has shown that, while *igapó* is its prime habitat and such seeds its principle food, it uses other habitats when food is scarce in *igapó*. Moreover, it also eats leaves and insects, and may act as a seed disperser in some instances. It also shows subtleties in food choice and processing, biting at the weakest points, and choosing larvae-infested fruits of some species. Choice of sleeping trees is also very specific and may be related to avoiding predation, as may its patterns of site choice when foraging terrestrial. Further research is needed on factors influencing diet choice, habitat use and the resilience of the species to human-mediated change.

Palavras chaves

Igapó, neotropicos, primatas.

Key words

Igapó, Neotropics, primates.

INTRODUÇÃO

O uacari-de-costas-douradas é um primata neotropical de médio porte (peso adulto, 3-4 kg), no Pitheciidae, uma família que também inclui *Callicebus* (os zogue-zogues), *Chiropotes* (os cuxius) e *Pithecia* (os parauacus) (Groves 2001). O rabo é notavelmente curto e os pelos nos flancos e ombros são longos (Figura 1).

Até a última parte da década de 1980, não teve nenhum estudo de campo sobre *C. ouakary*. Desde que trabalho acontece em ambos Brasil e Colômbia (Barnett *et al.* 2013). Esse capítulo fornece uma descrição do status do conhecimento atual do *C. ouakary*, baseado principalmente em estudos realizados no Parque Nacional do Jaú, estado do Amazonas, Brasil. Porque definições taxonômicas claras são importantes para estudos ecológicos e de conservação (Rylands & Mittermeier 2009), a história do nome Latino atual do uacari-de-costas-douradas também é discutido brevemente. As características anatômicas de *C. ouakary* e os estudos que ligam aspectos morfológicos e anatômicos com a ecologia e com considerações teóricas são discutidos em Barnett (2010), e não são mencionadas aqui.

Retrato breve da historia nomenclatural do uacari de costas douradas

O gênero *Cacajao* tem duas grandes divisões: os uacaris-de-cabeça-vermelha (as subespécies do *Cacajao calvus*) e os uacaris-de-cabeça-preta (Barnett 2005). O uacari-de-costas-douradas é um membro do segundo grupo.

O uacari-de-costas-douradas foi originalmente descrito (como *Brachyurus ouakary*) pelo explorador naturalista Alemão Johann Baptist von Spix em 1823, baseado num espécime coletado em Fevereiro de 1820 quando ele esteve visitando o baixo Rio Negro como

parte de sua exploração científica na Amazônia Brasileira feito entre 1819 e 1820 (Hershkovitz 1987). Mudanças subsequentes foram descritas por Barnett (2005). Até essa etapa foram dois uacaris-de-cabeça-preta, o uacari-de-costas-pretas (*Cacajao m. melanocephalus*) e o uacari-de-costas-douradas (*C. m. ouakary*).

Após uma análise genética, de Figueredo (2006) elevou esses dois taxas até o nível de espécies. Boubli *et al.* (2008) seguiu de Figueredo (2006), considerando os dois taxas atuais de ser espécies verdadeiras, enquanto adicionando uma terceira espécie, *C. ayresi*, baseado em três espécimes (na época novamente coletado) aos pés da serra do Pico da Neblina, noroeste do Brasil. Eles consideraram *C. ouakary* ser um sinônimo júnior de *C. melanocephalus*. Confusamente, eles escolheram renomear a subespécie nominal, e não o sinônimo júnior. Abaixo desse arranjo, o novo nome para *C. ouakary* (*sensu* de Figueredo) virou *C. melanocephalus*, enquanto *C. melanocephalus* (*sensu* de Figueredo) foi renomeado *C. honsomi*. Estudos feito por Ferrari *et al.* (2014) mostrou que 1) *C. ouakary* é o nome válido para as populações do uacaris-de-cabeça-preta com costas-douradas, 2) o nome mais apropriado para as populações ao norte do Rio Negro e *C. melanocephalus*, e 3) existe evidencia insuficiente para considerar *ayresi* uma espécie atual e o taxa pode ser considerado, no máximo, como uma subespécie de *C. melanocephalus*, *C. m. ayresi*. Subsequentemente, Bertuol (2015a) mostrou que existe distancia genética insuficiente entre ‘ayresi’ e outros membros do gênero *Cacajao* para o taxa ser considerado uma espécie. Logo, Bertuol (2015b) considerou que existe uma forma de estrutura genética entre os dois uacaris-de-costas-pretas, suportando a divisão de subespécie de Ferrari *et al.* (2014). Entretanto, outros autores (dos Reis *et al.* 2015) uso *C. ouakary* como o nome para o uacari-de-costas-douradas, que é o arranjo seguido aqui.

ESTUDOS DE CAMPO

Para *C. ouakary* estudos de longo-prazo foram conduzidos em três localidades: o Parque Nacional do Jaú e a Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amaná (ambos no interflúvio entre os rios Solimões e Negro na Amazônia Brasileira ocidental: Amaral *et al.* 2005) e a Caparú, no Rio Apaporis, Amazônia Colombiana orien-

tal (Figura 2). Em adição, foram feitos alguns estudos de curto prazo na área do Rio Jaú (Rylands 1992; Barnett *et al.* 2002, 2005), ao longo do baixo Rio Negro (Mittermeier & Coimbra-Filho 1977), e em afluentes do alto Rio Negro (os rios Curicuriari e Uaupés: da Cunha & Barnett 1990; Barnett & da Cunha 1991).



Figura 1. O uacari de costas douradas, *Cacajao ouakary* (Foto: Gareth Jones).

Em cada lugar, os grupos estudados foram observados principalmente em igapó, um dos dois principais tipos de florestas sazonalmente inundado nas margens dos rios na bacia Amazônica. Igapó acontece nas margens de rios de água preta (Prance 1979). Em comparação de terra firme (nunca inundado) floresta, o igapó tem menos espécies de árvores (212 *vs.* 89 per há, no Jaú: Barnett 2010), mas uma igualdade mais alta (em igapó as seis espécies mais comuns contribuíram com 49%, mas só 13% na terra firme. Nos plotes de igapó, menos que 10% das espécies foram representadas por um só indivíduo, mas em terra firme 65.9% das espécies foram assim: Barnett 2010). Rios de água preta são pobres em sedimentos suspensos, porém a planície de inundação é estreita, com inclinação acentuada. Através dela as durações de inundações anuais podem variar de 30 a 210 dias. Por essa razão, as maiorias de es-

pécies em igapó vão ocupar só uma parte da planície, baseado em sua tolerância fisiológica de inundação (Parolin 2002). Porém, ainda se sua largura é geralmente menos que 100m de extensão, o igapó é complexo, com vegetação em bandas difusas e de composição distintas e de distancias discretas entre a margem da terra firme e a água aberta (Ferreira 1997; Barnett 2010). O outro maior tipo de floresta sazonalmente inundada é a várzea, que cresce nas planícies de inundação amplas nas margens de rios de águas brancas. Por causa dos altos níveis de sedimentos nas águas, as extensões das planícies podem atingir muitos quilômetros de extensão e, por causa de sua menor inclinação geral

são principalmente estruturadas por um sistema de canais e *leves* (áreas elevadas) (Ayres 2006).

Padrões de produção de folhas e frutos em igapó estão ligados com os pulsos de inundação sazonal (Parolin *et al.* 2002). Com mas ou menos 60% das árvores em igapó são dispersas por peixes ou água (Correa *et al.*

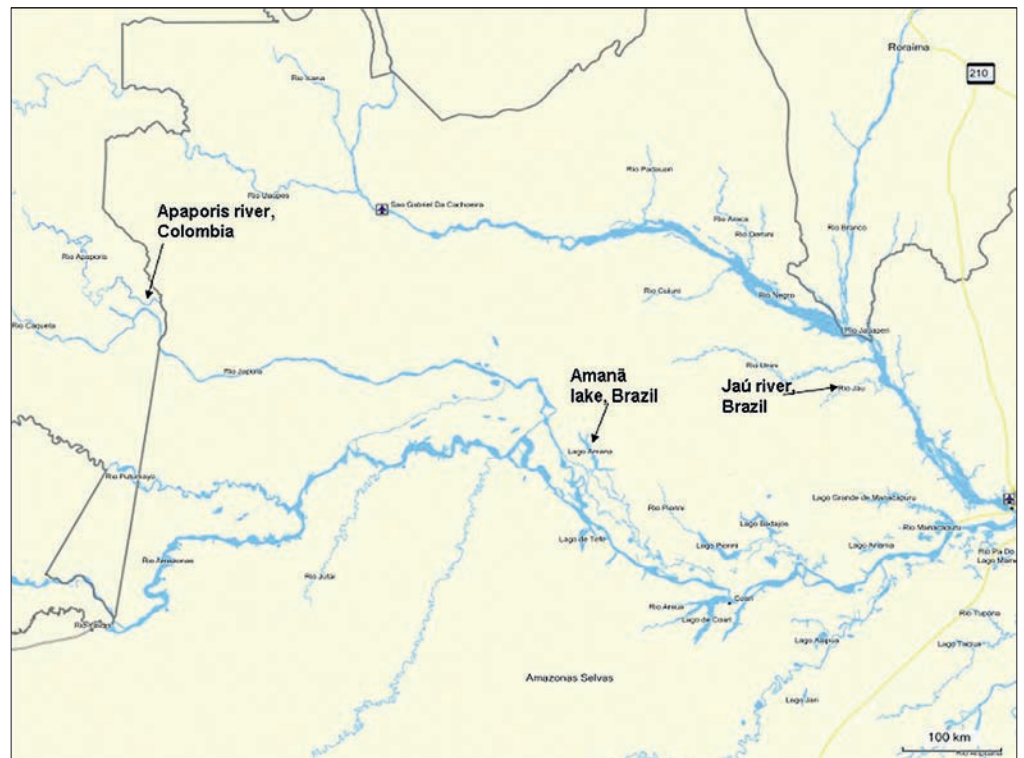


Figura 2. Locações de os três lugares de trabalhos de campo mencionado do texto.

2007), a produção de frutos acontece principalmente durante os períodos quando os rios estão mais altos. Produção de novas folhas geralmente acontece depois à época de frutificação está terminado (Haugaasen & Peres 2006). O resultado é um enviesado sazonal extremo em disponibilidade de frutos, com (no Jaú) 80% de espécies frutificando nesse período. Além disso, as espécies que não frutificam na época máxima de inundação são geralmente pequenas e raras (e.g., *Mouriri guianensis*, Melastomataceae and. *Caraipa grandifolia*, Calophyllaceae – em Jaú).

Quando as fenologias de terra firme e florestas alagadas foram estudadas quantitativamente, foi revelado que as duas têm picos assincronismos de produção de flores e frutos (Haugaasen & Peres 2006; Barnett 2010). Consequentemente, acontece um movimento sazonal de mamíferos e pássaros entre os dois tipos de florestas, como as espécies seguem os fluxos sazonais em disponibilidade de comida. Isso acontece com primatas (Haugaasen & Peres 2005), outros mamíferos arbóreos (Haugaasen & Peres 2007), e morcegos (Browiec *et al.* 2014).

Mas, os movimentos e picos não coincidem perfeitamente; no Jaú, os uacari-de-costas-douradas ficam no igapó após a maior sazão de frutificação terminar, comendo mais insetos e folhas e menos frutos que na sazão de alta disponibilidade de frutos (Figura 3b). O tamanho do grupo também muda, com um médio 16,6 quando frutos são abundantes (N = 94, gama 2-14, SD±9.3), de 6,5 em seu nadir (N=68, gama 2-13, SD±3.0: Barnett 2010).

Com isso em consideração, o seguinte é conhecido:

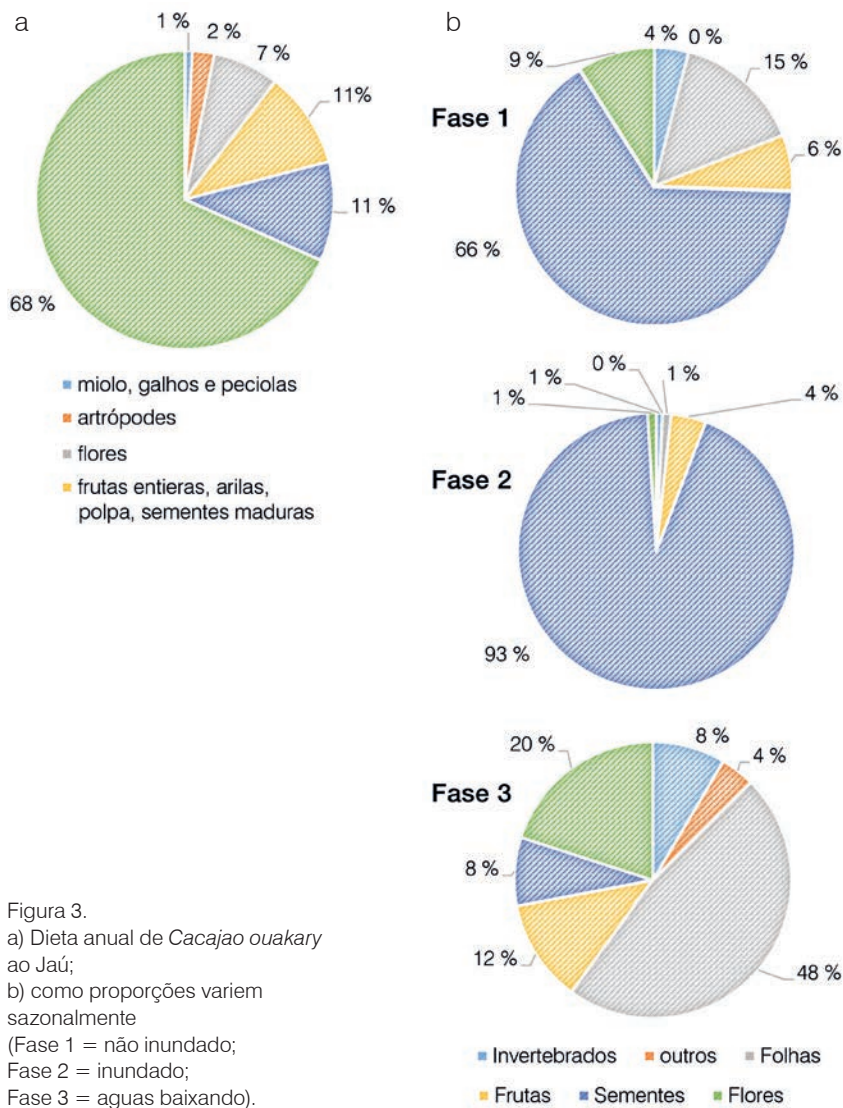
Composição da dieta geral

Em estudos no Jaú entre Novembro 2006 e Setembro 2008, os uacaris de-costas-douradas comeram 189 itens de origem botânica (incluindo brotos, flores, folhas e frutos) derivado de 136 espécies de plantas identificadas de 87 gêneros de 44 famílias (em adição, 12 outros não foram identificados ainda até família). De 189, 115 (60.8%) foram frutos, de quais 96 (83.5% de frutos 50.8% de todos os itens) foram comidos imaturos (Figura 3a). Dos 115 frutos, 85 (73.9) tiveram pericarpos duros. Todos os frutos imaturos foram consumidos por suas sementes ou arilos. Das 19 espécies consumidas quando maduras, foram ingeridos inteiros ou foram consumidos por sua polpa ou arilo, com

nenhum especificamente consumido só por sua semente(s). Das 44 famílias de plantas, Fabaceae, Sapotaceae e Lecythidaceae tiveram os maiores números de espécies consumidas (19, 19, e 10 espécies, respectivamente). Pesos de frutos consumidos variam de 160g (*Aldina latifolia*: Fabaceae) a menos que 3g (várias espécies, incluindo *Mabea* e *Dryptes*, ambos Euphorbiaceae, e *Ternstroemia candolleana*, Pentaphylacaceae). O maior fruto manipulado para a extração de uma semente foi 23 cm comprimento x 11 cm largura (*Aldina latifolia*). Os menores foram os frutos esféricos (< 1cm em diâmetro) do gêneros *Calyptranthes*, *Eugenia*, e *Myrcia* (todos Myrtaceae) e do *Dryptes* (menos que 5mm em diâmetro, mas ainda processados com uma mordidas no sulcus para extrair a semente: ver abaixo). Globalmente, os três frutos consumidos com mais frequência foram *Micropholis venulosa* (Sapotaceae: 19.7% de registros), *Eschweilera tenuifolia* (Lecythidaceae: 11.6%) e *Buchenavia ochroprumna* (Combretaceae: 7.1%), todos de qual foram consumidos por suas sementes.

Uma variedade de itens não frutos também foram registrados, incluindo: a medula dos galhos novos de *Hevea spruceana* (Euphorbiaceae); flores de *E. tenuifolia* (Lecythidaceae) e *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae); folhas jovens de *Buchenavia oxycarpa* e *B. ochroprumna* (Combretaceae), e as bases de folhas de *Aechmea mertensii* (Bromeliaceae). No total, esses tipos de itens constaram de 21.3% dos itens da dieta registrada durante o período do estudo. Portanto cada um teve uma significância menor globalmente, eles foram de significância nos meses quando poucos frutos foram disponíveis (Figura 3b).

Invertebrados também foram consumidos: um amblypigídeo (*Heterophrynus* cf. *batesii*: Phryniidae, Arachnida); larvas de vespas (*Polybia*, Polistidae, Hymenoptera), mineradoras de galhos (Lepidoptera, possivelmente da família Cossidae ou Tortricidae; Coleoptera, possivelmente Curculionidae), que foram extraídos de ambos os galhos e pecíolos de folhas de espécies das famílias Clusiaceae, Fabaceae, Lauraceae, e Sapotaceae; larvas de microlepidoptera extraídas das folhas de *Swartzia polyphylla* (Fabaceae) que eles enrolam e seguram com um tipo de seda; e Isóptera (provavelmente *Nasutitermes*, Nasutitermitinae) colhidas individualmente de suas trilhas de barro quebradas. Consumo de insetos foi mais comum quando a abundância de frutos esteve baixo (Barnett *et al.* 2013a).



Forrageamento

Os uacaris foram ativos na terra firme quando o igapó esteve seco. Mas nessa época eles também forragearam em tapetes de sementes germinadas no chão seco do igapó (Barnett *et al.* 2012a). Esses tapetes são os resultados das ‘balsas’ de frutos boiando na superfície da água e ficando preso em algum tipo de obstrução, como um galho ou tronco caído. Eles podem ser até alguns metros em extensão e conter centenas de sementes, todos de quais germinam rápido para maximalizar crescimento e fotossíntese antes da próxima inundação (Parolin 2002, 2009). Sementes de *Eschweilera tenuifolia* (Lecythidaceae) foram os mais frequentemente consumidos (88,9%) dos registros. Os uacaris foram registrados visitando e revistando alguns tapetes e total-

mente ignorando outros (Barnett *et al.* 2012a). Pesquisa mostrou não só uma preferência para os tapetes maiores em tamanho, mas também pelos próximos de refúgios arbóreos (como cipós e árvores) e longe de áreas densas de vegetação, lugares onde onças, e outros predadores potenciais, puderam se esconder. Considerando isso, Barnett *et al.* (2012a) interpretou o padrão observado como forrageamento com sensibilidade de risco (*‘risk-sensitive foraging’*).

A casca de um fruto é raramente igualmente dura acima de toda sua superfície. Os que são dehiscência têm no pericarpo linhas naturais de frescor chamados “sulci”. Frutos não dehiscência provavelmente vão variar na espessura de sua casca (pericarpo). Para um predador de sementes, essa variação oferece um jeito como salvar energia com cada mordida e ao mesmo tempo, minimizar o risco de quebrar seus dentes. Conseqüente, Barnett *et al.* (2016) descobriu que as marcas de mordidas em frutos foram distribuídas ao acaso só nas superfícies de frutos moles. Para outros tipos de frutos, os locais de mordidas foram concentrados nas áreas da casca mais fraca e fácil de penetrar - ambos na parte da casca menos grossa

para espécies sem sulci ou, para os que possuem sulci, nos sulci atuais. Para espécies com cascas duras, as áreas onde os uacaris concentraram suas mordidas foram muito mais fáceis de penetrar que as áreas onde os uacaris não mordem (entre 17 e 48%). Notando que 30% dos frutos na dieta dos uacaris-de-costas-douradas são com cascas duras e tem sulci Barnett *et al.* (2016) considerou essa especificidade um mecanismo de minimizar a força mecânica implantada, o gasto de energia geral e o risco de quebra dental no início do processo de comer.

Os uacaris-de-costas-dourados também selecionam frutos infestados por insetos (Barnett *et al.* 2017). Dos 101 tipos de frutos comidos pelo *C. ouakary*, 26 foram infestados por insetos. Análises mostraram que os uacaris foram selecionando frutos em 11 das 26 espécies (42,3%). Seleção de frutos infestados não foi baseada na

vantagem mecânica derivado de um pericarpo enfraquecido pelas escavações de larvas de insetos, porque todas as espécies duras teve sulci, dentro das quais as larvas não escavaram. As 11 espécies onde os frutos infestados foram ativamente selecionados contribuem acima de 25% da dieta, e as 26 espécies infestadas com larvas 41,3% da dieta. Considerando as varias percentuais das espécies envolvidos, Barnett *et al.* (2017) calculou que no mínimo 10,7% dos itens ingeridos pelos uacaris foram frutos infestados com larvas de insetos. Considerando que o peso das larvas variam entre 0,4-5,5g cada fruto, e que larvas de insetos são frequentemente 60-80% proteína, e ficou claro que essa forma de insetivoria escondida pode fazer uma contribuição significativa ao equilíbrio nutritivo dos primatas individuais.

Uacaris e insetos também interagem de outras formas. A presença de colônias de formigas da espécie *Pseudomyrmex viduus* em individuo da arvore *Macrolobium acaciifolium* (Fabaceae) pode reduzir a frequência de visitação dos primatas para 94% (34 visitas para comer sementes em arvores sem formigas *vs.* 2 visitas as arvores com formigas). A frequência de visitação de araras (*Ara* spp.) e papagaios (*Amazona* spp.) também foram menos nas arvores com formigas. Remoção de sementes também foi diminuída (164 frutos comidos foram encontrados abaixo de arvores sem formigas e só quatro abaixo de um numero de árvores iguais e de tamanho igual das sem formigas) (Barnett *et al.* 2015a).

Interações adicionais entre uacaris e seu ambiente também foi registrado no Jaú. Estudo detalhado de quatro das 17 espécies de pássaro insetívoro observado em associação com os uacaris-de-costas-douradas mostrou que a frequência dos voos-de-caça (*sallies*) aumentou significativamente para *Galbula leucogastra* (Ariramba-bronzeada, Galbulidae) e *Monasa nigrifrons* (chora-chuva-preta ou bico-de-brasa, Bucconidae), quando uacaris foram pertos (<14.9m) mais não quando eles foram longe (15-30m). Ao mesmo tempo, a presença ou ausência dos uacaris não fez nenhuma diferença na frequência de blocos de picadas para duas espécies de pássaros que seguem os uacaris que são especialistas em insetos pequenos em troncos e folhas (*Sakesphorus canadenses*, choca-de-crista-preta; *Hypocnemoides melanopogon*, solta-asa-do-norte – ambos Thamnophilidae) (Barnett & Shaw 2014).

A reação da ariramba e bico-de-brasa foi explicada pelos insetos (como gafanhotos) perturbados pela passagem dos uacaris. Pelos thamnophilids, ainda se a presen-

ça dos uacaris não aumentou a capturabilidade de sua presa, seguindo os uacaris ainda tem valor porque na presença deles, causou uma redução significativa na presença de aves de rapinas de médio e pequeno porte (os tipo que pode comer pequenos pássaros) (Barnett & Shaw 2014). Essa redução provavelmente porque grandes aves de rapinas como o gavião real (*Harpia harpyja*) sege grupos de uacaris esperando uma oportunidade de predação (Barnett *et al.* 2011).

Dispersão de sementes

Combinando data sobre comportamento e germinação de sementes do três estudos de campo separados nos estados Amazonense Brasileiro do Amazonas e Pará, Barnett *et al.* (2012b) analisou três espécies de Pitheciinos, incluindo *C. ouakary*, os padrões de sobrevivência de sementes em remanescentes dos frutos comidos e depois descartados pelo chão da floresta. Eles descobriram que 30,7% das 674 sementes não danificadas que os uacaris deixaram cair germinaram. Entre eles foram sementes imaturas que continuou seu processo de maturação longe da arvore mãe, depois conseguiram germinar. Adicionalmente, os uacaris foram observados levando frutos ate 20m longe da arvore inicial antes de consumi-los.

Dormitórios

Uma análise quantitativa das arvores usadas como dormitórios pelos uacaris-de-costas-douradas mostrou que eles foram muito seletivos sobre as espécies de arvores nas quais eles dormem e onde essas árvores estiveram (Barnett *et al.* 2012c). De todas as 89 espécies de arvores em igapó, os uacaris usaram somente 16 como dormitórios noturnos (18%). As duas espécies usadas com mais frequência *Hydrochorea marginata* e *Ormosia paraenses* (ambos Fabaceae) constam de 41% dos registros apesar de ser infrequente na floresta (Índices de Ivlev de Electividade forem 0,76 e 0,84, respectivamente). Mas, a terceira espécie mais predileta (*Amanoa oblongifolia*, Euphorbiaceae:11% dos registros), foi uma espécie comum e seletividade foi quase nulo. Todas as três tem copas amplas, com galhos principais grandes e horizontais e interiores sem obstáculos. Em comparação das arvores em geral no igapó, as arvores usadas como dormitórios tiveram diâmetros maiores e foram mais altas. Todas elas também tiveram uma falta de cipós e ninhos de vespas, e

estiveram mais frequentemente ao alcance de 5m de água aberta que uma seleção aleatória de 100 árvores no igapó. Em geral, uacaris dormem sozinhos, um adulto em cada árvore (mães com filhotes sendo a exceção óbvia) ou, quando dormindo na mesma copa, separados amplamente. Eles sempre dormem na última parte de um galho grande, atrás da cortina de galhos finos da copa, mas longe do tronco central. Esses comportamentos foram interpretados por Barnett *et al.* (2012c) como um meio termo para maximalizar a detecção de ambos os predadores noturnos aéreos (corujas) e arbóreos (gatos).

Predação

Um evento de predação por um gavião real num adulto uacari-de-costas-douradas foi descrito por Barnett *et al.* (2011). O predador esteve seguindo um grupo de 15 animais pela maioria do dia. Gritos de alarme continuaram por quase 45 minutos após o ataque, e os animais se agruparam próximos (uma coisa eles fazem raramente quando em forrageamento ou dormindo), e parece ser 'mobbing' o lugar onde acontece o ataque.

Associado com isso, Mourthé & Barnett (2014) escreveu que *C. ouakary* generaliza suas reações de alarme de predadores aéreos e terrestres usando modelos baseados em suas aparências gerais. Fazendo um sumário sobre 229 interações entre uacaris e vertebrados não primatas, eles informaram que dos 50 taxos envolvidos 10 foram pseudopredadores (espécies não ameaçantes das quais os uacaris mostraram reações de medo porque eles tinham uma semelhança de uma espécie predatória de uma forma ou outra). Tais encontros foram comuns: encontros diurnos entre uacaris e outras espécies foram registrados uma vez a cada 0,7 horas de observação (n=154). Das 19 foram com espécies atualmente capazes de fazer predação (uma frequência de encontro de 1 a cada 5,7 horas de observação), e 135 foram encontros com pseudopredadores (1 a cada 0,8 horas). O resto foram espécies não ameaçantes que foram sempre ignorados pelos uacaris. Reações de predadores e pseudopredadores incluíram parando de comer, observando, retrocedendo para um lugar mais seguro, e vocalizações de alarme. Às vezes o programa normal da vida foi interrompido por até 10 minutos. Claramente tempo importante que poderia ser devotado a forrageamento, foi perdido em cada ocasião, mas é claramente melhor e ser errado e sofrendo um pouco de fome do que ser presa.

Estudos adicionais nos uacaris-de-costas-douradas

Em adição aos estudos da dieta e seleção de habitat que é o foco desses capítulos, um número de outros estudos sobre os uacaris-de-costas-douradas foram feitos no Jaú. Eles foram feitos por Bruna Bezerra e teve foco sobre comportamento social e vocalizações. Bezerra *et al.* (2011a) publicou um etograma do *C. ouakary*, listando 35 aspectos de seu comportamento. Bezerra *et al.* (2010a) e Bezerra *et al.* (2011b) fez descrições do repertório vocal das espécies. Bezerra *et al.* (2012) considerou as capacidades bioacústicas das vocalizações do *C. ouakary*. A espécie também forneceu um modelo para experimentos sobre a utilidade do *playback* de vocalizações como uma metodologia de levantamento em primatologia (Bezerra *et al.* 2010b). Contra o uso atual, esses estudos foram publicados seguindo Boubi *et al.* (2008) e usando o nome *C. melanocephalus* para o uacari-de-costas-douradas.

Variações na ecologia do uacari-de-costas-douradas entre lugares de estudo diferentes

Os uacaris no Jaú sem dúvida já recebeu mais atenção, mas é difícil estar certo se eles são bons representantes da ecologia da espécie em geral. Outras espécies com amplas distribuições mostram diferenças em suas dietas, métodos de reprodução e organização social, dependem do clima, fenologia e fertilidade do solo entre outras variáveis (e.g. Oates *et al.* 1990; Delfer 1995; Tan 1999). Em uacaris, variação entre lugares foram registradas para alguns aspectos ecológicos chave. Por exemplo, no extenso do movimento entre habitats aparece diferente entre lugares; no Jaú estudos usando transsectos na terra firme nunca registrou *C. ouakary* mais que 500m longe do igapó (Barnett 2010), mas no Caparú no Rio Apapris, na Colômbia, a espécie foi registrada viajando por muitos quilômetros dentro da terra firme (Delfer 1999). Dieta também é variável, provavelmente por causa de variações em composição de assemblagens de plantas nas várias partes da distribuição de *C. ouakary* (Barnett *et al.* 2013b), especialmente porque os membros do gênero *Eschweilera*, que geralmente dominam as dietas de membros do gênero *Cacajao* (Ayres & Prance 2013) foram registradas como componentes importantes em todos os três lugares estudados até agora (Barnett *et al.* 2013b).

DISCUSSÃO E ESTUDOS NO FUTURO

Análise inicial da ecologia do gênero *Cacajao* saiu de considerações de anatomia mandibular e dental, e a ideia dos uacaris e outros pitheciídeos como forrageadores sclerocarpícos foi desenvolvido (Rosenberger & Kinzey 1976). Os animais foram considerados especialistas em sementes imaturas, embalado em cascas duras. Nesse cenário os caninos funcionam como alavancas para abrir o fruto, e depois os incisivos foram usados como goivas para remover as sementes (Kinzey & Norconk 1990; Kinzey 1992). Subsequente, trabalho de campo (Ayres 1986), mostrou que, as previsões foram corretas e frutos duros podem ser dominantes na dieta do *Cacajao* (mas não sempre – ver Bowler & Bodmer 2011). Mas estudos no Jaú mostram que os uacaris estão longe de ser simplesmente quebradores poderosos. Eles mordem seletivamente nas partes mais fracas de frutos, e dentro dos frutos disponíveis eles escolhem (por algumas espécies no mínimo) os infestados por insetos. Em adição, além que eles são predadores de sementes altamente especializados, esses primatas pode funcionar como dispersadores importantes para algumas espécies de árvores no igapó. Também, tal dispersão não é limitada só de sementes derivadas de frutos maduros, porque frutos imaturos tirados de árvore poderiam continuar a madurecer e as sementes germinar mais tarde, um aspecto da ecologia de dispersão muito negligenciado.

Ingestão de invertebrados é geralmente registrado quando o consumo de animais livres e moveis são observados. Ingestão de invertebrados vivendo dentro de frutos pode ser uma maneira importante para primatas ganhar acesso às proteínas, gorduras e vitaminas em quais insetos são ricos, mas que não são normalmente facilmente disponíveis em frutos. Esse aspecto merece mais atenção em ambos os uacaris e outros primatas.

Em alguns lugares, os uacaris penetram profundamente dentro da terra firme. Em outros lugares os uacaris parecem atrasar o movimento pelo maior tempo possível, e depois ficam bem próximo do igapó. A variação pode ser ligada com condições locais, com alguns usando terra firme só levemente porque eles não usam terra firme durante o resto do ano, porém, estão tentando evitar passando tempo em lugares onde eles podem ser menos familiares – com todos os problemas colaterais de certezas diminuídos da localização de fontes de comida, e os tamanhos das safras (Norconk & Kinzey 1994) e a possibilidade e riscos de predação aumentado (Ferrari 2009). Data sobre como

uacaris usam os vários tipos de habitat de seu lugar é a chave para a conservação efetiva e deveria ser investigado com comparações usando varias localidades.

Por razões que atualmente ficam obscuras, parece que os uacaris-de-costas-douradas evitam contato com várzea, ainda quando não existe a possibilidade de competição com *C. calvus* (um especialista em várzea na região onde as duas espécies coexistem). Esse evitação parece ser totalmente completo: Rylands (1992) notou que *C. ouakary* estiveram ausentes em um rio com água branca em uma área onde todos os outros rios tiveram ambos, uacaris e água preta. Também, na parte sul da RDS Amanã, onde sistemas de água branca e preta se interligam, uacaris-de-costas-douradas vivem no igapó, uacaris vermelhos no Solimões (*C. c. rubicundus*) na várzea (Vieira *et al.* 2009; Sergio Borges pers. comm.). Qualquer informação sobre porque isso acontece seria bem vindo e util.

Também, as investigações de Bertuol (2015b) mostrou que as populações dos uacaris-de-costas-douradas na parte mais oeste de sua distribuição (Ca beça do Cachorro, no Brasil e as áreas próximas a Colômbia) estão geneticamente distintas dos do leste. Isso já foi sugerido por Barnett (2005 e 2010) e Thomas Defler (pers. comm.) baseado em padrões de cor e tamanhos. Considerando que uma razão pelo baixo status atual (LC) do *C. ouakary* no IUCN Lista Vermelha e sua ampla distribuição, uma resolução dessa situação poderia ser considerada uma prioridade ao longo de investigações adicionais sobre a capacidade do uacari de resistência a antropização (segundo as investigações recentemente iniciados por Rocha *et al.* 2015).

AGREDECIMENTOS

Para os editores do livro pelo convite, a Eliana Andrade-Barnett pela tolerância e ajustes do Português no manuscrito inicial, aos outros membros do Grupo de Pesquisa de Mamíferos Amazônicos do INPA, e para os uacaris por sua beleza e capricho. Isso e contribuição 47 do Grupo de Pesquisa de Mamíferos da Amazônia, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, Brasil.

BIBLIOGRAFIA

Amaral JV, Muniz ICM, Avelar AA, Harada ML, Marques-Aguiar AS & JS Silva Jr. (2005) Primatas da Reserva do Desenvolvimento Sustentável Amanã, Amazonas. *Programa e Livro de*

- Resumos, XI Congresso Brasileiro de Primatologia Bicca-Marques, J.C. (Ed.), Porto Alegre, Brasil. Resumo no. 70.
- Ayres JM (1986) *The white uakaris and the Amazonian flooded forests*. Tesis de doutorado, Cambridge University, Cambridge, England. 338 pp.
- Ayres JM (2006) *As matas de várzea do Mamirauá: médio Rio Solimões*. 3ed. Belém: Sociedade Civil Mamirauá. 123 pp.
- Ayres JM & GT Prance (2013) On the distribution of Pitheciin monkeys and Lecythidaceae trees in Amazonia. Em: Veiga L, Barnett A, Ferrari S & M Norconk (eds.) *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. Pp. 127-144.
- Barnett AA (2005) *Cacajao melanocephalus*. *Mammalian Species* 776:1-6.
- Barnett AA (2010) *Diet, habitat, use and conservation ecology of the golden-backed uacari, Cacajao melanocephalus ouakary, in Jaú National Park, Amazonian Brazil*. Tesis de doutorado, University of Roehampton, Londres, Inglaterra. 469 pp.
- Barnett A & AC da Cunha (1991) The golden-backed uacari on the upper Rio Negro, Brazil. *Oryx* 25:80-88.
- Barnett AA, Borges SH, de Castilho C, Neri FM & RL Shapley (2002) Primates of the Jaú National Park, Amazonas, Brazil. *Neotropical Primates* 10:65-70.
- Barnett AA, de Castilho CV, Anicácio A & RL Shapley (2005) Diet, habitat selection and natural history of *Cacajao melanocephalus ouakary* in Jaú National Park, Brazil. *International Journal of Primatology* 26:949-969.
- Barnett AA, Schiel V, Deveny A, Valsko J, Spironello WR & C Ross (2011) Predation on *Cacajao ouakary* and *Cebus albifrons* (Primates: Platyrrhini) by harpy eagles. *Mammalia* 75:169-172.
- Barnett AA, Almeida T, Spironello WR, Sousa Silva W, MacLarnon A & C Ross (2012a) Terrestrial foraging by *Cacajao melanocephalus ouakary* (Primates) in Amazonian Brazil: is choice of seed patch size and position related to predation risk? *Folia Primatologica* 83:126-139.
- Barnett AA, Boyle SA, Pinto LP, Lourenço WC, Almeida T, Sousa Silva W, Ronchi-Teles B, MacLarnon A, Shaw P, Ross C & WR Spironello (2012b) Primary seed dispersal by three Neotropical seed-predating primates (*Cacajao melanocephalus ouakary*, *Chiropotes chiropotes* and *Chiropotes albinasus*). *Journal of Tropical Ecology* 28:543-555.
- Barnett AA, Shaw P, Spironello WR, MacLarnon A & C Ross (2012c) Sleeping site selection by golden-backed uacaris, *Cacajao melanocephalus ouakary* (Pitheciidae), in Amazonian flooded forests. *Primates* 53:273-285.
- Barnett AA, Ronchi-Teles B, Almeida T, Deveny A, Schiel-Baracuhy V, Souza-Silva W, Spironello W, Ross C & A MacLarnon (2013a) Arthropod predation by a specialist seed predator, the golden-backed uacari (*Cacajao melanocephalus ouakary*, Pitheciidae) in Brazilian Amazonia. *International Journal of Primatology* 34:470-485.
- Barnett AA, Bezerra BM, Oliviera M, Queiroz H & TR Defler (2013b) *Cacajao ouakary* in Brazil and Colombia: patterns, puzzles and predictions. Em: Veiga L, Barnett A, Ferrari S & M Norconk (eds.) *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. Pp. 179-195.
- Barnett AA & P Shaw (2014) More food or fewer predators? The benefits to birds of associating with a Neotropical primate varies with their foraging strategy. *Journal of Zoology* 294:224-233.
- Barnett AA, Almeida T, Andrade R, Boyle S, Lima MG, MacLarnon A, Ross C, Souza Silva W, Spironello WR & B Ronchi-Teles (2015a) Ants in their plants: *Pseudomyrmex* ants reduce primate, parrot and squirrel predation on *Macrolobium acaciifolium* (Fabaceae) seeds in Amazonian Brazil. *Biological Journal of the Linnean Society* 114:260-273.
- Barnett AA, Silva WS, Shaw PJA & RM Ramsay (2015b) Inundation duration and vertical vegetation stratification: a preliminary description of the vegetation and structuring factors in Borokotóh (hummock igapó), an overlooked, high-diversity, Amazonian habitat. *Nordic Journal of Botany* 33:601-614.
- Barnett AA, Bezerra BM, Spironello WR, Shaw P, Ross C & A MacLarnon (2016) Foraging with finesse: a hard-fruit-eating primate selects weakest areas as bite sites. *American Journal of Physical Anthropology* 160: 113-125.
- Barnett AA, Ronchi-Teles B, Sousa Silva W, Almeida T, Bezerra B, Gonçalves de Lima M, Spironello WR, MacLarnon A, Ross C & PJA Shaw (2017) Covert carnivory: a seed-predating primate, the golden-backed uacari, selects insect-infested fruits. *Journal of Zoological Research* 1:10-27.
- Bertuol F (2015a) *Testando limites específicos dos uakaris pretos sensu Hershkovitz (1987) (Pitheciidae: Primates)*. Tesis de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Brasil. 44 pp.
- Bertuol F (2015b) *Testando limites específicos dos Uakaris Pretos (Cacajao spp.) sensu Hershkovitz (1987) (Pitheciidae: Primates)*. Sumário # 245, XVI Congresso Brasileiro de Primatologia, 13-17 Novembro 2015, Manaus, Brasil.
- Bezerra BM, Barnett AA, Souto A, & G Jones (2010a) Vocal repertoire of golden-backed uakaris (*Cacajao melanocephalus*): call structure and context. *International Journal of Primatology* 31:759-778.
- Bezerra BM, Souto A, & G Jones (2010b) Responses of golden-backed uakaris, *Cacajao melanocephalus*, to call playback: implications for surveys in the flooded Igapó forest. *Primates* 51:327-336.
- Bezerra BM, Barnett AA, Souto A, & G Jones (2011a) Ethogram and natural history of golden-backed uakaris (*Cacajao melanocephalus*). *International Journal of Primatology* 32:46-68.
- Bezerra BM, Souto A, Radford AN & G Jones (2011b) Brevity is not always a virtue in primate communication. *Biology Letters* 7:23-25.
- Bezerra BM, Souto A, & G Jones (2012) Propagation of the loud "tchó" call of golden-backed uakaris, *Cacajao melanocephalus*, in the blackwater-swamp forests of the upper Amazon. *Primates* 53:317-325.
- Boubli J-P, 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* 29:723-741. Corregir nombre en

- Bowler M & RE Bodmer (2011) Diet and food choice in Peruvian red uakaris (*Cacajao calvus ucayalii*): selective or opportunistic seed predation? *International Journal of Primatology* 32:1109-1122.
- Bobrowiec PED, Rosa LS, Gazarini J & Haugaasen T. (2014) Phyllostomid bat assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Biotropica* 46:312-321.
- Correa SB, Winemiller KO, López-Fernández H & M Galetti (2007) Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *Bioscience* 57:748-756.
- da Cunha AC & AA Barnett (1990) Sightings of the golden-backed uacari, *Cacajao melanocephalus ouakary*, on the Upper Rio Negro, Amazonas, Brazil. *Primate Conservation* 11:8-11.
- de Figueiredo WMB (2006) *A Filogeografia Molecular dos Primatas da Tribo Pitheciini (Gêneros Pithecia, Chiropotes e Cacajao): implicações para o estudo da biogeografia histórica da Amazônia*. Tesis de doutorado, Universidade Federal do Pará, Belém. 247 pp.
- Defler TR (1995) The time budget of a group of wild woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*). *International Journal of Primatology* 16:107-120.
- Defler TR (1999). Fission-fusion behaviour in *Cacajao melanocephalus ouakary*. *Neotropical Primates* 7:5-8.
- dos Reis NR AL Peracchi, Batista CB & GLM Rosa (2015) *Primates do Brasil – guia do campo*. Technical Books, São Paulo, Brasil. 148 pp.
- Ferrari SF (2009) Predation risk and antipredator strategies. Em: Garber PA, Estrada AC, Bicca-Marques J, Heymann EW & KB Strier (Eds.). *South American Primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. Springer, Nova Iorque, EU, Pp. 251-277.
- Ferrari SF, Guedes PG, Figueiredo-Ready WM & AA Barnett (2014) Reconsidering the taxonomy of the black-faced uacaris, *Cacajao melanocephalus* group (Mammalia: Pitheciidae), from the northern Amazon Basin. *Zootaxa* 3866:353-370.
- Ferreira LV (1997) Effects of the duration of flooding on species richness and floristic composition in three hectares in the Jaú National Park in floodplain forests in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 6:1353-1363.
- Groves C (2001) *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., EE.UU. 350 pp.
- Haugaasen T & CA Peres (2005) Primate assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology* 21:133-145.
- Haugaasen T & CA Peres (2006) Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purús region of central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica* 36:25-36.
- Haugaasen T & CA Peres (2007) Tree phenology in adjacent Amazonian flooded and unflooded forests. *Biotropica* 37:620-630.
- Hershkoviyz P (1987) Uacaries, new world monkeys of the genus *Cacajao* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary taxonomic review with the description of a new subspecies. *American Journal of Primatology* 12:1-53.
- Kinzey W (1992) Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae. *American Journal of Physical Anthropology* 88:499-514.
- Kinzey WG & MA Norconk (1990) Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. *American Journal of Physical Anthropology* 81:5-15.
- Mittermeier RA & AF Coimbra-Filho (1977) Primate conservation in Brazilian Amazonia. In: Rainier III (Grimaldi) Prince of Monaco & GH Bourne (Eds.). *Primate Conservation*. Academic Press, Nova Iorque, EE. UU. Pp. 117-166.
- Mourthé Í & AA Barnett (2014) Crying Tapir: The functionality of errors and accuracy in predator recognition in two Neotropical high-canopy primates. *Folia Primatologica* 85:379-398.
- Norconk MA & WG Kinzey (1994) The challenge of Neotropical frugivory: travel patterns of spider monkeys and bearded sakis. *American Journal of Primatology* 34:171-183.
- Oates JF, Whitesides GH, Davies AG, Waterman PG, Green SM, Dasilva GL & Mole S (1990) Determinants of variation in tropical forest primate biomass: new evidence from West Africa. *Ecology* 71: 328-343
- Parolin P (2002) Submergence tolerance vs. escape from submergence: two strategies of seedling establishment in Amazonian floodplains. *Environmental and Experimental Botany* 48:177-186.
- Parolin P (2009) Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany* 103:359-376.
- Parolin P, Armbruester N, Wittmann F, Ferreira L, Piedade MTF & WJ Junk (2002) A review of tree phenology in central Amazonian floodplains. *Pesquisas Botânicas* 52:195-222.
- Prance GT (1979) Notes on the vegetation types of Amazonia III – the terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31:26-38.
- Rocha A, Spironello WR & Barnett APA (2015) *Assembléia de primatas no igapó do baixo Rio Negro*. Poster #109, XVI Congresso Brasileiro de Primatologia, 13-17 Novembro 2015, Manaus, AM, Brasil.
- Rosenberger AL & WG Kinzey (1976) Functional patterns of molar occlusion in platyrrhine primates. *American Journal of Physical Anthropology* 45:281-297.
- Rylands AB (1992) *Relatório: viagem ao Parque Nacional de Jaú*. Unpublished report to Fundação Vitória Amazônica, Manaus, 7 pp.
- Rylands AB & RA Mittermeier (2009) The diversity of the New World primates (Platyrrhini): an annotated taxonomy. Em: Garber PA, Estrada AC, Bicca-Marques J, Heymann EW & KB Strier (eds.). *South American Primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*, *South American Primates*. Springer Nova Iorque, EE. UU. Pp. 23-54
- Tan CL (1999) Group composition, home range size, and diet of three sympatric bamboo lemur species (Genus *Haplemur*) in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology* 20:547-566.
- Vieira T, Oliveira M, Queiroz H & J Valsecchi (2009) Novas informações sobre a distribuição de *Cacajao calvus* na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá. *Uakari* 4:41-51.

The foraging ecology of male and female squirrel monkeys (*Saimiri collinsi*) in Eastern Amazonia, Brazil

Anita I. Stone

Biology Department, California Lutheran University, 60 West Olsen Road, Thousand Oaks, California, 91360, USA
Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, Brazil

astone@callutheran.edu

Abstract

Sex differences in foraging behaviors of wild primates may be caused by sex differences in energetic requirements due to reproduction, body size or by differences in social behaviors. I investigated the feeding ecology of squirrel monkeys (*Saimiri collinsi*) in Eastern Amazonia during a 12 month period. Sex differences in behavior were investigated in relation to seasonal changes in food availability and reproductive events. The wet season corresponded to birth and lactation and the dry season corresponded to mating and gestation. Data were collected on adult males and females in two groups of squirrel monkeys using focal animal samples and intensive sampling of foraging bouts. Insects were the most common dietary item for both sexes (76% of feeding time), followed by the mesocarp of the palm *Attalea maripa* (28% of plant-feeding time). Sex differences in activity budgets and foraging success were significant throughout the year. Females ate more than males in the wet season. In the dry season, females foraged significantly more than adult males but did not eat more. Males were significantly more efficient at obtaining insects (0.72 captures/attempts *vs.* 0.35 for females). No differences existed in palm feeding rates. During fruit foraging, however, females stayed in closest proximity to other females and juveniles, whereas adult males foraged alone. These sex differences in foraging are best explained by differing reproductive investment of males and females, and by the female-dominant social structure of *Saimiri* troops.

Resumo

Ecologia alimentar de macacos-de-cheiro machos e fêmeas (*Saimiri collinsi*) na Amazonia Oriental, Brasil

Diferenças sexuais na ecologia alimentar de primatas podem ser causadas por diferenças em requerimentos energéticos referentes à reprodução, ao tamanho corporal ou a diferenças em comportamentos sociais de machos e fêmeas. Neste estudo, investiguei a ecologia alimentar de macacos-de-cheiro (*Saimiri collinsi*) na Amazônia Oriental durante um período de 12 meses. As diferenças comportamentais entre os sexos foram investigadas em relação a mudanças na disponibilidade de recursos alimentares e aos eventos reprodutivos. O comportamento de machos e fêmeas adultos de dois grupos sociais foi estudado pelo método animal-focal e em amostras intensivas de sessões de forrageio. O item mais comum na dieta de ambos os sexos foram insetos (76% do tempo

Key words

Feeding, sex differences, reproduction, *Saimiri*.

Palavras-chave

Alimentação, diferenças sexuais, reprodução, *Saimiri*.

de alimentação), seguido do mesocarpo da palmeira *Attalea maripa* (28% do tempo de alimentação em plantas). Diferenças sexuais no orçamento de atividades e no sucesso de forrageio foram evidentes ao longo do ano. No período chuvoso, as fêmeas passaram mais tempo se alimentando do que os machos. No período seco, as fêmeas forragearam mais que os machos, mas não passaram mais tempo comendo. Os machos foram mais eficientes na obtenção de insetos (0,72 capturas/tentativa *vs.* 0,35 para fêmeas). Não foram encontradas diferenças na taxa de ingestão de frutos de *A. maripa*. Porém, as fêmeas permaneceram predominantemente próximas de outras fêmeas e de juvenis durante o forrageio por frutos, enquanto os machos forragearam sozinhos por esse alimento. Tais diferenças na ecologia alimentar dos sexos podem ser atribuídas ao diferente investimento reprodutivo de machos e fêmeas e à estrutura social de *Saimiri collinsi*, onde as fêmeas são dominantes aos machos.

INTRODUCTION

Sex differences in foraging ecology have been observed in primates and several other mammals. When present, these differences are apparent in dietary choices, time devoted to foraging, time spent resting, foraging efficiency and use of different foraging substrates and techniques (Fragaszy 1986; Rose 1994; Vasey 2005). For example, adult male capuchins (*Cebus olivaceus*) have been found to spend less time foraging and more time resting compared to females (Fragaszy 1990). In addition, *C. capucinus* males spend more time foraging near the ground (Rose 1994). Proposed explanations for these differences include factors such as sex differences in body mass/structure, female reproductive energetic demands, and avoidance of competition/dominance hierarchies between the sexes. In sexually dimorphic species, differences in body size between males and females could affect the amount of food consumed, as well as the type of food; e.g. those requiring more strength to process may be less available to females but those located on smaller substrates may be less available to males (Agostini & Visalberghi 2005). Unlike males, female primates must sustain the high energetic costs of gestation, lactation and infant care/transport. In particular, lactation is considered the most costly reproductive activity for female primates (Pond 1977; Altmann 1980; Weiner 1989), with lactation often coinciding with peak fruit availability in the habitat (Boinski 1988; Vasey 2005), and female food intake increasing during lactation (Tarnaud 2006). The intersexual differences in reproductive investment thus may account for sex differences in foraging ecology, such as time devoted to

foraging versus other activities (Gautier-Hion 1980; Hemingway 1999; Vasey, 2005). Competition over food is a third factor contributing to sex differences in foraging behavior. When males are dominant to females, the latter often spend more time procuring food and avoiding adult males while foraging. Conversely, in female-dominated primate species, females often have priority of access to food resources (Mitchell 1990).

Squirrel monkeys (genus *Saimiri*) are small (650-1000g; Smith & Jungers 1997), frugivorous-insectivorous neotropical primates (Janson & Boinski 1992) that spend up to 75% of their day foraging (Terborgh 1983; Stone 2007a) and live in large social groups (25-75 individuals; Boinski 1999). Sex differences in foraging have been reported in at least one species of squirrel monkey, where females foraged and fed more frequently than males, while males spent more time on anti-predator vigilance (*S. oerstedii*, Boinski 1988). During the non-breeding season, squirrel monkey males are approximately 25-30% heavier than adult females (Stone unpublished trapping data). Males also show weight gain (85 to 222 g; Dumond & Hutchison 1967) preceding and during the short mating season, which produces a "fattened" appearance in the upper arms, shoulders and torso. This occurs due to fat deposition and water retention, and is not related to increased food consumption by males (Mendoza *et al.* 1978; Stone 2004). In addition, squirrel monkeys are the most seasonal breeders of all neotropical primates (Di Bitteti & Janson 2000), with a well-defined birth season (sometimes as short as two weeks; Boinski 1986; Stone 2006). Due to their dietary diversity, almost continuous

foraging activity, seasonal breeding and high reproductive costs, squirrel monkeys are a good model to investigate the role of intrinsic and extrinsic factors on sex differences in foraging behaviors in primates.

I investigated the feeding ecology of squirrel monkeys (*S. collinsi*) in a forest in Eastern Amazonia during a 12 month period. Sex differences in behavior were investigated in relation to seasonal changes in food availability and in reproductive events. In this population of squirrel monkeys, mating occurs during July and August, and births occur in December and January of each year (Stone 2006). In addition, females are dominant to males; associations between males and females are weak because males remain at the periphery of troops during most of the year (Zimble-DeLorenzo & Stone 2011). Here I test the following (non-mutually exclusive) hypotheses: 1) due to differences in body size (sexual dimorphism hypothesis), males will spend more time feeding and foraging, will be more efficient foragers and have access to larger foraging substrates and, possibly, food items; 2) during periods of gestation and lactation (reproductive energetic hypothesis), females will employ foraging strategies that

Table 1. Predictions made in this study, associated with three hypotheses explaining sex-based differences in foraging ecology of squirrel monkeys (*Saimiri collinsi*).

Variable	H1: Sexual dimorphism	H2: Reproductive energetics	H3: Dominance and competition
Time feeding	Males higher	Females higher	Females higher
Time resting	No difference	Females lower	No difference
Foraging efficiency	Males higher	Females higher	Females higher
Foraging substrates	Males on larger	No difference	Spatial separation

counteract their reproductive investment, and thus intersexual foraging differences will be evident; 3) due to female-dominance (dominance and competition hypothesis), females will consume more energy-rich food items, compared to males. In testing these predictions, I compare the following variables for males and females: a) time spent foraging and resting, b) foraging efficiency and intake rates for selected food items, c) amount of time spent consuming different food types (e.g. plants *vs.* prey); d) use of foraging substrates and microhabitats. Table 1 illustrates the predictions made in this study, for each of the hypotheses.

METHODS

Study area

Field data on *S. collinsi* were collected in Eastern Amazonia, Brazil. The study site is located in the village of Ananim, 150 km east of Belém, Pará state (01° 11' S, 47° 19' W). The 800-ha site consists of primary forest and adjacent disturbed areas. Rainfall is highly seasonal, with a wet season from January to June (corresponding to birth, lactation and weaning) and a dry season from July to December (corresponding to mating and gestation). Fruit availability, including that of the most common fruit in the monkeys' diet (*Attalea maripa*, Araceae), is highest during the wet season (Stone 2007a).

Study population

I monitored this population of squirrel monkeys from 2000-2004. Systematic data come primarily from

two habituated groups of monkeys, group A (44 individuals) and group B (50 individuals). The approximate group composition is: 10 adult males, 16 adult females, 15-20 juveniles and infants. Their diet is insectivore-frugivore, with approximately 75% of foraging time being devoted to insects (Stone, 2007a). Fruits consumed by squirrel monkeys at this site range from berry-like fruits (e.g. *Lacistema pubescens*) to larger fruits (e.g. *Cecropia* sp). Adult males (> 5 years) are easily distinguished from adult females by their larger body size, visible testicles and flatter head shape. Adult females (>3 years) can be distinguished from juvenile females by having darker sideburns and visible nipples (in the case of non-nulliparous females). Very old females can be distinguished by their longer, ruffed coat. During the study, 13 adults were reliably recognized in group A (6 males and 7 females), either by physical characteristics or by having been marked with Nyanzol fur dye (Albanyl Dyestuffs International).

Data collection

Behavioral data were collected during 1,102 observation hours. Most of the data presented here are from A troop (770 hours) and only behavioral samples from this troop are used for statistical analyses. Three methods were employed to sample behavior: focal animal samples (FAS); foraging focal samples (FFS); and *ad libitum* observations. I conducted 5 to 10-minute (7.9 ± 1.9) focal animal samples (Altmann 1974), with instantaneous observations taken at 1-minute intervals. Since only 13 of 44 troop members were recognized, behavioral samples were classed by sex class rather than by individual subjects. At each 1-min interval, the following variables were recorded: activity of the focal animal (eat, forage, travel, rest and social); party size: number of individuals within a 5 m radius (for adult females, this did not include their neonates).

In addition, 2 to 5-minute foraging focal samples (Mitchell 1990; Peres 1992; Wrangham *et al.* 1993) were used to quantify foraging success on insects and fruits. When a subject was foraging for insects, I continuously recorded all foraging attempts and captures that occurred within 1-minute periods, with note of prey size (small: ≤ 1 cm, medium: 1–4 cm; large: > 4 cm) and taxon whenever possible. At the initiation of each minute, I noted the height above ground (visually estimated in meters) and party size. Similar data on fruit feeding rates were obtained through fruit focal samples. Variables noted in 1-minute feeding periods included: the number of fruits consumed, in the case of fruits consumed in natural units, or the approximate proportion of fruit consumed (e.g. one quarter, one eighth, five bites), and party size. Fruits most often consumed by the monkeys were those of the palm *Attalea maripa* (Stone 2007a) and constitute the majority of the fruit focal samples (63%). Observations of rare

feeding events, such as on vertebrates and eggs, as well as reactions to predators, were observed opportunistically. FFS were used to determine the foraging success (ratio of captures to attempts per minute) in the case of animal prey, and of fruit intake rates, in the case of fruit. Because food-specific time-budgets alone cannot reliably estimate amount consumed, FFS also were used to estimate the quantity of food consumed. Daily intake of fruit for each sex class was estimated from: the number or proportion of fruits consumed each minute, time spent foraging and the mean pulp weight of individual fruits (Altmann 1998). Aggressive behaviors and the context in which they occurred were noted *ad libitum*. I defined an agonistic interaction in a feeding context when I could see clearly that a food item was being contested, or if the interaction occurred in the crown of or under a fruiting tree. During each instance, I noted the age-sex class of the initiator, recipient and winner, when possible.

Data analyses

Instantaneous observations within each focal animal sample are not statistically independent. To account for this, we treated each focal sample, and not each individual observation within a sample, as a data point. Categorical variables, such as activity, were converted to quantitative variables as the proportion of intervals an animal was engaged in that activity and numerical variables such as foraging success were averaged within a sample (Stone 2004). Samples were pooled by sex class. T-tests were performed to examine the effects of sex on behavioral variables within each season. Proportional data were arcsine-transformed. Chi-squared analyses were used to test for possible differences in the diets of males and females. All tests are two-tailed and data are reported as the mean \pm SE of untransformed data.

RESULTS

Activity budgets

Activity budgets for both seasons and sexes are shown in Figure 1. In the wet season (corresponding to birth and lactation), females spent more time eating and foraging than adult males, though this difference was

only significant for time spent eating ($t_{67} = 2.82$; $p = 0.03$). In the dry season (mating and gestation), females spent more time foraging than did adult males ($t_{68} = 2.99$; $p = 0.04$). No sex differences were found in time spent resting, in either season (wet: $t_{67} = -1.78$; $p = 0.07$; dry: $t_{68} = -0.80$; $p = 0.42$).

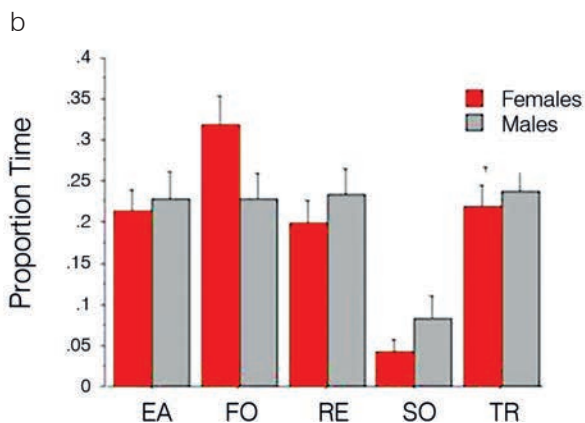
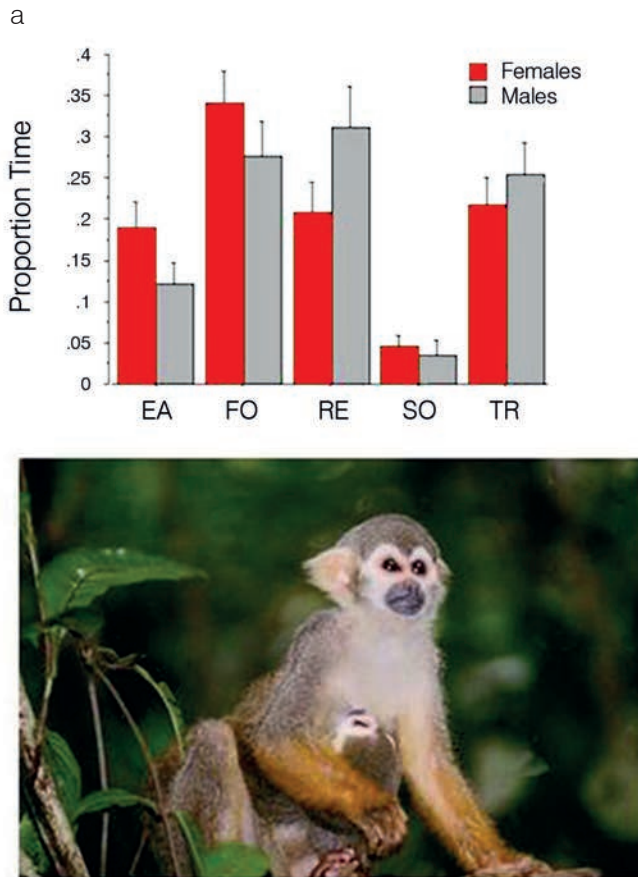


Figure 1. Activity budgets (mean \pm SE) for adult males and adult female *Saimiri collinsi*. a) Wet season; b) Dry season. EA=Eat, FO=Forage, TR=Travel, RE=Rest, SO=Social.

Table 2. Dietary composition for male and female *Saimiri collinsi* in this study (% feeding observations)

Food type	Wet season		Dry season	
	F	M	F	M
Fruits and flowers	53%	40%	21%	22%
Prey	46%	60%	79%	78%

Diet

Fruits, flowers and insects were present in the squirrel monkey diet throughout the year, with insects accounting for 79% ($n=983$ eat/forage observations) of annual feeding and foraging time. Squirrel monkeys in troop A consumed a total of 55 plant species. Adult males were observed feeding on 26 fruit species, while adult females ate 38 species. When available, *A. maripa* fruit comprised an average of 28% ($n=1,062$ fruit feeding observations) of the monkeys' plant feeding time, and surpassed 50% in some months. These fruits were covered by a thin, fibrous husk that could be removed when ripe by *Saimiri*, and fruits were often consumed near the ground, especially by juveniles. Each fruit contained an average of 11 ± 5 g of fleshy, yellow pulp, surrounding a hard woody endocarp. Monkeys were never observed to consume the seeds of these palm fruits. Orthopterans were the most frequent prey exploited by both sexes. No prey types were consumed exclusively by a particular sex. Most prey (65%) captured during insect FFS were small (< 1 cm) and weighed under 1 g, and 95% were under 4 cm.

Both females and males consumed more arthropods in the dry season, with females consuming more plant-based items than did males during the wet season (Table 2).

Foraging efficiency and intake rates

I determined the ratio of feeding to foraging observations from FAS for adult males and adult females, to derive a measure of foraging efficiency. In the wet season, no sex differences were found in foraging efficiency ($t_{56}=1.11$; $p=0.27$). Similar results were found for the dry season ($t_{57}=-0.91$; $p=0.36$). Overall, the average foraging success for prey in the wet season was 0.44 ± 0.03 (captures/attempts per minute). Mean foraging success did not vary significantly by sex class ($t_{51}=-1.07$; $p=0.28$). In the dry season, average foraging success increased to 0.56 ± 0.03 , and adult males were more successful than adult females (0.72 captures/attempts *vs.* 0.35 for females; $t_{71}=-2.46$; $p=0.01$). No sex differences existed in palm fruit (*Attalea maripa*) intake rates (g/min) ($t_{73}=0.22$; $p=0.82$). Analyses were combined for wet and dry seasons, as most fruit intake occurred in the wet season.



Figure 2. Adult female *Saimiri collinsi* foraging on palm leaves.

Use of foraging substrates

When foraging for prey, females foraged more frequently than males on palm fronds (Figure 2; Table 3). Males used lower substrates (including the ground) when prey foraging more than did adult females (males: 40 % of foraging observations; females: 22% of foraging observations).

Association patterns and agonism

Foraging party size for both males and females are shown in Figure 3. Females had significantly more neighbors when foraging on fruits than did adult males ($t_{284}=5.47$; $p<0.001$). The rate of resource-based agonism was 0.004 events/hour/individual. Nine-two percent of resource-based agonism was over access to fruits ($n=132$), and *A. maripa* accounted for 71% of fruit-related conflicts. Females won 74% of all conflicts against adult males ($n= 33$ male-female conflicts). Parties of females

Table 3. Foraging substrates utilized by male and female *Saimiri collinsi*, while prey foraging (% feeding + foraging observations)

Foraging substrate	F	M
Live foliage	42%	50%
Dead foliage	20%	28%
Palm foliage	30%	9%
Other	8%	13%

and juveniles often chased adult males off a tree when resting or foraging ($n= 34$ observations). The most pronounced example of direct resource-based aggression occurred in the dry season, when an adult male acquired a tinamou egg on the forest floor. A pregnant adult female soon discovered a second egg at the same location. The female moved off the floor and began to consume the egg, but was approached by a second adult male that attempted to steal it. This attracted several adults, and resulted in a chase involving at least six adults. The outcome of the interaction was unknown.

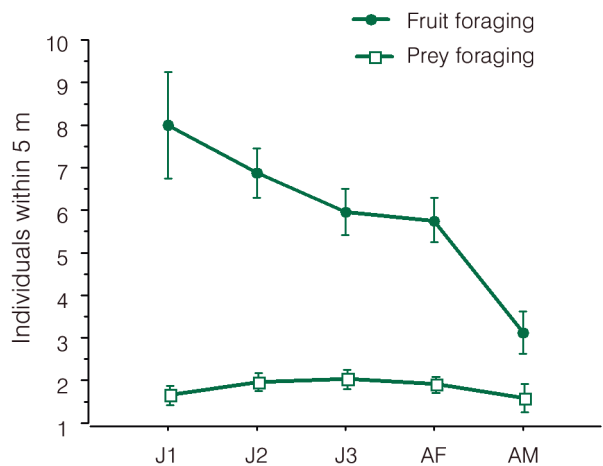


Figure 3. Average number of individuals within a 5-m radius of focal animal (mean \pm SE) for *Saimiri collinsi* age-sex classes when foraging on prey and fruit resources (Stone, 2007b).

DISCUSSION

Two frequently cited evolutionary explanations for sex differences in foraging in primates are that these are consequences of sexual dimorphism in body size and structure, or of the costs of pregnancy and lactation (Clutton-Brock 1977). In fact, sex differences can often override age differences in foraging (Agostini & Visalberghi 2005). In this study, adult females for-

aged and ate more frequently than adult males, but only during the birth and lactation season. A different strategy was found by MacCabe & Fedigan (2007) for lactating *C. capucinus*: no additional time was spent on foraging activities, but ingestion rates of prey and fruit were faster. Contrary to predictions, males and females in this study did not vary in time resting, even when

infants were present in the group. In the dry season, adult males were more efficient in foraging for prey, possibly because females were pregnant and heavier at that time. However, the amount of *A. maripa* palm fruit (a resource rich in sugar and fat) consumed did not vary between the sexes. No sex difference existed in time spent feeding on fruit versus on prey in the dry season. These results suggest that females do not necessarily forage on higher-quality items compared to males throughout the year. However, they forage on more fruits and flowers during the birth and lactation months, as well as consume a greater variety of fruit types. Such dietary differences are also present in *C. nigrurus* (Agostini & Visalberghi 2005). On the other hand, Herrera & Heymann (2004) found that female titi monkeys (*Callicebus cupreus*) increase the proportion of insects in their diet during lactation. Taken together, the data from this study suggest that females follow different foraging strategies than males when reproductive costs are highest. Thus, females behave as feeding-time maximizers, while males may devote more time to other activities, which is especially important in the mating season (Schoener 1971). During mating season, males spend less time foraging and eating (Stone 2014).

In support of the sexual dimorphism hypothesis, adult males used the ground more frequently than did females, whereas females foraged on palm foliage more often than did males (Fragaszy 1986). This suggests that body size affects the use of foraging supports. However, this explanation is unlikely, since juveniles (which are lighter than adult females) use the ground even more frequently than do adult males (Stone 2007b). A more plausible explanation is that females forage on palms because they offer greater concealment from predators, which is especially important when carrying infants. Infant mortality due to predation by raptors can be as high as 50% in squirrel monkey species (Boinski 1987).

Finally, a third factor, female dominance, might lead to sex differences in foraging in *S. collinsi*. Because direct competition over food items was generally low, it was not apparent that females won most contests. However, the marked spatial separation in the sexes seen, particularly when foraging on *A. maripa* fruit, suggests that females may have priority of access to clumped resources. Each infructescence bore several hundred to over 1,000 fruits (Silvius, 2002;

Fragoso *et al.* 2003). Consequently, a large portion of the *Saimiri* troop (40-50% of individuals) could simultaneously forage on fruits from the same tree, particularly when ripe fruit had fallen to the ground. However, age-sex classes separated their foraging in time and space despite the large number of animals that fed in a tree. Adult females (particularly those carrying infants) and juveniles arrived first at a tree on 82% of visits (Stone 2004). Adult males rarely were seen to forage with the core of the group, usually appearing in a second “wave” after the females and juveniles had left. Particularly if juveniles returned, adult males would move temporarily off the infructescence into the foliage. Quantitative results support these observations. Adult males had four fewer neighbors, on average, than other age-sex classes while foraging on palm fruits (Stone 2004). We also know that adult males spend most of their time alone (Stone 2007b, 2014).

Reproductive energetics offer the best explanation for intersexual foraging differences observed in this population of squirrel monkeys, followed by spatial structure of the groups (females in the core, males on the periphery). An interesting follow-up to this study would be to compare the foraging ecology of female squirrel monkeys across different reproductive phases in order to test for differences. This study is currently underway (Ruivo and Stone, in review). Compared to costs for males, reproduction is expensive for all female mammals, but particularly expensive for female squirrel monkeys, as infants require a high allocation of maternal resources through lactation, transport and protection from predators. Squirrel monkeys females are subject to high maternal costs associated with relatively large neonates that have 60% of adult brain mass at birth (Elias 1977; Garber & Leigh 1997). Rapid somatic and brain growth continues during the first three months of life (Kaplan 1979; Manocha 1979). By six months, squirrel monkey infants weigh approximately 50%-69% of maternal body weight (Kaplan 1979; Scollay 1980). The brains of neonates are about 61% complete at birth (Elias 1977) and post-natal brain growth in *Saimiri* infants also occurs extremely rapidly (Manocha 1979; Hartwig 1995; Garber & Leigh 1997). Body growth rates are reduced around six months of age (Garber & Leigh 1997), which corresponds to the onset of weaning in *S. collinsi* (Stone 2006). Due to the high prenatal costs

incurred by squirrel monkey females, it is perhaps surprising that more sex differences in foraging were not *also* seen during pregnancy (dry season), aside for an increase in time spent foraging. Gestation lengths in *Saimiri* (5 months; Mitchell 1990) are nearly a month longer than those of *Aotus* and are similar to those of the larger *Callicebus* and *Cebus* (Hartwig 1996). In addition, despite the production of a single infant, estimated prenatal growth rates in *Saimiri* are high compared to the twin-producing callitrichines (Ross 1991, Hartwig 1996; Garber & Leigh 1997; Leigh 2004). It is possible that the high degree of insectivory required by both males and females in the dry season overrides most sex differences during this period of low-food abundance. Lactating *C. capucinus* females (which also produce large infants) ingest more energy per hour compared to pregnant females (MacCabe & Fedigan 2007). In conclusion, the present study shows that intersex differences in foraging of squirrel monkeys are most pronounced when females are lactating. The pattern of female dominance in this particular species (*S. collinsi*), reinforces these sex differences.

BIBLIOGRAPHY

- Agostini I & E Visalberghi (2005) Social influences on the acquisition of sex-typical foraging patterns by juveniles in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus nigritus*). *American Journal of Primatology* 65: 335-351.
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Altmann J (1980) *Baboon mothers and infants*. Harvard University Press. Cambridge, MA.
- Altmann SA (1998) *Foraging for Survival*. The University of Chicago Press. Chicago. USA. 609 pp.
- Boinski S (1986) *The ecology of squirrel monkeys in Costa Rica*. Ph.D. thesis, University of Texas at Austin. 218 pp.
- Boinski S (1987) Birth synchrony in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21:393-400.
- Boinski S (1988) Sex differences in the foraging behavior of squirrel monkeys in a seasonal habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23:177-186.
- Boinski S (1999) The social organization of squirrel monkeys: implications for ecological models of social evolution. *Evolutionary Anthropology* 8:101-112.
- Clutton-Brock TH & PH Harvey (1977) Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology London* 183:1-39.
- Di Bitetti MS & CH Janson (2000) When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in neotropical primates. *American Journal of Primatology* 50:109-130.
- DuMond FA & TC Hutchison (1967) Squirrel monkey reproduction: the "fatted" male phenomenon and seasonal spermatogenesis. *Science* 58:1067-1070.
- Elias MF (1977) Relative maturity of *Cebus* and squirrel monkeys at birth and during infancy. *Developmental Psychobiology* 10:519-528.
- Fragaszy DM (1986) Time budgets and foraging behavior in wedge-capped capuchins (*Cebus olivaceus*): age and sex differences. In: Taub DM & FA King (eds). *Current Perspectives in Primate Social Dynamics*. Van Norstrand, New York. USA.
- Fragaszy DM (1990) Sex and age differences in the organization of behavior of wedge-capped capuchins, *Cebus olivaceus*. *Behavioral Ecology* 1:81-94.
- Fragoso JMV, Silvius KM & JA Correa (2003) Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84:1998-2007.
- Garber PA & SR Leigh (1997) Ontogenetic variation in small-bodied new world primates: implications for patterns of reproduction and infant care. *Folia Primatologica* 68:1-22.
- Gautier-Hion A (1980) Seasonal variation of diet related to species and sex in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Journal of Animal Ecology* 49:237-269.
- Hartwig WC (1995) Effect of life history on the squirrel monkey (*Platyrrhini, Saimiri*) cranium. *American Journal of Physical Anthropology* 97:435-449.
- Hartwig WC (1996) Perinatal life history traits in New World monkeys. *American Journal of Primatology* 40: 99-123.
- Hemingway CA (1999) Time budgets and foraging in a Malagasy primate: do sex differences reflect reproductive condition and female dominance? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45:311-322.
- Herrera E & E Heymann (2004) Does mom need more protein? Preliminary observations on differences in diet composition in a pair of red titi monkeys (*Callicebus cupreus*). *Folia Primatologica* 75: 150-153.
- Janson CH & S Boinski (1992) Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalist primates: the case of the Cebines. *American Journal of Physical Anthropology* 88:483-498.
- Kaplan JN (1979) Growth and development of infant squirrel monkeys during the first six months of life. In: Ruppenthal GC & DJ Reese (eds.) *Nursery Care of Nonhuman Primate*. Plenum Press, New York. USA. Pp. 153-164.
- Leigh SR (2004) Brain growth, life history and cognition in primate and human evolution. *American Journal of Primatology* 62:139-164.
- Manocha SL (1979) Physical growth and brain development of captive-bred male and female squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*. *Experientia* 35:96-98.
- McCabe GM & LM Fedigan (2007) Effects of reproductive status on energy intake, ingestion rates and dietary composition in female *Cebus capucinus* at Santa Rosa, Costa Rica. *International Journal of Primatology* 28:837-851.
- Mendoza SP, Lowe EK, Davidson JM & S Levine (1978) Annual cyclicity in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*): the rela-

- tionship between testosterone, fattening, and sexual behavior. *Hormones and Behavior* 11:295-303.
- Mitchell CL (1990) *The ecological basis of female dominance: a behavioral study of the squirrel monkey (Saimiri sciureus) in the wild*. Ph.D. thesis, Princeton University. USA. 270 pp.
- Peres CA (1992) Prey-capture benefits in a mixed-species group of Amazonian tamarins, *Saguinus fuscicollis* and *S. mystax*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* (31): 331-347.
- Pond CM (1977) The significance of lactation in the evolution of mammals. *Evolution* 31:177-199.
- Rose L (1994) Sex differences in diet and foraging in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology* 15:95-114.
- Ross C (1991) Life history patterns on New World monkeys. *International Journal of Primatology* 12:481-502.
- Schoener TW (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404.
- Scollay PA (1980) Cross-sectional morphometric data on a population of semifree-ranging squirrel monkeys, *Saimiri sciureus* (Iquitos). *American Journal of Physical Anthropology* 53:309-316.
- Silvius KM (2002) Spatio-temporal patterns of palm endocarp use by three forest mammals: granivory or "grubivory"? *Journal of Tropical Ecology* 18:707-723.
- Smith RJ & WL Jungers (1997) Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution* 32: 523-559.
- Stone A (2004) *Juvenile feeding ecology and life history in a neotropical primate, the squirrel monkey (Saimiri sciureus)*. Ph.D. thesis, University of Illinois at Urbana-Champaign. USA. 178 pp.
- Stone AI (2006) Foraging ontogeny is not linked to delayed maturation in squirrel monkeys. *Ethology* 112:105-115.
- Stone AI (2007a) Responses of squirrel monkeys to seasonal changes in food availability in an Eastern Amazonian rainforest. *American Journal of Primatology* 69: 142-157.
- Stone AI (2007b) Ecological risk aversion and foraging behaviors of juvenile squirrel monkeys. *Ethology* 113:782-792.
- Stone AI (2014) Is fatter sexier? Reproductive strategies in male squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*. *International Journal of Primatology* 35:628-642.
- Tarnaud L (2006) Feeding behavior of lactating brown lemur females (*Eulemur fulvus*) in Mayotte: influence of infant age and plant phenology. *American Journal of Primatology* 68:966-977.
- Terborgh J (1983) *Five New World Primates*. Princeton University Press. Princeton, USA. 260 pp.
- Vasey N (2005) Activity budgets and activity rhythms in red ruffed lemurs (*Varecia rubra*) on the Masoala Peninsula, Madagascar: seasonality and reproductive energetics. *American Journal of Primatology* 66:23-44.
- Weiner J (1989) Metabolic constraints to mammalian energy budgets. *Acta Theriologica* 34:3-35.
- Wrangham RW, Conklin NL, Etot G, Obua J, Hunt KD, Hauser MD & AP Clark (1993) The value of figs to chimpanzees. *International Journal of Primatology* 14:243-256.
- Zimblér-DeLorenzo HS & AI Stone (2011) Integration of field and captive studies for understanding the behavioral ecology of the squirrel monkey, *Saimiri* sp. *American Journal of Primatology* 73:607-622.

Proximate causes of tool use in feeding in the genus *Sapajus*

Patrícia Izar^{1*}, Briseida D. de Resende¹ and Renata G. Ferreira²

¹Department of Experimental Psychology, University of São Paulo, São Paulo, Brazil.

²Psychobiology Graduation Program, Rio Grande do Norte Federal University, Natal, Brazil.

*patrizar@usp.br

Abstract

We review cognitive, social, and ecological features of the genus *Sapajus*, which could explain variation in the occurrence of tool use within this taxon. We describe the cognitive development in a hybrid semi-free ranging population, and compare social and ecological data from seven wild populations of four species. We suggest variation in the occurrence of tool use is not due to cognitive differences among species. We could not confirm the hypothesis that group cohesion and tolerance are positively correlated to tool use, and we suggest, in capuchin monkeys, the lowest values of group cohesion and tolerance are sufficient to provide the optimal social environment for social learning. Regarding ecological features, tool use is present and more frequent in areas or contexts of higher food availability, and associates with the abundance of the embedded food items demanding the use of tools for extraction. Our results add evidence for the opportunity hypothesis for tool use.

Resumen

Causas proximales del uso de herramientas en contexto de alimentación en el género *Sapajus*

Se revisaron las características cognitivas, sociales y ecológicas del género *Sapajus*, que podrían explicar variación en la ocurrencia del uso de herramientas dentro de este taxón. Se describe el desarrollo cognitivo de una población híbrida en semilibertad y se comparan datos sociales y ecológicos en siete poblaciones silvestres de cuatro especies. Se propone que la variación en la ocurrencia del uso de herramientas no es debido a diferencias cognitivas entre especies. No se pudo confirmar la hipótesis de que la cohesión grupal y la tolerancia estuvieran positivamente correlacionadas con el uso de herramientas y se sugiere que, en monos capuchinos, los valores más bajos de cohesión grupal y tolerancia son suficientes para proporcionar un ambiente social óptimo para el aprendizaje social. En lo que a características ecológicas se refiere, el uso de herramientas está presente y con mayor frecuencia, en áreas o contextos de mayor disponibilidad de alimento y está correlacionado con la abundancia de alimentos encapsulados que requieren uso de herramientas para su extracción. Nuestros resultados añaden evidencias a favor de la hipótesis oportunista del uso de herramientas.

Key words

Palabras clave

capuchin monkeys, perception-action, socioecology

monos capuchinos, percepción-acción, socioecología

INTRODUCTION

Non-human animals use tools -“a freely manipulable external object” controlled “with the goal of (1) altering the physical properties of another object, substance, surface or medium (the target, which may be the tool user or another organism) via a dynamic mechanical interaction, or (2) mediating the flow of information between the tool user and the environment or other organisms in the environment” (St. Amant & Horton 2008)- more commonly in the contexts of feeding (preparation, extraction, capture and transport), physical maintenance, attraction of mates, defense against predators and social aggressive interactions (Bentley-Condit & Smith 2010).

Tool use has been observed in a variety of taxa, including arthropods, mollusk, fish, birds, and mammals. Among mammals, tool use seems more ubiquitous in primates, observed in a larger variety of contexts and in a larger number of genera (Bentley-Condit & Smith 2010). The most common forms in primates are those related to feeding -extraction, capture and transport-. Primates might use sticks as probing tools to fish insects inside their nests, or stone and wood as pounding tools to crack-open embedded food such as nuts or oyster (Whiten *et al.* 1999; Shumaker *et al.* 2011).

Tool use in primates seems to have evolved independently three times: in the Old World macaques clade, in the Neotropical capuchins clade and in the apes clade, following other correlates of high intelligence (Reader *et al.* 2011). Ecological and social environments, as well as cognitive abilities, have been considered as the main causes of variation in tool use both across and within primate species (van Schaik *et al.* 1999). These hypotheses are heavily biased towards data from ape populations, what makes disentangling causes and constrains for the exhibition of tool use more difficult because of phylogenetic dependence. Due to the distance from the ape clade (*ca.* 40 mya), capuchin monkeys constitute a very good model to investigate factors (ecological, social and cognitive) associated to tool use and to test evolutionary hypotheses about this behavior with increasing validity.

So far, most studies on variation in tool use by wild populations of capuchin monkeys (genus *Sapajus*) have addressed ecological hypotheses mainly on populations of the species *S. libidinosus* (Spagnoletti *et al.* 2012;

Emidio & Ferreira 2012; Lee & Moura 2015). The Neotropical genus *Sapajus* comprises 8 species which occupy a wide range of habitats across South America, and thus has been generally considered ideal to investigate factors underlying behavioral diversity in relation to different environmental contexts. Albeit, we cannot affirm whether behavioral diversity of *Sapajus* reflects heritable genetic diversification or different developmental trajectories within the norm of reaction of the same genotype (Lynch-Alfaro *et al.* 2014), we have some evidence favoring the second idea (Ottoni & Izar 2008; Ferreira *et al.* 2009; Canale *et al.* 2009; Izar *et al.* 2012).

In this chapter, we review whether cognitive, social and ecological features of the genus *Sapajus* could explain variation in the occurrence of tool use within this taxon. We first describe the cognitive development of young monkeys in a semi-free ranging population of capuchin monkeys (*Sapajus* spp.), to discuss that complex manipulative skills are built from monkeys opportunities to interact with the environment. Then, we compare data from 8 wild populations of 4 species of capuchin monkeys in Brazil (*S. libidinosus*, *S. nigritus*, *S. flavius*, and *S. xanthosternos*) (Table 1; Figure 1), to discuss models of social and ecological factors associated to the occurrence of tool use behavior. Each population was studied for at least *ca.* 400 hours, so, negative reports hardly result from lack of observation.

Cognition and ontogeny

Cognition is commonly understood as a set of mental abilities, related to learning, memory and attention. Modern approaches emphasize a non-dualistic view, which does not separate minds from bodies and shares the idea that cognition is anchored on social and ecological environment, where the organism develops. Cognition must be understood in light of the agents and the element features (body and surroundings) of the environment, thus is embodied and not restricted to brains. This approach emphasizes sensory-motor role on the development of cognition and its importance for the successful interaction of organisms with the environment (Garavito & Yañez 2011; Ballesteros-Ardila & Resende 2015). In this sense, Hutchins (2000) stated that the cognitive process is distributed among, at least: (1)

Table 1. Populations of tufted capuchin monkeys (genus *Sapajus*) included in this study.

Study site	Area/biome	Species	Tool use	Obs. hours	Ref.
Fazenda Boa Vista (FBV)	Ecotone Cerrado/Caatinga	<i>S. libidinosus</i>	Yes	> 6,000	1; 2
Parque Estadual Carlos Botelho (PECB)	Atlantic Forest (south)	<i>S. nigritus</i>	No	> 4,500	3; 4; 5
Reserva Biológica de Una (UNA)	Atlantic Forest (north)	<i>S. xanthosternus</i>	No	> 2,000	6
Morro do Boi (MB)	Mangrove	<i>S. libidinosus</i>	Yes	415	7
Mata da Divisa (MD)	Atlantic Forest (north)	<i>S. flavius</i>	No	720	8; 9
RPPN Stoessel de Brito – Jucurutu (JUC)	Open-shrub Caatinga	<i>S. flavius</i>	Yes	680	10
Parque da Bica Luis Gomes (LG)	Shrub-arboreal Caatinga	<i>S. libidinosus</i>	Yes	680	10

1 - Verderane *et al.* (2013); 2 - Mendonça-Furtado *et al.* (2014); 3 - Izar *et al.* (2012); 4 - Tokuda (2012); 5 - Dutra (2014); 6 - Suscke (2014); 7 - Cutrim (2013); 8 - Lins (2015); 9 - Lins & Ferreira (2015 a, b); 10 - Emidio & Ferreira (2012).

the group members, (2) the coordination of the organisms' internal and external structures, and (3) over time.

Aligned with this approach, Shettleworth (2010) views cognition as the mechanisms through which animals acquire, process and use environmental information, including perception, memory, learning and decision-making. Skills of animals are interpreted in the light of its ecological and evolutionary context. This is known as the “ecological approach to comparative cognition”, which is in line with the Perception-Action perspective for studying development and learning. Tool use is regarded as a continuous phenomenon throughout development, rooted in perceptual learning originated in the actions of subjects and interactions with objects and environment, not as a sudden acquired skill (Gibson & Pick 2000; Lockman 2000; Resende *et al.* 2008). In this view, cognition is considered as a flexible system, ever changing as a product of several subsystems interactions such as body, brain and world (Thelen & Smith 1994), and so the organisms get to know the world through perceiving and acting. Perception-Action approach predicts direct actions on objects precede combinatory actions between objects and surfaces. Temporal and spatial issues must be learned, and, when one has a goal, the individual has to learn how to track the consequences of its action. Therefore, the analysis of exploratory routines involving objects and considering the demands of the task is essential for studying developmental origins of tool use (Fragaszy & Cummins-Sebree 2005).

Studies with captive capuchin monkeys show no evidence they understand causality, even though they can solve the presented tasks (Visalberghi & Limongelli 1994). Nevertheless, long-term studies with a wild population of *S. libidinosus* from Fazenda Boa Vista (FBV),

Brazil, who spontaneously crack nuts, show these animals are able to identify the affordances of objects and actions used in the nut-cracking task (Visalberghi *et al.* 2009). They were born in a group where this activity was a tradition, and so they developed in an environment full of social and physical stimuli related to the cracking activity. Capuchin monkeys are naturally curious and tend to explore the elements of their surroundings extensively. Showing tool use skills is thus a consequence of this manipulative “way of life”. They are responsive to social facilitation and reinforcement. The outcomes of their trying out have an effect on their skills related to solving tasks, enhancing their dexterity through learning and it influences developmental paths of the body, the brain and the movements. This is not the case of captivity and that is why captive monkeys do not show similar performance when submitted to tool using tasks (Resende & Izar 2011).

Semi-free-ranging tufted capuchin monkeys from Tiete Ecological Park, São Paulo city, Brazil, also live in a group with tool use tradition. There, they spontaneously crack nuts of *Syagrus romanzoffiana*, which are smaller than the nuts cracked by wild monkeys in Fazenda Boa Vista. Resende *et al.* (2008) have shown effective nut-cracking behavior emerges at around three years of age. Most infants struck nuts and other objects against stones or other surfaces from six months of age. Percussive actions (holding an object and pounding it against a surface) appeared within the first year of life, but they were not sufficient to produce nut-cracking sequences: an important step for success on this task was placing the nut on the anvil surface and releasing it, so that the monkey could hit it with a stone. As soon as this action emerged, monkeys started succeeding in cracking.



Figure 1. a) Adult male of *Sapajus nigritus* in Carlos Botelho State Park, eating the meristem of palm *Euterpe edulis* (photo Luíza Gonzalez Ferreira); b) adult male of *S. libidinosus* cracking nuts with hammer stone on a wood anvil in Fazenda Boa Vista, observed by a juvenile male (photo Marino Júnior Fonseca de Oliveira); c) adult male of *S. libidinosus* cracking animal prey with wood hammer in Morro do Boi (photo Fernanda Cutrim); d) juvenile male of *S. xanthosternus* in Una Biological Reserve (photo Irene Delval); e) juvenile male *Sapajus* spp. manipulating a hammer stone near an anvil in Tietê Ecological Park (photo Tatiane Valença); f) subadult *S. flavius* in Mata da Divisa (photo Poliana Lins).

According to Perception-Action, using an object as a tool requires producing and managing spatial relations between objects and other objects/surfaces (perceptual, attention and motor challenges), and exploratory activity generates opportunities for learning about the affordances of actions, objects, surfaces and spatial relations.

Therefore, single actions on single objects must precede sequential actions on more than one object, and direct actions on objects and surfaces precede actions combining an object/surfaces. Resende *et al.* (2008) tested these predictions in another longitudinal study on the same group of Tietê Ecological Park, including 9 immature

monkeys infants (divided in Infants 1 and Infants 2) and juveniles (up to 30 months and named as Juveniles 1). Frequencies of manipulation of one object, two objects including “pounding without nuts” and “manipulation of nut and anvil stone” were compared, showing manipulation of one object preceded the manipulation of two objects: Infants 1 manipulated only one item, Infants 2 started manipulating two objects (10 % of object manipulation), and Juveniles 1 performed a high frequency of manipulation of two objects simultaneously (65 % of object manipulation). Besides, they show that Infants 1 did not manipulate nuts and anvils simultaneously, but Infants 2 did. However, only Juveniles 1 coordinated the manipulation of nut hammer and anvils. As Infants 1 did not manipulate more than one object at a time, they did not show either relevant (hit the hammer against the anvil without the nut on the anvil) or irrelevant actions for nut-cracking (touch, roll, push, pull, turn or throw items at the nut-cracking site). Infants 2 only showed irrelevant actions and Juveniles 1 showed relevant and irrelevant actions.

More recently, Resende *et al.* (2014) analyzing cracking episodes from the same semi-free-ranging monkeys of Tietê Ecological Park, of different ages, found the variability of actions related to cracking declined along development. Inept movements were more frequent in juveniles, who showed improvement on efficient striking, as they got older: the most effective behavioral sequence for cracking was more frequently performed by the most experienced monkeys.

These studies show that the possibility of manipulating elements that are essential for a task, together with an eagerness to do so, are conditions which allow the affordance of tool use learning. More importantly, the proficient capuchin monkeys change the environment in a way that facilitates the transmission of the tradition.

Our results on tool use development in a non-autochthonous hybrid population suggest the variation in the occurrence among wild populations is not due to cognitive differences between species, but rather to niche construction (Hoppitt & Laland 2008). Hence, social and ecological contexts are other necessary aspects of it.

Sociality

Theoretically, features of social systems can be related to variation in the occurrence of tool use. If tool

Table 2. Features of social organization of five populations of capuchin monkeys that vary in the occurrence of tool use.

Species/area	Group size (N)	Cohesion
<i>S. libidinosus</i> / FBV *	8-23 (2)	cohesive groups
<i>S. nigritus</i> / PECB	4-20 (5)	fission-fusion
<i>S. xanthosternos</i> / UNA	32-39 (1)	cohesive group
<i>S. libidinosus</i> / MB *	31 (1)	cohesive group
<i>S. flavius</i> / MD	80 (1)	cohesive group

(*Indicates tool use; N = number of studied groups). For references on each population, see Table 1.

use depends on socially biased learning, a supportive social context for learning is provided by a cohesive, tolerant group (Coussi-Korbel & Fragaszy 1995). Studies of great apes indicate a supportive social context aids individual acquisition of tool-using skills (Boesch & Boesch 2000; van Schaik & Pradhan 2003). In orangutans, there is some evidence about the size of the tool repertoire and the frequency of tool use are positively related to social cohesion, group size and tolerance (Fox *et al.* 2004). In the light of this idea, we compared data on social organization (group size and cohesion) and social relationships, especially tolerance measured as co-feeding (*cf.* Verderane *et al.* 2013) among five of the studied populations (Table 1; Table 2). We expected to find more tolerance and group cohesion in the tool using than in the non-tool using populations.

Regarding social organization (*cf.* Kapeller & van Schaik 2002), we found no relation between group size and/or group cohesion and tool use (Table 2). The smallest group sizes were found in one tool using (Fazenda Boa Vista, FBV) and in one non-tool using (Parque Estadual Carlos Botelho, PECB) population. The only population that presented less cohesive groups did not use tools (PECB). However, there were non-tool using populations (Reserva Biológica de Una, UNA and Mata da Divisa, MD), where groups were large and cohesive (Table 2).

Regarding social relationships, aggressive competition for food, measured as all occurrences (Altmann 1974) of within group agonistic conflict in usurpable (*cf.* Isbell *et al.* 1998) food sources, did not co-vary with occurrence of tool use. Two non-tool using populations presented both the lowest and the highest frequencies of within group contest competition for food, PECB: 0.08 events/group/hour (Izar *et al.* 2012); MD: 2.5 events/

group/hour (Lins 2015). Furthermore, the two tool using populations were the second, MB: 1.5 events/group/hour (Cutrim 2013) and third, FBV: 0.35 events/group/hour (Verderane *et al.* 2013), more aggressive populations when competing for food. Dominance hierarchies were more relaxed and tolerant in two non-tool using populations (PECB and UNA) than in one tool using population (FBV) (Izar *et al.* 2012; Suscke 2014).

In FBV, disputes over tool sites occurred above the expected by the time animals spent in each kind of clumped food source (tool sites, palm trees and other fruit trees), indicating tool sites increase contest competition for food within group (Verderane *et al.* 2013). Accordingly, in Morro do Boi (MB), the other tool using population, contest competition occurred in a frequency much higher than expected, since tufted capuchin monkeys there fed mainly on a highly abundant evenly distributed food propagules of *Rhizophora mangle* and *Avicennia germinans* (Cutrim 2013). In MB, contest competition in tool sites accounted for only 5.1 % of 892 agonistic events observed; but 80 % of observed tool use episodes (N=46) elicited contest competition (Cutrim 2013). This could indicate disputes over tool sites do increase contest competition for food within group among capuchin monkeys.

Finally, using feeding at the same time in the same food source as a measure of tolerance, within the tool using population of FBV, Verderane *et al.* (2013) found that females are less tolerant towards each other when feeding in tool sites than when feeding in other clumped food sources (palm trees and other fruit trees). Excluding tool sites, simple ratio association indexes, a measure ranging from 0 to 1 (Cairns & Schwager 1987), of females in fruit trees in FBV, range: 0.10-0.44 (Verderane *et al.* 2013), are higher than association indexes of females in fruit trees in UNA, range: 0.04-0.10, (Suscke 2014). Therefore, when using tools, females in FBV are less tolerant of the presence of others.

Here we compared co-feeding simple ratio association indexes among all group members of the two studied groups in FBV, and we also found lower tolerance in tool sites than in other food sources (Group ZA: association index in palm trees = 0.26 ± 0.14 ; in fruit trees = 0.21 ± 0.10 ; in tool sites = 0.07 ± 0.07 . Group CH: association index in palm trees = 0.16 ± 0.14 ; in fruit trees = 0.13 ± 0.08 ; in tool sites = 0.07 ± 0.08).

In summary, in relation to social features, our review does not show evidence to support the prediction

that capuchin monkeys in tool using populations are more tolerant, or form larger and more cohesive groups than capuchins in non-tool using populations. These results contrast to what has been shown for orangutans (Fox *et al.* 2004). We suggest that in capuchin monkeys the lowest values of group cohesion and tolerance (measured as co-feeding) are sufficient to provide the optimal social environment for social learning, contrary to the almost solitary orangutans.

Ecology

Attempts to explain which ecological context could favor the adaptations for tool use in primates can be summarized as two main hypotheses. More traditionally, feeding tools have been considered a strategy for extracting embedded foods in conditions of fruit scarcity (Moura & Lee 2004). Tools would be a feeding adaptation related to the necessity of finding alternative foods. Later, the idea that tool use is in fact associated to abundance of foods demanding extractive techniques, as well as to opportunities (such as degree of terrestriality) to find and manipulate tool materials near these foods has grown (Visalberghi *et al.* 2005). This is called the opportunity hypothesis (Fox *et al.* 2004; Spagnoletti *et al.* 2012; Koops *et al.* 2014), which aims at explaining both the appearance during evolution as the current maintenance of tool use (Daly & Wilson 1999; Smith 2000; Laland & Brown 2011), and stem from behavioral ecology in the sense that both are concerned with costs-benefits analyses of tool using. While necessity hypothesis stresses tool use would buffer capuchin monkeys from caloric bottlenecks (predictable or unpredictable), opportunity hypothesis argues that tool use would spread in a population as long as animals have the opportunity to interact with tools, seeds and skilled tool users. These are not necessarily mutually exclusive forces, but they offer different predictions regarding ecological and social dynamics.

In the simplest logical form, we predicted if tool use is found in areas of low or unpredictable food abundance and/or if it relates to activity budget and social indices of low food availability (such as increased travel and decreased resting time, increased interbirth interval) then this would offer support to the hypothesis that tool use is an adaptation to deal with food shortage periods. No correlation between tool use and ecological or behavioral indices indicating food shortage, accompa-

nied by ecological and social opportunities, would offer support to the opportunity hypothesis.

Therefore, to address the question about what ecological conditions favor -at the proximate level- tool use in the genus *Sapajus*, here we analyze variation in tool use across populations. We first compare data on fruit availability (the preferred food item to most populations of capuchin monkeys, Fragaszy *et al.* 2004), and its behavioral correlates, from the seven studied populations of *Sapajus*.

In FBV, PECB, UNA and MD, fruit availability was estimated on the same basis: fruit biomass collected periodically on fruit traps distributed across the habitat of the studied capuchin monkeys (Izar *et al.* 2012; Lins 2015). We also compared primate behavioral correlates of fruit availability: activity budget, diet composition and ranging area (Kamilar & Cooper 2013), among the different populations. In all studied areas, data on activity budget and diet were collected following the same protocols, through scan sampling (Altmann 1974). In addition, when data were available, we also compared the interval between surviving offspring in each population, because reproductive success of females is limited by their access to food (Borries *et al.* 2008).

We have found fruit availability is higher in the habitat where capuchin monkeys use tools in feeding than in areas where tool use has never been observed in spite of long-term studies (Table 3). Curiously, we have found the populations living in the Atlantic Forest face lower fruit availability than the population living in the semi-arid ecotone between Cerrado and Caatinga. One could argue that albeit overall fruit availability in UNA and MD is low, capuchin monkeys rely on abundant and predictable anthropic plantations (Suscke 2014; Lins & Ferreira 2015b). However, in PECB anthropic influence is minimal and monkeys rely only on naturally available food sources. In sum, results from our comparison contradict the idea that the necessity hypothesis (Moura & Lee 2004) is sufficient to explain why tool use in *Sapajus* has been observed only in populations living in the xerophytic Caatinga and Cerrado biomes (Ottoni & Izar 2008). One possible correlate of tool use that explains its more common occurrence in open shrub habitats than in forests is the variation in

Table 3. Fruit availability for four populations of capuchin monkeys that vary in the occurrence of tool use.

Species/area	Annual fruit biomass (kg/ha)	Mean monthly fruit biomass (kg/ha)
<i>S. libidinosus</i> / FBV *	3818 ± 1079 (4 years) **	314 ± 296
<i>S. nigritus</i> / PECB	2682 ± 949 (4 years)	235 ± 162
<i>S. xanthosternos</i> / UNA	1596 ± 254 (2 years)	122.91 ± 53.17
<i>S. flavius</i> / MD	861 (1 year)	78.36 ± 42.94

(* Indicates tool use; ** values do not include palm nuts). For references on each population, see Table 1.

degree of terrestriality of capuchin monkeys (Visalberghi *et al.* 2005; Koops *et al.* 2014).

Considering activity budgets, the comparison among populations using tools versus those that do not use them has not revealed a clear pattern consistent with predictions that tool using populations face lower or higher food availability than the populations that do not use tools. The the first one travel less than the second one. The tool using population of *S. libidinosus* in FBV rests more than the tool using *S. libidinosus* in MB, also more than the non-tool using populations of *S. nigritus* in PECB and of *S. flavius* in MD, but less than the non-tool using *S. xanthosternos* in UNA (Table 4).

Besides, home range, after controlling for group size, is larger in two of the non-tool using populations (PECB: 450 ha/38 ha per group member; UNA: 750 ha/23 ha per group member) than in one tool using population (FBV: 250 ha/17 ha per group member) (Izar *et al.* 2012; Suscke 2014). This is consistent with the idea that capuchin monkeys in FBV find higher fruit availability than in PECB and UNA. Finally, the observed interval between surviving offspring of females in FBV, 22.2 ± 1.48, N= 4 females (Izar *et al.* 2012); in PECB, 30.22 ± 6.43, N=10 females (Izar *et al.* 2012); and in UNA, 27.2, N=9 females (Suscke

Table 4. Activity budget (% of scan samples) of five populations of capuchin monkeys that vary in the occurrence of tool use.

Species/area	Foraging %	Traveling %	Resting %	Other %
<i>S. libidinosus</i> / FBV *	46 ± 5	24 ± 3	8 ± 4	4 ± 1
<i>S. nigritus</i> / PECB	56 ± 8	29 ± 5	5 ± 3	2 ± 2
<i>S. xanthosternos</i> / UNA	38 ± 7	39 ± 4	11 ± 2	11 ± 2
<i>S. libidinosus</i> / MB *	74 ± 4	14 ± 5	4 ± 3	7 ± 3
<i>S. flavius</i> / MD	34 ± 8	25 ± 7	2 ± 0.5	17 ± 4.3

(* Indicates tool use). For references on each population, see Table 1.

2014) follows the same direction, with females in the tool using population showing the lowest interval. Moreover, the reported cases of interspecific adoption (Izar *et al.* 2006) and successful rearing of twins (Fragaszy *et al.* 2016) in FBV are also consistent with high food availability for females.

Variation within populations

In FBV, Spagnoletti *et al.* (2012) tested predictions from the opportunity and the necessity hypotheses by comparing the frequency of tool use between two groups, one slightly provisioned (30 out of 75 days of observation), and between the dry and rainy seasons. The authors expected tool use would be more frequently observed in the non-provisioned group and during the dry season if monkeys used tools to complement their diet when facing lower food availability. The only correlate of tool use in FBV was the availability of palm nuts of the most abundant palm species in the habitat, favoring the opportunity hypothesis. Moreover, time spent using tools to crack-open palm nuts was very low in both groups and in both seasons, occupying less than 3 % of their activity budget (Verderane 2010).

In another study, where measurement of fruit availability was not possible, Emidio & Ferreira (2012) used other proxies, such as the area over which active tool use sites spread in different seasons. In two sampled localities within the biome Caatinga (RPPN Stoessel de Brito – Jucurutu, JUC and Parque da Bica Luis Gomes, LG) (Table 1), the area encompassing ac-

tive tool sites did not vary between dry and wet seasons in the richer area. In the drier habitat (the open shrub Caatinga, JUC), the number of active tool use sites was higher during the dry season, a pattern that could be supportive of the necessity or energetic bottleneck hypothesis. However, Emidio & Ferreira (2012) found the energetic net pay-off of tool use in the open-shrub Caatinga is very low: the amount of *Manihot* sp. seeds consumed by the entire studied group over a month offered calories enough to maintain a single individual for less than three days. This finding suggests monkeys do not increase tool use during the dry season due to energetic constraints. Rather, the area with the highest number of active tool sites had also more *Manihot* trees producing seeds. Moreover, Caatinga presents deciduous vegetation and during the dry season monkeys go to the ground for periods of more exposure to aerial predators and insolation. These results are also more consistent with the opportunity hypothesis.

In summary, regarding ecological causes of tool use in *Sapajus*, the general picture emerging from our review on variation within and across populations in relation to food availability is that tool use is present and more frequent in areas or contexts of higher food availability, and correlates with the abundance of the embedded food items which demand the use of tools for extraction. Both conclusions are consonant with the hypothesis that the ecological causes of tool use in capuchin monkeys do not relate to the necessity of finding food in contexts of scarcity, but to the opportunity to crack-open encased foods.

CONCLUSION

In this chapter, we analyzed proximate factors which could account for customary tool use by populations of tufted capuchin monkeys. Studying a hybrid non-autochthonous semi-free population of capuchins, we have shown that from infancy these primates exhibit manipulative and combinatorial use of objects found in the environment allowing the development of tool use. Simple trial-and-error learning mechanisms and living within a tool using social milieu are necessary for the emergence of tool use. However, the question remains: are these learning processes more likely to occur when monkeys need to access foods which require processing with tools or when they have the opportunity to process foods with tools?

Our analysis was guided by the two main hypotheses concerning variation of tool use among populations and species of primates: the necessity (or energetic bottleneck) hypothesis and the opportunity hypothesis. The first one is strictly ecological and postulates tool use in primates arise as a buffer against environmental caloric bottlenecks (predictable or unpredictable). Thus, necessity of food is a cause for tool use. The second one is more comprehensive as it predicts tool use in primates emerges whenever ecological and social environments offer conditions for individual discovery and for social transmission.

When comparing wild populations of different species living in different biomes, from the open xero-

phytic Caatinga to the evergreen tropical Atlantic Forest, we confirmed some previous analysis based on variation in tool use within populations (Spagnoletti *et al.* 2012). We found no support to the necessity hypothesis. We found populations using tools in areas where food availability is much higher than in areas inhabited by non-tool using populations of capuchin monkeys. Hence, capuchin monkeys do not appear to use tools as a solution to find alternative foods when facing low fruit availability. Our comparison also confirms previous findings about tool use occurs in populations of capuchin monkeys that inhabit more xerophytic environments and not in forests (Ottoni & Izar 2008). This is probably related to differences in the degree of ground use, and thus opportunities to manipulate potential tools and encased foods (Visalberghi *et al.* 2005; Koops *et al.* 2014), rather than to differences in food availability. Therefore, our comparison favors the opportunity hypothesis regarding ecological causes of tool use.

We found no support for the opportunity hypothesis regarding social factors related to variation among populations of capuchin monkeys. Our comparison did not confirm the expected correlation between variation in the occurrence of tool use and variation in group cohesion and intra-group tolerance (van Schaik *et al.* 1999). It stands out that in tool using populations tool sites are the food sources that elicit most aggression related to direct competition. This is somewhat contradictory with the idea that if watching others activities is important for social learning, than traditions are related to social tolerance, creating opportunities for the observation of feeding techniques (Coussi-Korbel & Fragaszy 1995). As we pointed out, even the lowest values of cohesion and tolerance of groups of capuchin monkeys might provide the optimal social environment for social learning, which also occurs indirectly. The artifacts of the activity of one individual in a tool site, such as food leftovers and the tools, might favor the activity of a second one (Fragaszy *et al.* 2013).

In summary, our analyses indicate capuchins present the cognitive potentialities for developing tool use since early infancy; which is not correlated to impoverished or unpredictable environments, suggesting it is a type of extractive foraging exhibited by capuchin monkeys depending on different opportunities; and social causes and consequences of tool use in this tolerant clade may follow different rules from that of less tolerant or solitary Old World primates.

BIBLIOGRAPHY

- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 48:227-267.
- Ballestero-Ardila A & BD Resende (2015) *Mente e Cognição: um convite ao ceticismo e admiração*. In: Resende B, Lima-Hernandes MC, Paula FC, Módolo M & S Caetano (eds.). *Linguagem e Cognição*. Pensa Multimídia. Lecce, Italia. Pp. 41-64.
- Bentley-Condit VC & EO Smith (2010) Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour* 147:185-221.
- Boesch C & H Boesch-Acherermann (2000) *The Chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural Ecology and Evolution*. Oxford University Press. Oxford, England. 316 pp.
- Borries C, Larney E, Lu A, Ossi K & A Koenig (2008) Costs of group size: lower developmental and reproductive rates in larger groups of leaf monkeys. *Behavioral Ecology* 19:1186-1191.
- Cairns SJ & SJ Schwager (1987) A comparison of association indices. *Animal Behaviour* 35:1454-1469.
- Canale GR, Guidorizzi CE, Kierulff MCM & CAFR Gatto (2009) First record of tool use by wild populations of the yellow-breasted capuchin monkey (*Cebus xanthosternus*) and new records for the bearded capuchin (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Primatology* 71:366-372.
- Coussi-Korbel S & D Fragaszy (1995) On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour* 50:1441-1453.
- Cutrim FHR (2013) *Padrão comportamental e uso de ferramentas em macacos-prego (Sapajus libidinosus) residentes em manguezal*. Doctoral thesis. Universidade de São Paulo. São Paulo, Brazil. 114 pp.
- Daly M & MI Wilson (1999) Human evolutionary psychology and animal behavior. *Animal Behaviour* 57:509-519.
- Emidio R & R Ferreira (2012) Energetic payoff of tool use for capuchin monkeys in the caatinga: variation by season and habitat type. *American Journal of Primatology* 74:332-343.
- Ferreira RG, Jerusalinsky L, Silva TCF, Souza Fialho M, Araújo Roque A, Fernandes A & F Arruda (2009) On the occurrence of *Cebus flavius* (Schreber 1774) in the Caatinga, and the use of semi-arid environments by *Cebus* species in the Brazilian state of Rio Grande do Norte. *Primates* 50:357-362.
- Fox EA, van Schaik CP, Sitompul A & DN Wright (2004) Intra- and interpopulational differences in orangutan (*Pongo pygmaeus*) activity and diet: implications for the invention of tool use. *American Journal of Physical Anthropology* 125:162-174.
- Fragaszy DM & S Cummins-Sebree (2005) Relational spatial reasoning by a nonhuman: The example of capuchin monkeys. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews* 4:282-306.
- Fragaszy DM, Visalberghi E & L Fedigan (2004) *The Complete Capuchin*. Cambridge University Press. Cambridge, England. 339 pp.
- Fragaszy D, Biro D, Eshchar Y, Humle T, Izar P, Resende BD & E Visalberghi (2013) The fourth dimension of tool use: tem-

- porally enduring artefacts aid primates learning to use tools. *Philosophical Transactions - Royal Society B* 368:20120410-20120410.
- Fragaszy DM, Izar P, Liu Q, Eshchar Y, Young LA & Visalberghi E (2016) Body mass in wild bearded capuchins (*Sapajus libidinosus*): Ontogeny and sexual dimorphism. *American Journal of Primatology* 4(78):473-484.
- Garavito M & J Yáñez (2011) Las críticas al concepto de representación y las nuevas posibilidades de la ciencia cognitiva desde las perspectivas de cognición situada y corporeada. In: Yáñez J & A Perdomo (eds.). *Cognición Corporizada y Embodiment*. Corporación Universitaria Minuto de Dios. Bogotá, Colombia. Pp. 119-192.
- Gibson E & A Pick (2000) *An Ecological Approach to Perceptual Learning and Development*. Oxford University Press. Oxford, England. 248 pp.
- Hoppitt W & KN Laland (2008) Social processes influencing learning in animals: a review of the evidence. *Advances in the Study of Behavior* 38:105-165.
- Hutchins E (2000) Distributed cognition. *Internacional Encyclopedia of the Social and Behavioral Sciences*. http://hip.cntb.webfactional.com/hipsites/uploads/2014/07/Hutchins_DistributedCognition.pdf (Accessed 15-X-2015).
- Ishell LA, Pruett JD & TP Young (1998) Movements of vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) as estimators of food resource size, density, and distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42:123-133.
- Izar P, Verderane MP, Visalberghi E, Ottoni EB, Gomes De Oliveira M, Shirley J & D Fragaszy (2006) Cross-genus adoption of a marmoset (*Callithrix jacchus*) by wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*): Case report. *American Journal of Primatology* 68:692-700.
- Izar P, Verderane MP, Peternelli-Dos-Santos L, Mendonça-Furtado O, Presotto A, Tokuda M, Visalbergui E & D Fragaszy (2012) Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology* 74:315-331.
- Kamilar JM & N Cooper (2013) Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Philosophical Transactions of Royal Society B* 368:20120341.
- Kappeler PM & CP van Schaik (2002) Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology* 23:707-740.
- Koops K, Visalberghi E & CP van Schaik (2014) The ecology of primate material culture. *Biology Letters* 10:20140508.
- Laland KN & GR Brown (2011) *Sense and Nonsense. Evolutionary Perspectives on Human Behaviour*. Oxford University Press. Oxford, England. 270 pp.
- Lee PC & AC Moura (2015) Necessity, Unpredictability and Opportunity: An Exploration of Ecological and Social Drivers of Behavioral Innovation. In: Kaufman AB & JC Kaufman (eds.). *Animal Creativity and Innovation*. Academic Press. Amsterdam, Netherlands. Pp. 317-330.
- Lins P (2015) Preferência e competição alimentar em um grupo de *Sapajus flavius* em fragmento de Mata Atlântica em Caaporã-Goiana – Paraíba – Brasil. Master dissertation. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal, Brasil. 82 pp.
- Lins P & RG Ferreira (2015a) Feeding Competition in a Semi-Free-Ranging Group of Blond Capuchin Monkeys, *Sapajus flavius*. *Folia Primatologica* 86:238.
- Lins P & RG Ferreira (2015b) Sugarcane as Staple Fallback Food for Blond Capuchin Monkeys, *Sapajus flavius*. *Folia Primatologica* 86:237.
- Lockman J (2000) A perception-action perspective on tool use development. *Child Development* 71:137-44.
- Lynch Alfaro JW, Izar P & RG Ferreira (2014) Capuchin monkey research priorities and urgent issues. *American Journal of Primatology* 76:705-720.
- Mendonça-Furtado O, Edaes M, Palme R, Rodrigues A, Siqueira J & P Izar (2014) Does hierarchy stability influence testosterone and cortisol levels of bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) adult males? A comparison between two wild groups. *Behavioural Processes* 109:79-88.
- Moura ADA & PC Lee (2004) Capuchin stone tool use in Caatinga dry forest. *Science*, 306:1909-1909.
- Ottoni EB & P Izar (2008) Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evolutionary Anthropology* 17:171-178.
- Reader SM, Hager Y & Laland KN (2011) The evolution of primate general and cultural intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366(1567):1017-1027.
- Resende BD & P Izar (2011) *Cognição Animal*. In: Yamamoto ME & GL Volpato (eds.). *Comportamento Animal*. EDUFERN. Natal, Brasil. Pp. 159-174.
- Resende BD, Ottoni EB & DM Fragaszy (2008) Ontogeny of manipulative behavior and nut-cracking in young capuchin monkeys (*Cebus apella* spp.): A perception-action perspective. *Developmental Science* 11:812-24.
- Resende BD, Nagy MBR, Lacerda FN, Pagnotta M & C Savalli (2014) Tufted capuchin monkeys (*Sapajus* sp.) learning how to crack nuts: Does variability decline throughout development? *Behavioural Processes* 109:89-94.
- Shettleworth SJ (2010) *Cognition, Evolution and Behavior*. Oxford University Press. New York, USA. 715 pp.
- Shumaker RW, Walkup KR & BB Beck (2011) *Animal Tool Behavior: The Use and Manufacture of Tools by Animals*. The John Hopkins University Press. Baltimore, USA. 304 pp.
- Smith EA (2000) Three styles in the evolutionary analysis of human behavior. In: Cronk L, Chagnon N & W Irons (eds.). *Adaptation and Human Behavior: An Anthropological Perspective*. Aldine Transaction. Hawthorne, USA. Pp. 27-46.
- Spagnoletti N, Visalberghi E, Verderane MP, Ottoni EB, Izar P & D Fragaszy (2012) Stone tool use in wild bearded capuchin monkeys, *Cebus libidinosus*. Is it a strategy to overcome food scarcity? *Animal Behaviour* 83:1285-1294.
- St. Amant R & T Horton (2008) Revisiting the definition of animal tool use. *Animal Behaviour* 75:1199-1208.

- Suscke P (2014) Socioecologia de *Sapajus xanthosternos* na Reserva Biológica de Una, sul da Bahia. Doctoral thesis. Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil. 197 pp.
- Thelen E & LB Smith (1994) A Dynamic Systems Approach to the Development of Perception and Action. MIT Press. Massachusetts, USA. 408 pp.
- Tokuda M (2012) Dispersão e estrutura social de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo. Doctoral thesis. Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil. 123 pp.
- van Schaik CP & GR Pradhan (2003) A model for tool-use traditions in primates: implications for the coevolution of culture and cognition. *Journal of Human Evolution* 44:645-664.
- van Schaik CP, Deaner RO & MY Merrill (1999) The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture. *Journal of Human Evolution* 36:719-741.
- Verderane MP (2010) Socioecologia de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) em área de ecótono cerrado/caatinga. Doctoral Thesis. Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil. 215 pp.
- Verderane MP, Izar P, Visalberghi E & DM Fragaszy (2013) Socioecology of wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*): An analysis of social relationships among female primates that use tools in feeding. *Behaviour* 150:659-689.
- Visalberghi E & L Limongelli (1994) Acting and understanding: tool use revisited through the minds of capuchin monkeys. In: Russon A, Bard KA & ST Parker (eds.). *Reaching in Thought. The Minds of the Great Apes*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 57-79.
- Visalberghi E, Fragaszy D, Izar P & EB Ottoni (2005) Terrestriality and tool use. *Science* 308:951.
- Visalberghi E, Addressi E, Truppa V, Spagnoletti N, Ottoni EB, Izar P & DM Fragaszy (2009) Selection of effective stone tools by wild bearded capuchin monkeys. *Current Biology* 19:213-217.
- Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW & Boesch C (1999) Cultures in chimpanzees. *Nature* 399:682e685.

Comportamento alimentar do *Callithrix jacchus* (Linnaeus, [1758]) (Primates: Callitrichidae) em um fragmento de Floresta Atlântica no nordeste, Brasil

Gustavo André Fernandes Silveira¹ e Carla Soraia Soares de Castro*²

¹Centro de Biociências, Bacharelado em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Avenida Senador Salgado Filho, s/n - Lagoa Nova. CEP: 59078-900. Natal/RN/Brasil.

²Centro de Ciências Aplicadas e Educação, Departamento de Engenharia e Meio Ambiente, Universidade Federal da Paraíba, Campus IV. Avenida Santa Elizabeth, 160, CEP: 580270-000. Rio Tinto/PB/Brasil.

*csscastro9@gmail.com

Resumo

Callithrix jacchus consome grandes quantidades de exsudatos, mas também consome frutos, insetos e invertebrados em menores quantidades. Esta espécie habita a Floresta Atlântica e a Caatinga, que têm variações temporais próprias nos recursos alimentares. Para entender como as variações sazonais nas fontes de alimentos influenciam o comportamento alimentar desta espécie, nós monitoramos dois grupos (de 2007 a 2010) em um fragmento de Floresta Atlântica. Nós obtivemos 10.115 registros nos quais 9,4% de comportamento alimentar. Houve diferença significativa na dieta durante o estudo. O exsudato-goma representou 79,2%; os frutos 14,2%, os invertebrados 5,8% e vertebrados 0,7%. Não houve diferença significativa entre as estações seca e chuvosa. Os frutos estiveram disponíveis o ano inteiro. Os invertebrados consumidos foram das ordens Orthoptera e Lepidoptera. Mesmo estando outros itens alimentares disponíveis, os saguis apresentaram consumo elevado de exsudatos, reforçando a importância deste item. Este aspecto é chave para o entendimento da presença do *C. jacchus* em diferentes ambientes como Floresta Atlântica e Caatinga.

Abstract

Feeding behavior of *Callithrix jacchus* (Linnaeus, [1758]) (Primates: Callitrichidae) in a fragment of the Atlantic forest in Northeastern Brazil

Callithrix jacchus consumes large amounts of exudates as well as fruits, vertebrates, and invertebrates in lesser amounts. This primate species inhabits Atlantic Forest and 'Caatinga' which have temporal variations in food sources. To understand how seasonal changes in food resources influence feeding behavior, we monitored two marmoset's groups (from 2007 to 2010) in a fragment of Atlantic forest. We collected 10,115 records; 9.4% were devoted to feeding behavior records. There was significant variation in the diet during the study period. Exudates represented 79.2%, fruit 14.2%, invertebrates 5.8%, and vertebrates 0.7%. On the other hand, there was no significant difference in items consumption between dry and wet seasons. Fruits were avail-

Palavras-chave Key words

Dieta; fenologia, sagui, variações sazonais.
Diet, marmoset, phenology, seasonal variations.

able throughout the year. Consumed invertebrates were the order Orthoptera and Lepidoptera. Even with other available resources, marmosets showed a higher consumption of exudates, reinforcing the importance of this item. This aspect is the key for understanding the presence of *C. jacchus* in environments such as the Atlantic Forest and 'Caatinga'.

INTRODUÇÃO

O sagui (*Callithrix jacchus*) é um primata adaptado à vida em fragmentos de florestas, bem como em ambientes submetidos à pressão antrópica. Pode ser encontrado nos mais diversos ecossistemas desde remanescentes de Floresta Atlântica, que estão sendo substituídos por monoculturas e pastagens, até a Caatinga nordestina (Stevenson & Rylands 1988). Tal primata se alimenta de frutos, exsudados vegetais, invertebrados e de pequenos vertebrados. Inclui em sua dieta quantidades consideráveis de exsudados vegetais, como a goma, sendo considerado altamente exsudatívoro (Stevenson & Rylands 1988; Rylands & Faria 1993). A exploração de exsudatos vegetais é possível devido às adaptações morfológicas, como incisivos inferiores relativamente longos para raspar e escarificar troncos de árvores e consumir a goma exsudada, bem como adaptações fisiológicas que permitem digerir esse item alimentar (Rylands & Faria 1993).

A Floresta Atlântica brasileira abriga várias espécies de callithriquídeos (Rylands *et al.* 1996). Esses primatas desempenham um papel fundamental no funcionamento deste Bioma, uma vez que são importantes dispersores de sementes (Chapman 1989; Castro *et al.* 2014). Contudo, algumas espécies de primatas estão ameaçadas devido à fragmentação e a perda de habitat. Itens alimentares chaves, como espécies de plantas que fornecem exsudatos vegetais, estão desaparecendo (Martins & Setz 2000).

Ademais, as espécies de primatas respondem a variação nos recursos alimentares alterando os seus padrões de alimentação. *Callithrix aurita*, em remanescente de Floresta Atlântica, apresentou um padrão sazonal no consumo de frutos, sendo inversamente relacionado com o consumo de exsudatos, mas o padrão de consumo de presas não apresentou variações (Martins & Setz 2000). Para o *Callithrix geoffroyi*, foi encontrada correlação positiva no consumo de exsudatos nos meses secos com um decréscimo nos meses chuvosos, sendo que os consumos de frutos e de invertebrados não apresentaram correla-

ção com a sazonalidade (Passamani & Rylands 2000). Já *Callithrix penicillata* consumiu frutos apenas quando estavam disponíveis e estes foram mais consumidos durante a estação chuvosa. Os invertebrados foram consumidos ocasionalmente em ambas as estações (David 2006). Um estudo mostrou que *Callithrix jacchus* reduziu o consumo de exsudatos frente ao aumento na disponibilidade de frutos (Castro & Araújo 2007).

Nesse contexto, estudos em fragmentos de Floresta Atlântica têm um papel fundamental tanto na conservação desses primatas como na diversidade vegetal e animal associada. No Rio Grande do Norte, a Floresta Atlântica está restrita a uma pequena faixa no litoral leste do Estado, associada às matas de dunas e restingas. Dentre os remanescentes presentes no Estado, destaca-se o Parque Estadual Dunas do Natal, Unidade de Conservação Estadual de Proteção Integral, localizada em área urbana, na cidade do Natal. Tal Unidade de Conservação abriga um remanescente de Floresta Atlântica sobre dunas e serve de reserva e proteção do aquífero; sua vegetação evita a erosão eólica e pluvial da duna, impedindo que a areia se desloque em direção ao entorno, bem como apresenta fauna e flora diversificadas com algumas espécies endêmicas (IDEMA 1989).

Desde 2007, dados ecológicos e comportamentais de grupos de *C. jacchus* estão sendo coletados na área, no âmbito do projeto "Dinâmica populacional do sagui (*Callithrix jacchus*) no Parque Estadual Dunas do Natal". Padrões comportamentais já foram descritos e os resultados têm direcionado aos questionamentos que visam à compreensão do padrão alimentar da espécie ao longo das mudanças sazonais nesse fragmento de Floresta Atlântica. A compreensão de como a sazonalidade nos itens alimentares influencia o comportamento alimentar do *C. jacchus* ampliará o entendimento das estratégias alimentares utilizadas, de forma a identificar os padrões sazonais alimentares nessa espécie e comparar com os dados de outros estudos realizados com a espécie e com outras espécies do gênero *Callithrix*.

Nesse sentido, o presente estudo visou compreender como as mudanças sazonais, nos itens alimentares, influenciam o comportamento alimentar do sagui (*C. jacchus*). De maneira mais específica descrever as mudanças no consumo de diferentes itens alimentares; conhecer a diversidade e abundância de invertebrados nos diferentes estratos da floresta e identificar aqueles consumidos pelo sagui; analisar as variações fenológicas nas árvores de frutos exploradas pelo sagui.

Para isso foram elaboradas as hipóteses de sazonalidade no consumo de diferentes itens alimentares: 1) o consumo de frutos apresentará variação sazonal, pois este item estará disponível em períodos de frutificação; 2) o consumo de exsudatos vegetais (goma) não apresentará variação sazonal uma vez que este item

estará disponível o ano inteiro; 3) já o consumo de invertebrados apresentará sazonalidade considerando seus períodos de desenvolvimento. Para as relações entre consumo, abundância e diversidade foram elaboradas as hipóteses de: 4) correlação positiva entre consumo, abundância e diversidade de frutos uma vez que o consumo de tal item será otimizado de acordo com tais parâmetros; 5) correlação negativa no consumo de exsudatos, abundância e diversidade de frutos, pois frente a disponibilidade de frutos haverá redução no consumo de exsudatos; 6) não haverá correlação positiva entre consumo, abundância e diversidade de invertebrados, uma vez que o consumo deste item está mais relacionado à capacidade do sagui em detectar e capturar as presas nos diferentes estratos da floresta.

MATERIAL E MÉTODOS

O Parque Estadual Dunas do Natal é uma Unidade de Conservação Estadual de Proteção Integral administrada pelo Instituto de Desenvolvimento Sustentável e Meio Ambiente do Rio Grande do Norte (IDEMA). Situado na área urbana da cidade do Natal ($5^{\circ} 48' S - 35^{\circ} 12' W$) (Figura 1), capital do Rio Grande do Norte, possui 1.172 ha de área, abrigando 1.165ha de um remanescente de Floresta Atlântica e sete hectares de área de uso público (IDEMA 1989).

Dois grupos de saguis, denominados de L e de A, que utilizam o remanescente de Floresta Atlântica e a área de uso público, respectivamente, foram acompanhados de 2007 a 2010 (Figura 2). Os dados do comportamento alimentar foram obtidos pelo método de varredura instantânea (“scan sample”), com registros a intervalos de 5 minutos (Altmann 1974). Foram registrados os comportamentos de comer exsudato-goma (CG), comer frutos (CF), comer invertebrados (CI) e comer vertebrados (CV). A frequência de consumo desses diferentes itens alimentares foi calculada para as estações seca (de Agosto a Janeiro) e chuvosa (de Fevereiro a Julho).

Para estimar a diversidade e a abundância de invertebrados foram utilizados três tipos de armadilhas entomológicas: armadilha de queda (*pitfall*), janela estacionária e o método de batida (*Beating*). Cada armadilha foi colocada mensalmente nos três últimos dias de cada mês, abrangendo os estratos inferior, médio e superior da floresta. As arma-



Figura 1. Localização do Parque das Dunas na cidade de Natal, Rio Grande do Norte, nordeste Brasileiro. Fonte: www.idema.rn.gov.br

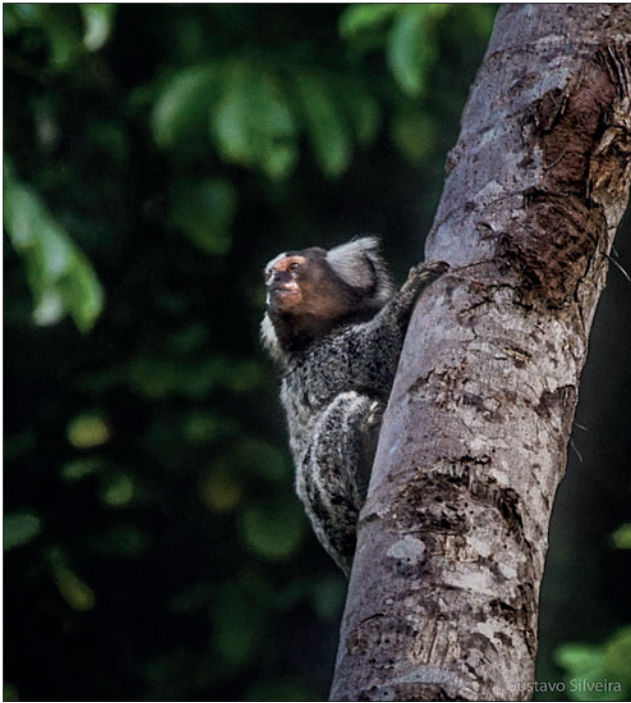


Figura 2. Saguí (*Callitrix jacchus*) do grupo L estudado no Parque das Dunas. Foto: Gustavo André Fernandes Silveira, 2010.

dilhas de queda foram distribuídas na interseção de cada quadrante no mapa das áreas de vida dos dois grupos. Foram distribuídas cinco armadilhas de queda de 500 ml, contendo apenas álcool (70%) e formol (4%), no estrato inferior (folhiço). A janela estacionária foi colocada dentro da área de vida de cada grupo abrangendo o estrato de 1 a 5 m. Por fim, foram escolhidas 10 árvores com o diâmetro a altura do peito (DAP) variando de 1 a 10 cm, distribuídas em diferentes quadrantes da área de vida, para realização do método de batida (*Beating*), que contemplou o estrato superior (entre 6 a 20 m) da floresta.

A coleta de invertebrados ocorreu no período de Setembro 2010 a Maio de 2011, contemplando quatro meses das estações seca (Setembro, Outubro, Novem-

bro e Dezembro) e chuvosa (Fevereiro, Março, Abril e Maio). Todos os invertebrados coletados foram acondicionados em uma solução de álcool (70%) com gotas de detergentes e posteriormente identificados, ao menos em nível de ordem, no Laboratório de Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

A variação sazonal na disponibilidade de frutos (fenologia) foi obtida utilizando o índice de Fournier o qual infere cinco classes de fenofases das árvores. No presente estudo os registros se restringiram a fenofase de frutificação. A classe 0 significa ausência da frutificação; 1 presença da frutificação de 1 a 25%; 2 frutificação de 26 a 50%; 3 frutificação de 51 a 75% e 4 frutificação de 76 a 100%. Também foi utilizado o método de presença e ausência no qual a presença da fenofase (frutificação) é representada por 1 e ausência por 0. As árvores utilizadas pelos saguis para o consumo de frutos foram marcadas e foram coletados dados fenológicos mensais referentes à frutificação no período de 2007 a 2009.

O teste de Kruskal-Wallis foi aplicado aos dados para verificar se havia variação no consumo dos diferentes itens alimentares, enquanto que o teste de Kolmogorov-Smirnov foi usado para verificar se havia diferença na dieta entre as estações seca e chuvosa. Para todos os testes estatísticos foi adotado o nível de significância de 5%.

A diversidade de invertebrados nas estações seca e chuvosa foi obtida pelo índice de Simpson (H). Este índice caracteriza a abundância e a riqueza de espécies na comunidade (Margurran 1988). A correlação de Spearman foi usada para relacionar os comportamentos de comer frutos, e também de comer exsudatos-goma, com os picos de frutificação e com a diversidade de espécies frutificando. A correlação de Spearman também foi utilizada para investigar a correlação entre o comportamento de comer invertebrados, sua abundância e sua diversidade.

RESULTADOS

Ao longo do período de 2007 a 2010 foram realizados 10.115 registros comportamentais, sendo 5.188 registros no grupo A e 4.927 no grupo L. Desse total, 949 registros foram referentes ao comportamento alimentar, representando aproximadamente 9,4% do total dos comportamentos registrados. Os outros 90,6% foram distribuídos entre os comporta-

mentos sociais, sexuais, agonísticos e de forrageio não incluídos nesta análise.

Ao longo de todo o período do estudo houve diferença significativa ($H=11,61$; $p=0,00$) entre os comportamentos de comer fruto (CF), comer exsudato-goma (CG), comer invertebrados (CI) e comer vertebrados (CV), sugerindo que o saguí apresenta

preferência alimentar por algum desses itens. O item mais consumido foi o exsudato-goma, representando 79,2% (n=752 registros), seguido por 14,2% de frutos (n=135 registros), 5,8% de invertebrados (n=55 registros) e 0,7% de vertebrados (n=7 registros) (Figura 3).

Foram obtidos 485 registros (51,1%) de alimentação na estação seca (de Agosto a Janeiro) e 464 registros (48,9%) na estação chuvosa (de Fevereiro a Julho), não havendo diferença significativa entre as estações (D=0,25; p=0,99).

O consumo de exsudato-goma foi de 81,7% na estação chuvosa e 76,9% na estação seca. Já o consumo de frutos foi de 14,6% na estação seca e de 13,8% na chuvosa. O consumo de invertebrados foi de 7,2% na estação seca e 4,3% na estação chuvosa. Por fim, o consumo de vertebrados seguiu o mesmo padrão, sendo de 1,2% na estação seca e 0,2% na estação chuvosa. No entanto, essas diferenças não foram significativas (H=6,66; p=0,08). Essas variações não significativas confirmam as hipóteses de não haver sazonalidade no consumo de exsudatos-goma, mas rejeita a hipótese de sazonalidade no consumo de frutos e de invertebrados.

Os saguis consumiram frutos de 49 árvores, de 13 espécies, pertencentes a nove famílias botânicas: *Anacardium occidentale*: Anacardiaceae; *Syzygium cumini*: Myrtaceae; *Coccoloba* sp.: Polygonaceae; *Cecropia adenopus*: Urticaceae; *Syzygium malaccense*: Myrtaceae; *Mangifera indica*: Anacardiaceae; *Allophylus puberulus*: Sapindaceae; *Campomanesia dichotoma*: Myrtaceae; *Eugenia speciosa*: Myrtaceae; *Cordia superba*: Boraginaceae; *Zizyphus joazeiro*: Rhamnaceae; *Hancornia speciosa*: Apocynaceae; *Psidium oligospermum*: Myrtaceae (Tabela 1). Os dados fenológicos mostraram que no Parque das Dunas ocorre frutificação ao longo de todo o ano. Na estação seca foi registrado o maior número de espécies em frutificação (n=11) e na estação chuvosa um número bem menor (n=02).

Quando analisado todo o período do estudo foram obtidas correlações positivas fracas para comer fruto (CF) e a frutificação (r=0,12, p<0,05); bem como CF e número de espécies em frutificação (r=0,31, p<0,05). No entan-

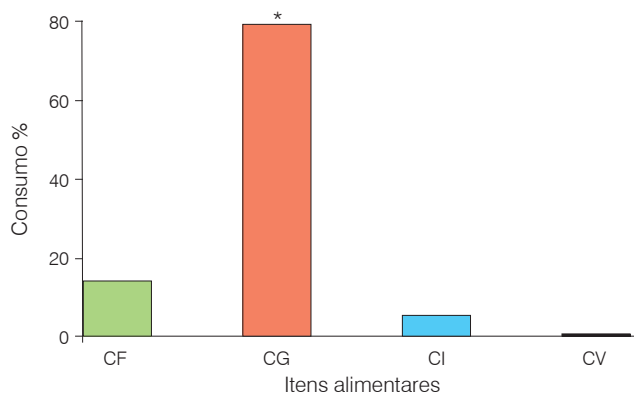


Figura 3. Percentagem de consumo de diferentes itens alimentares (%) ao longo do período do estudo. * Diferença significativa

to, foram encontradas correlações positivas e fortes entre frutificação e número de espécies frutificando (r=0,91, p<0,05), bem como frutificação e o índice de Fournier (r=0,92, p<0,05) confirmando a hipótese de correlação positiva no consumo, abundância e diversidade de frutos.

Foram obtidas correlações negativas entre comer exsudatos-goma (CG) e todos os parâmetros fenológicos tais como frutificação (r=-0,35, p<0,05), número de espécies frutificando (r=-0,28, p<0,05) e índice de Fournier (r=-0,27, p<0,05), confirmando a hipótese de correlação negativa no consumo de exsudatos, abundância e diversidade de frutos. No período chu-

Tabela 1. Família, nome popular, nome científico e os períodos de frutificação nas espécies cujos frutos foram consumidos pelos saguis dos grupos L e A.

Família	Nome popular	Espécie	Meses em frutificação
Anacardiaceae	Cajueiro	<i>Anacardium occidentale</i>	Outubro a fevereiro
Myrtaceae	Azeitona	<i>Syzygium cumini</i>	Janeiro a maio
Polygonaceae	Cauaçu	<i>Coccoloba</i> sp.	Setembro a abril
Urticaceae	Embaúba	<i>Cecropia adenopus</i>	Setembro a fevereiro
Myrtaceae	Jambo	<i>Syzygium malaccense</i>	Maior a fevereiro
Anacardiaceae	Mangueira	<i>Mangifera indica</i>	Outubro a maio
Sapindaceae	Cumichá	<i>Allophylus puberulus</i>	Março
Myrtaceae	Guabiraba	<i>Campomanesia dichotoma</i>	Dezembro a maio
Myrtaceae	Ubaia	<i>Eugenia speciosa</i>	Fevereiro a março
Boraginaceae	Grão-de-galo	<i>Cordia superba</i>	Novembro a março
Rhamnaceae	Juazeiro	<i>Zizyphus joazeiro</i>	Março a agosto
Apocynaceae	Mangaba	<i>Hancornia speciosa</i>	Dezembro a maio
Myrtaceae	Araçá	<i>Psidium oligospermum</i>	Novembro a janeiro

vosos, no qual apenas duas espécies frutificaram, houve um maior consumo de exsudato-goma.

Ao comparar a riqueza e a abundância de invertebrados pelo índice de Simpson não foram obtidas diferenças significativas nas estações seca ($H=4,59$) e chuvosa ($H=4,55$). No entanto, quando foram analisados tais parâmetros para as amostras obtidas pelo método de batida, que contempla os invertebrados presentes no estrato superior da floresta (de 6 a 20m), a diversidade foi superior na estação chuvosa ($H=5,16$) em comparação a estação seca ($H=2,92$). Já para as amostras obtidas utilizando armadilhas de queda, que abrangem o estrato inferior, e pela janela estacionária, que abrange o estrato médio (de 1 a 5m), não foram obtidas diferenças no índice de Simpson entre as estações seca e chuvosa ($H_{seco}=4,32$; H_{chu}

$va=4,33$ e $H_{seco}=4,26$; $H_{chuva}=4,07$, respectivamente).

Com relação ao consumo de invertebrados, as ordens Orthoptera e Lepidoptera foram as mais ingeridas. Apesar de não haver diferença significativa entre o consumo de invertebrados nas estações seca e chuvosa, foi encontrada uma correlação negativa forte entre o consumo de invertebrados (CI) e a riqueza de espécies ($r=-0,8$, $p<0,05$) na estação seca. A mesma correlação negativa forte foi encontrada entre o consumo de invertebrados (CI) e a abundância deste item nesta estação ($r=-0,8$, $p<0,05$) e uma correlação negativa fraca entre diversidade e consumo de invertebrados ($r=-0,4$, $p<0,05$), confirmando a hipótese de que não haverá correlação positiva no consumo de invertebrados e os parâmetros acima testados.

DISCUSSÃO

O consumo de exsudatos é fundamental para a sobrevivência do sagui, pois esse item está presente ao longo de todos os períodos sazonais e sua ingestão supre várias demandas energéticas e nutricionais (Passamani & Rylands 2000; Castro & Araújo 2007). Em ambientes que apresentam escassez de alimentos por longos períodos, os exsudatos se apresentam como o principal item a ser consumido ao longo do ano. A baixa disponibilidade de frutos e de invertebrados leva o sagui a suprir suas demandas energéticas pelo consumo de exsudatos. Quando outros itens estão disponíveis, o sagui rapidamente reduz o consumo de exsudatos para ingerir outros itens alimentares (Melo *et al.* 1997; Castro & Araújo 2007; Martins 2007). Além desse padrão já descrito, em locais onde não há uma sazonalidade marcante de recursos alimentares, o sagui tende a consumir mais exsudatos do que outros itens alimentares. Tal preferência caracteriza essa espécie como a mais exsudatívoras do gênero *Callitrix* (Rylands & Faria 1993).

No presente estudo, o Parque Estadual Dunas do Natal não apresentou variações significativas ao longo das estações seca e chuvosa. Mesmo diante da disponibilidade de frutos o sagui manteve o consumo de exsudatos, sendo tal consumo intensificado diante da redução no número de espécies em frutificação na estação chuvosa. Por não apresentar mudanças sazonais muito intensas, as florestas tropicais apresentam um padrão de frutificação ao longo de todo ano, com cada

espécie oscilando seus picos de frutificação ao longo dos meses (Muniz 2008). Nesse sentido, os saguis se beneficiaram do padrão de frutificação presente no Parque das Dunas, onde foi registrada a presença de frutos o ano inteiro.

Para muitas espécies de primatas a oferta de frutos é essencial para obter vitaminas e açúcares que não são encontrados em outros itens (Aguiar *et al.* 2003). O consumo de frutos pelo sagui mostra que esse recurso é explorado nas estações seca e chuvosa no Parque das Dunas, e que devido a essa disponibilidade, o sagui pode suprir suas demandas nutricionais ao longo do ano inteiro. Duas espécies foram chaves para esse padrão de consumo, o *Zizyphus joazeiro* e o *Syzygium malaccense*, pois frutificam na estação chuvosa, período de menor diversidade de espécies em frutificação. A frutificação de espécies na Floresta Atlântica, em período de baixa diversidade de frutos, funciona como recurso alimentar chave na alimentação dos primatas. Fragmentos de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil apresentaram espécies chaves em frutificação, sustentando grupos de *Leontopithecus chrysopygus*, primata frugívoro que apresenta dependência por frutos (Passos 1999).

Já a proporção um pouco maior no consumo de invertebrados na estação seca, demonstrado no presente estudo, pode ter relação com o tempo de desenvolvimento dos invertebrados, pois em sua maioria os indivíduos se desenvolvem ao longo da estação chuvosa

e na estação seca já são adultos e possuem um tamanho maior (Ruppert & Barnes 1996).

No entanto, o sucesso na captura de uma presa depende de fatores tais como a capacidade do predador perceber a presença da presa e conseguir capturá-la. Os invertebrados na fase adulta apresentam um maior porte, facilitando a sua visualização pelo predador (Hellner-Burris *et al.* 2010). As ordens Orthoptera e Lepidoptera, abrangem invertebrados que possuem maiores tamanhos. Isso tem relação com a predominância de invertebrados, que pertencem a essas ordens, predados pelos saguis. Contudo, os invertebrados apresentam várias adaptações anti-predação como sons, camuflagens em folhas, galhos, troncos, solo, e outros substratos (Nicle & Castner 1995), evidenciando que mais importante que a abundância e riqueza de invertebrados é a habilidade do sagui para conseguir capturar as presas.

O comportamento alimentar do sagui (*C. jacchus*) no Parque das Dunas demonstra que a espécie tende a equilibrar o consumo de diferentes itens, exibindo um padrão de comportamento alimentar sem oscilações sazonais significativas, alimentando-se de todos os itens de maneira equilibrada. Padrão semelhante foi descrito para *Callithrix kuhlii*, onde foi demonstrado que devido a ampla disponibilidade de itens alimentares e grande área de vida, a espécie em questão adotou uma estratégia de forrageio mais generalista, alimentando-se de maneira equilibrada (Raboy *et al.* 2008). Um item alimentar isolado não oferece todos os nutrientes, sendo necessário balancear a dieta pela inclusão de alimentos nutritivos (Felton *et al.* 2009). Para isso, as espécies de primatas

apresentam diferentes estratégias, tais como a maximização de energia, a maximização de proteínas, a limitação de ingestão de fibras de difícil digestão ou o balanço de nutrientes (Raichlen *et al.* 2011; Houle *et al.* 2014).

Os dados obtidos no presente estudo contrastam com aqueles apresentados em outros estudos com *C. jacchus* (Castro & Araújo 2007; Veríssimo 2007) em áreas de Floresta Atlântica e de Caatinga, bem como com outras espécies do gênero *Callitrix* que demonstraram fortes variações sazonais nas dietas, com redução no consumo de exsudatos diante da disponibilidade de frutos e de invertebrados (Martins & Setz 2000; Passamani & Rylands 2000; David 2005; Martins 2007). Tais diferenças podem ter relação com a duração desses estudos cujos períodos de coleta de dados abrangeram seis meses (David 2006; Veríssimo 2007), oito meses (Corrêa 1995), 11 meses (Martins 2007) e 12 meses (Rylands 1989; Martins & Setz 2000; Passamani & Rylands, 2000; Castro & Araújo 2007; Hilário & Ferrari 2010).

Estudos de longa duração tendem a mostrar padrões mais confiáveis. Cada ano de estudo tende a mostrar características específicas com fatores bióticos e abióticos próprios. Sendo assim, para a compreensão mais detalhada da dinâmica dos padrões ecológicos e comportamentais é necessário comparar dados em períodos maiores (Turchin & Taylor 1992). Nessa perspectiva, o presente estudo abrangeu 36 meses de coleta de dados nos dando a segurança de que os dados aqui apresentados refletem o padrão alimentar do *C. jacchus* em ambiente com baixa sazonalidade de frutos.

CONCLUSÕES

O presente estudo demonstra e reforça a importância dos exsudatos na dieta do *C. jacchus*, contudo outros itens tais como frutos, invertebrados e vertebrados são importantes, porém são consumidos de maneira a complementar as necessidades nutricionais, revelando o balanço de nutrientes em ambientes onde há baixa sazonalidade de frutos. Este aspecto é chave para o entendimento da presença do *C. jacchus* em ambientes diversos, com padrões próprios de sazonalidade, como na Floresta Atlântica e na Caatinga nordestina, bem como direciona para investigações

futuras na linha de pesquisa em ecologia da nutrição em primatas.

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto de Desenvolvimento Sustentável e Meio Ambiente do Rio Grande do Norte (IDEMA) pela autorização para a condução do presente estudo no Parque Estadual Dunas do Natal e pela concessão de bolsa de pesquisa ao primeiro autor. Á gestora do Parque das Dunas, bióloga Mary Sorage Praxedes, pelo

apoio a esta pesquisa. Agradecimentos especiais ao Professor Doutor Alexandre Vasconcellos pelas sugestões e ajuda na metodologia para coleta de invertebrados e ao biólogo Daniel Oliveira pela ajuda na identificação dos invertebrados. Licença SISBIO/IBAMA:12254.

BIBLIOGRAFIA

- Aguiar LM, dos Reis NR, Ludwig G & VJ Rocha (2003) Dieta, área de vida, vocalizações e estimativas populacionais de *Alouatta guariba* em um Remanescente Florestal no Norte do Estado do Pará. *Neotropical Primates* 11(2):78-89.
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Castro CSS & A Araújo (2007) Diet and feeding behavior of marmoset, *Callithrix jacchus*. *Brazilian Journal Ecology* 10:16-21.
- Castro CSS, Alloufa M, Aranha SA & CE Macêdo (2014) Viability seeds dispersed by *Callithrix jacchus* (Callitrichinae, Primates): implications for biodiversity conservation in the Atlantic Forest of Northeastern, Brazil. *Brazilian Journal Ecology* 16:153-165.
- Chapman CA (1989) Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21:148-154.
- Corrêa HKM (1995) *Ecologia e comportamento alimentar de um grupo de saguis-da-serra-escuros (Callithrix aurita E. Geoffroy 1812) no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha, São Paulo, Brasil*. Dissertação. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte-MG. 73 pp.
- David V (2006) *Padrão de atividades, ecologia alimentar, e uso do espaço em um grupo de Callithrix penicillata (sagui-de-tufo-preto) na Reserva de Cerrado da Universidade Federal de São Carlos*. Dissertação. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São Carlos-SP. 82 pp.
- Felton AM, Felton A, Lindenmayer DB & WJ Foley (2009) Nutritional goals of wild primates. *Functional Ecology* 23:70-78.
- Hellner-Burris K, Sobieski CA, Gilbert VR & KA Phillips (2010) Prey capture efficiency in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) is influenced by sex and corpus callosum morphology. *American Journal of Primatology* 72(6):502-508.
- Hilário RR & SF Ferrari (2010) Feeding ecology of a group of buffy-headed marmosets (*Callithrix flaviceps*): fungi as a preferred resource. *American Journal of Primatology* 72:515-521.
- Houle A, Conklin-Brittain N & RW Wrangham (2014) Vertical Stratification of the Nutritional Value of Fruit: Macronutrients and Condensed Tannins. *American Journal of Primatology*. 76:1207-1232.
- Instituto de Desenvolvimento Sustentável e Meio Ambiente do Rio Grande do Norte - IDEMA (1989) Plano de manejo: Parque Estadual Dunas do Natal. www.idema.rn.gov.br (Consultado em 08-II-2010)
- Margurran AE (1988) *Ecological Diversity and its Measurements*. Editorial Croom Helm. London, UK. 179 pp.
- Martins IG (2007) *Padrão de atividades do sagui Callithrix jacchus numa área de Caatinga*. Dissertação. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal-RN, Brasil. 56 pp.
- Martins MM & EZF Setz (2000) Diet of buffy tufted-eared marmosets (*Callithrix aurita*) in a forest fragment in southeastern Brazil. *International Journal of Primatology* 21(3): 467-476.
- Melo LCO, Monteiro da Cruz MAO & ZF Fernandes (1997) Composição química de exsudados explorados pelo *Callithrix jacchus* e sua relação com a marcação de cheiro. Em: Sousa MBC & ALL Menezes (eds.) *A Primatologia no Brasil* 6. Sociedade Brasileira de Primatologia, Natal, RN. Pp. 43-59.
- Muniz FL (2008) Padrões de floração e frutificação de árvores da Amazônia Maranhense. *Acta Amazonica* 38(4): 617-626.
- Nicle DA & JL Castner (1995) Strategies utilized by katydid (Orthoptera: Tettigoniidae) against diurnal predators in rainforest of Northeast Peru. *Journal of Orthopaedic Research* 5:75-88.
- Passamani M. & AB Rylands (2000) Home range of a Geoffroy's marmoset group, *Callithrix geoffroyi* (Primates, Callitrichidae) in South-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 60(2): 1-10.
- Passos FC (1999) Dieta de um grupo de mico-leão-preto, *Leontopithecus chrysopygus* (Mikan) (Mammalia, Callitrichidae), na Estação Ecológica dos Caetetus, São Paulo. *Revista Brasileira de Zoologia* 16(1): 269- 278.
- Raboy BE, Canale GR & JM Dietz (2008) Ecology of *Callithrix kuhlii* and a Review of Eastern Brazilian Marmosets. *International Journal of Primatology* 29: 449-467.
- Raichlen DA, Gordon AD & W Sechrest (2011) Bioenergetic Constraints on Primate Abundance. *International Journal of Primatology* 32:118-133.
- Ruppert EE & RD Barnes (1996) *Zoologia dos Invertebrados*. 6° ed. Editorial Rocca, São Paulo. 580 pp.
- Rylands AB (1989) Sympatric Brazilian callitrichids: the black-tufted-ear marmoset, *Callithrix kuhlii*, and the golden-headed lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas*. *Journal of Human Evolution* 18: 679-695.
- Rylands AB & D Faria (1993) Habitats, feeding, and home range size in the genus *Callithrix*. In: Rylands AB. (ed.) *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour, and Ecology*. Oxford University Press, Oxford. Pp 262-272.
- Rylands AB, Fonseca GAL, Leite YLR & RA Mittermeier (1996) Primates of the Atlantic forest: origin, distributions, endemism, and communities. In: Norconk MA, Rosenberger AL & PA Garber (eds.) *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*, Plenum Press, New York, Pp 21-51.
- Stevenson MF & AB Rylands (1988) The marmosets, genus *Callithrix*. In: Mittermeier R A, Rylands AB, Coimbra-Filho AF & GAB Fonseca (Eds) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Washington, D.C. World Wildlife Fund. Pp. 131-211.
- Turchin P & AD Taylor (1992) Complex Dynamics in Ecological Time Series. *Ecology* 73(1): 289-305.
- Veríssimo KCS (2007) *Área domiciliar e utilização de recursos alimentares por saguis Callithrix jacchus na Reserva Particular do Patrimônio Nacional - RPPN Nossa Senhora do Outeiro de Maracaípe, Ipojuca, PE*. Dissertação. Universidade Federal de Pernambuco. Recife-PE. 70 pp.

Ranging behavior of black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in an anthropogenic habitat patch in southern Brazil

Helissandra Mattjie Prates[†], Gabriela Pacheco Hass¹

and Júlio César Bicca-Marques^{1*}

¹Laboratório de Primatologia, Escola de Ciências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS 90619-900, Brazil.

[†]In memoriam

*jcbicca@pucls.br

Abstract

Howler monkeys (*Alouatta* spp.) inhabit a wide range of forested environments throughout their distribution. Many aspects of their ecology and behavior are quite conservative (e.g., day range) wherever they live, while others vary predictably in response to habitat size or quality (e.g., home range). We describe the ranging behavior of an *Alouatta caraya* group living in the smallest home range (0.7 ha) known for *Alouatta* spp. and assess whether ambient temperature, time feeding, diet richness, and the contribution of food items in the diet predict day range. We used the instantaneous scan sampling method to record behavioral data during 5 days/month from August 2005 to July 2006 (699 h). The group used an orchard and an isolated clump of trees, and day range (168-599 m) was best explained by average ambient temperature. No significant relationship between day range and any trophic variable was found, suggesting that behavioral thermoregulation played a critical role on the group's ranging behavior.

Resumo

Uso do espaço por bugios-pretos (*Alouatta caraya*) em uma mancha de habitat antropogênico no sul do Brasil

Os bugios (*Alouatta* spp.) habitam uma ampla variedade de ambientes florestais ao longo de sua distribuição. Muitos aspectos de sua ecologia e comportamento são conservadores (e.g., percurso diário) independentemente de onde vivem, enquanto outros variam em resposta à área ou qualidade do habitat (e.g., área de vida). Descrevemos o uso do espaço por um grupo de bugios-pretos habitante da menor área de vida (0,7 ha) conhecida para *Alouatta* spp. e avaliamos se o percurso diário pode ser previsto pela temperatura ambiente, o investimento em alimentação, a riqueza da dieta e o consumo de diferentes itens vegetais. Usamos o método de varredura instantânea para registrar o comportamento durante 5 dias/mês de agosto/2005 a julho/2006 (699 h). O grupo usou um pomar e um conjunto isolado de árvores e o percurso diário (168-599 m) foi melhor explicado pela temperatura ambiente média. Não foram encontradas relações significativas com variáveis tróficas, sugerindo que a termorregulação comportamental desempenhou um papel crítico no percurso diário.

Key words

Palavras-chave

Core area, daily path length, home range, marginal habitat.

Área central, área de vida, habitat marginal, percurso diário.

INTRODUCTION

Human-induced habitat loss and fragmentation represent pervasive negative influences on the conservation of biodiversity (Haddad *et al.* 2015). The reduction in habitat area resulting from these processes promotes changes in population density and increases the vulnerability of isolated animal populations to inbreeding depression, hunting, predation, and diseases (Chapman & Balcomb 1998). Primates are particularly vulnerable to this new scenario (Marsh *et al.* 2003). However, whereas some species disappear from areas below a given expanse threshold, populations of others thrive in habitat patches (sometimes smaller than the normal home range of a single social group) and anthropogenic environments such as urban parks, orchards, and plantations of exotic species (Marsh 2003; Bicca-Marques *et al.* 2009; Duarte *et al.* 2011; Bonilla-Sánchez *et al.* 2012; Marsh & Chapman 2013).

Howler monkeys (*Alouatta* spp.) belong to the latter group (Fortes *et al.* 2015). The capacity of howlers to live in small and degraded forest fragments has been related to the exploitation of an eclectic and flexible folivorous-frugivorous diet (Crockett & Eisenberg 1987; Crockett 1998; Estrada *et al.* 1999, 2002; Bicca-Marques 2003; Chaves & Bicca-Marques 2013, 2016). Habitat restriction appears to influence only a handful of aspects of the ecology and behavior of howler monkeys in predictable ways (Bicca-Marques 2003). Whereas the size of the home range is obviously affected under conditions of space limitation, mean day range is not predicted by fragment size, this result was confirmed in a recent review (Fortes *et al.* 2015).

In *Alouatta*, inter-study analyses have shown that mean day range was positively related to the average number of food species exploited per day (Bicca-Marques 2003) and negatively related to both the degrees of folivory and frugivory (Fortes *et al.* 2015). The positive

relationship reported by Bicca-Marques (2003) is compatible with the expectation that the need of ingesting a diverse and balanced diet and avoiding the consumption of an overload of secondary metabolites modulates day range. On the other hand, the negative relationship between time spent feeding on fruits and day range may be a consequence of foragers “camping” near productive fruiting trees (Fortes *et al.* 2015).

In addition to nutrient balancing and secondary metabolite avoidance, diet selection may favor three other major nutritional goals: energy or nitrogen (protein) maximization and reduction of fiber ingestion (Felton *et al.* 2009 for a review). Diet selection, intergroup mate and resource competition, and predation and infanticide risk are potential drivers of the extent of primate day range (Raño *et al.* 2016). In this respect, habitat patches inhabited by a single group of a particular species represent interesting scenarios for assessing day range in the absence of intergroup competition for mates and resources. Similarly, the influence of predation and infanticide risk on ranging is expected to be negligible if these habitat patches are small and isolated in an anthropogenic matrix. Therefore, single howler monkey groups inhabiting small and isolated habitats offer an opportunity to evaluate the consequences of diet selection on ranging behavior when the effects of other selective pressures are minimal.

Here we describe the ranging behavior of black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting the smallest home range so far recorded for a howler monkey group (Fortes *et al.* 2015). Specifically, we describe patterns of use of space and day range, evaluate whether time moving is a reliable proxy of day range, and model the effects of ambient temperature, time feeding, diet richness, and the contribution of fruits, flowers, and leaves to the diet on day range.

MATERIAL AND METHODS

The study was conducted in a 0.7-ha orchard immersed in a landscape dominated by pastures and croplands in Estabelecimento Nossa Senhora da Conceição (29°36'43"S, 56°16'23"W; 86-93 m a.n.s.l.), Alegrete, state of Rio Grande do Sul, Brazil (Figure 1a and B). The climate of the region is humid subtropical (type

Cfa, according to Köppen's classification), characterized by the absence of a dry season and rainfall well distributed throughout the year (Moreno 1961). Average annual rainfall is 1,500 mm. Average annual temperature is 18.6°C with monthly averages ranging from 13.1°C (July) to 26.9°C (January) (IPAGRO 1989).

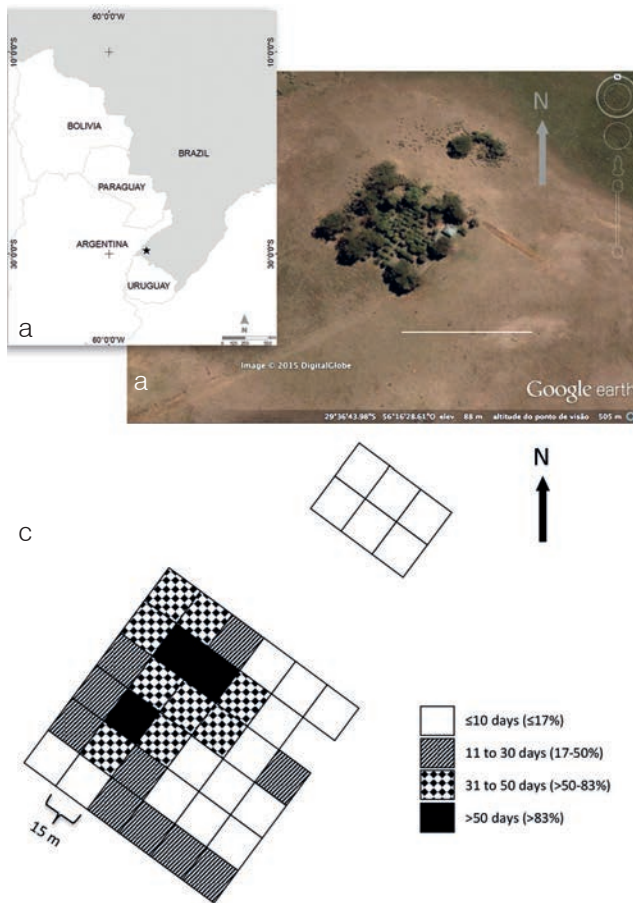


Figure 1. a) Location of the study region (star) in South America. b) Satellite image of the study site, showing the orchard and the isolated clump of trees located at northeast (source: Google Earth®). c) Frequency of use of each imaginary 15 m x 15 m quadrat of the orchard and the isolated clump of trees during the study (N=60 days).

The orchard was composed of 154 trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm that formed an open and discontinuous canopy (Figure 2a; Prates & Bicca-Marques 2008, 2011). All trees were marked with numbered tags. They belonged to seven native and seven exotic species, particularly the exotic *Citrus sinensis* (n=98, Figure 2b) and *Melia azedarach* (n=14), and the native *Parapiptadenia rigida* (n=22) (Prates & Bicca-Marques 2011). The study site is ca. 1.2 km distant from the 2-ha orchard of Estância Casa Branca to the southwest, where Bicca-Marques and collaborators have conducted research on howler monkeys (Bicca-Marques 1990, 1993; Bicca-Marques & Calegato-Marques 1995, 1998; Calegato-Marques & Bicca-Marques 1996; Bicca-Marques *et al.* 2009; Jesus & Bicca-Marques 2012), ca. 0.7 km from a 3-ha woodland to the southeast, and almost 3 km from the nearest gallery forest adjacent to the Itapororó river to the north.



Figure 2. a) External view of the orchard, showing its open and discontinuous canopy. b) View of orange trees in the interior of the orchard. c) Adult female *Alouatta caraya* eating an orange.

According to the owner of the farm, howler monkeys colonized the orchard around 1983, when a dispersing adult female arrived with her infant. The study group (Figure 2c) ranged from 12 to 14 individuals (one or two adult males, three or four adult females, one subadult male, one subadult female, one or two juveniles, and four or five infants) (Prates & Bicca-Marques

2011). The habituation of the group to the researcher (HMP) occurred in July 2005. The identification of its members based on differences in pelage color, size, genitalia, and body marks, such as scars, also occurred during this time. Age-sex classes were classified following Rumiz (1990).

Behavioral data were recorded from dawn to dusk using 5 min instantaneous scan samples (Martin & Bateson 2007) every 15 min during five days per month from August 2005 to July 2006 (total sampling effort=60 days). No observations were made during rainy days. We obtained 26,474 records distributed in 2,805 scan sampling units in 699 h of observation.

Behavior was classified into resting, feeding, moving, socializing, drinking, and defecating/urinating. Although the scan sampling method is not aimed at estimating time spent in a particular behavior, the percentage of records of locomotion during each sampling day was used to estimate time (in min) spent moving. This transformation took into account the total time of daily samples. It was necessary because the photoperiod at the study region varies from *ca.* 10.5 h in July to 14.5 h in January, making longer (e.g., Summer) days resulting in larger sample sizes than shorter (e.g., Winter) days (Bicca-Marques 1991). Therefore, if a constant time is devoted on a daily basis to a particular behavior (e.g., 2 h), its percentage in the activity budget (calculated from the percentage of records) would vary from about 15% to 19% between the shortest and longest days. This artificial 25% increase has the potential of leading to wrong interpretations. The transformation is also supported by the fact that most individuals were recorded in each scan sampling unit (mean=9.4 records/scan sampling unit) and that there were no differences in the number of records per sampling unit within the day.

The size and pattern of use of the home range was estimated by dividing the area of the orchard into 41 imaginary 15 m x 15 m quadrats. The intensity of use of each quadrat took into account the number of sampling days in which it was visited or crossed by the group based on the location of trees. The homogeneity of the

pattern of quadrat use was tested by the Chi-square test expecting equal proportions. All displacements within the orchard that involved at least half of the group members were recorded for estimating day range. The distance between sequentially visited trees was measured for estimating day range. The relationship between day range and percentage of records and time spent moving was evaluated by the Spearman Rank Correlation Coefficient to assess whether the later variables were reliable proxies of the first.

Generalized Linear Mixed Models (GLMM) were used to assess whether average ambient temperature, percentage of activity records spent feeding, percentage of feeding records spent on leaves, flowers or fruits, and diet richness (number of plant species exploited as food sources) were good predictors of day range while taking month and day of data collection as random effects (Bolker *et al.* 2009). Predicting variables (fixed effects) were rescaled (package “scales”, Wickham 2016) and variance inflation factors - VIF (package “car”, Fox & Weisberg 2011) calculated to exclude highly collinear variables from further analysis. All variables ($VIF \leq 3$), except percentage of feeding records spent on leaves ($VIF=14.9$), composed the models.

Functions “fitdist”, “cdfcomp” and “gofstat” were run for selecting the family error distribution that best fits the data (package “fitdistrplus”, Delignette-Muller & Dutang 2015). A total of 24 full models with all possible combinations of null and full models were built (links function of Gamma family: identity, log and inverse) for choosing the best model using the function “glme” (package “lme4”, Bates *et al.* 2015). Full models were compared by the Akaike Information Criterion Second-Order Bias Correction (AICc, Burnham & Anderson 2002; package “bbmle”, Bolker & Core Team 2016). The function “dredge” (package “MuMIn”, Barton 2016) was run to identify the model with the strongest predictive power out of 32 possibilities. All analyses considered an alpha level of 0.05 and were performed in BioEstat 5.0 (Ayres *et al.* 2007) or R 3.3.1 (R Core Team 2016).

RESULTS

The group used the entire area of the orchard in addition to a *ca.* 0.05-ha isolated clump of *P. rigida* and *M. azedarach* trees located 50 m from the orchard.

However, it never used >0.45 ha (=20 quadrats) in the same day. The group also used some parts of the orchard at a higher frequency than others ($\chi^2=684.997$, d.f.=41,

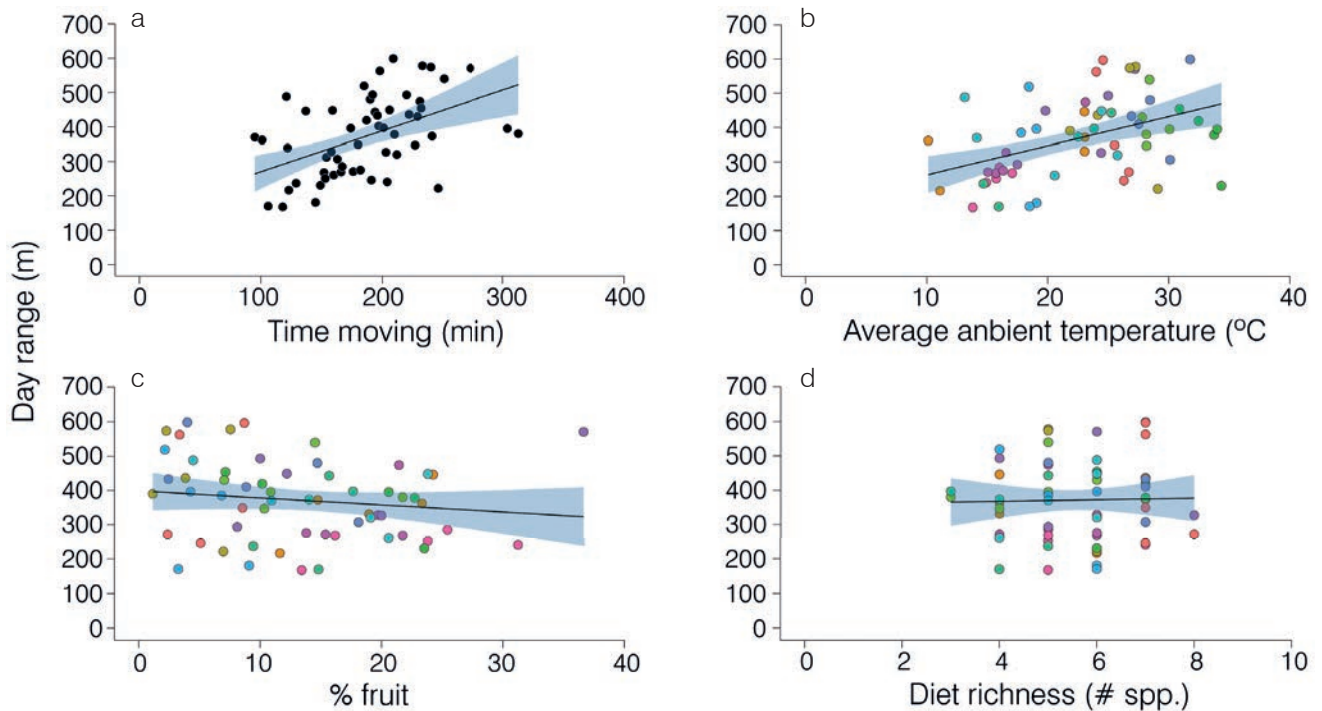


Figure 3. a) Relationship between time spent moving (in minutes) and day range (in meters). (b-d) Day range as a function of ambient average temperature, % fruit and diet richness, respectively. The Gamma regression model (identity link) is shown. Legend: dots, observed data (jitter plot, each month of data collection is represented by a different color); full line, predicted model; shaded area, 95% confidence interval.

$p < 0.0001$). For instance, a core area of 0.27 ha (=12 quadrats) was used during >50% of the days (Figure 1c).

Day range varied from 168 m to 599 m (mean \pm s.d.= 371 ± 116 m, $N=60$). It was strongly correlated with both the percentage of daily records spent

moving ($r_s=0.4944$, $N=60$, $p < 0.0001$) and time spent moving ($r_s=0.5523$, $N=60$, $p < 0.0001$; Figure 3a). The best GLMM model included average ambient temperature, diet richness and percentage of feeding records spent on fruits (Table 1). However, whereas the

Table 1. Best models of multiple logistic regression explaining day range of a black-and-gold howler monkey group in an orchard in southern Brazil, including the estimate and significance of the three variables composing the best model as predictors of day range.

Rank	Model	df	logLik	AICc	Δ_i AICc	w_i
Best model	Average temperature + % fruit + diet richness	7	194.446	-372.7	0.00	0.906
Variable	Estimate	St. Error	<i>t</i> value	Pr(> z)	# models	$\sum w_i$
Intercept	328.19	47.69	6.881	5.94e-12	-	-
Average temperature	199.10	56.46	3.526	0.0004	16	1.00
% fruit	-86.39	62.04	-1.392	0.1638	16	0.91
Diet richness	-62,01	59.58	-1.041	0.2980	16	0.91
2 nd	Average temperature + % feeding + % flower	7	191.786	-367.4	5.32	0.063
3 rd	Average temperature + % flower	6	189.695	-365.8	6.93	0.028
4 th	% feeding	5	185.750	-360.4	12.35	0.002
5 th	Average temperature + % fruit + % flower	7	178.832	-341.5	31.23	<0.001

AICc: corrected Akaike Information Criterion; Δ_i AICc: delta corrected Akaike Information Criterion (difference between the current model and the most parsimonious model); w_i : model selection probability.

Estimate: the sign indicates the direction of the effect of the variable for predicting day range. $\sum w_i$: variable selection probability.

positive relationship between ambient temperature and day range was significant (Figure 3b), the nega-

tive relationships with the two trophic variables were not (Figures 3c and d; Table 1).

DISCUSSION

The distance travelled daily by the group was within the limits described for *Alouatta* spp. (Bicca-Marques 2003; Fortes *et al.* 2015). Therefore, despite inhabiting the smallest known home range for howler monkeys, the area of available habitat was not a good predictor of day range as reported elsewhere (Bicca-Marques 2003). The number of howler monkeys sharing this tiny home range probably played a critical role in howler day range, as group size was shown to have a direct effect on distance traveled (Fortes *et al.* 2015).

The strong positive correlations with both time spent and percentage of records moving confirm that these variables are reliable proxies of day range. This finding was expected because howler monkeys are slow-moving quadrupedal walkers that rarely run during travel (Bicca-Marques & Calegario-Marques 1995; Prates & Bicca-Marques 2008); that is, travel speed is relatively constant. Significant positive correlations between day range and travel time also were recently shown in two groups of brown howler monkeys living in a *ca.* 1,000 ha Atlantic forest fragment in southeast Brazil (Jung *et al.* 2015). These results are compatible with the hypothesis that most events of moving occur while howlers are travelling between food patches. The stronger correlations reported for brown howlers (>0.72 ; Jung *et al.* 2015) compared with the current study may be a consequence of the smaller size of their groups (six and five individuals) and their larger home ranges (5.0 ha and 15.8 ha). Whereas it is easier for fewer individuals to synchronize their activities, this also is necessary for maintaining group cohesion when exploiting a larger area. On the other hand, there was limited need for the black-and-gold howlers of the present study, about half of which were immature, to synchronize their activities to guarantee group cohesion because they were restricted to the boundaries of the orchard.

Although fruit consumption and diet richness composed the best model, the lack of significant relationships between any trophic variable and day range (unlike the results reported by Raño *et al.* 2016 for the same species in Argentina) is explained by the close proximity between all food sources (the longest strai-

ght-line distance between two trees was approximately 110 m) and the very limited diversity of potential foods (only 14 tree species plus a few epiphytes and parasites were present in the orchard). The temporal variation in the consumption of most food items by this highly folivorous ($>80\%$ of feeding records) group did not show a significant relationship to their monthly availability in the orchard. The only exception was mature fruits, whose major source (almost $2/3$ of feeding records on this item) was the highly dominant *Citrus sinensis* (Prates & Bicca-Marques 2011). The overabundance of mature fruits during the fruiting season of *C. sinensis* created a situation equivalent to that found in larger areas where frugivorous primates camp (Strier 1987; Fortes *et al.* 2015), especially because the orange trees were clumped in the center of the orchard. This resource distribution may explain the negative, although non-significant, correlation between the number of feeding records spent on fruit and day range. There was also no evidence that energy or nitrogen (protein) maximization, nutrient balancing, and avoidance of fiber or secondary metabolite ingestion modulated distance travelled by the study group within its spatially restricted home range.

On the other hand, average ambient temperature was a strong predictor of day range. The significant positive relationship between these variables may be related to a thermoregulatory strategy of avoiding heat dissipation during colder days, when howlers decrease their activity (Bicca-Marques 1993) and rest huddled for long periods (Bicca-Marques & Calegario-Marques 1998). The importance of the clumped distribution of orange trees as major fruit sources may also have played a role in this result because orange availability was highest during the coldest months.

Finally, the size of the study group dropped from 13 individuals to only four (two adult males, one adult female, and one subadult female) a few months after the end of this research. According to the owner of the study site (Silva 2007: pers. comm.), most group members may have dispersed to nearby gallery forests. This new, smaller, group size is similar to that found at the site in 1989-1990 (Bicca-Marques & Calegario-Marques

1998). Irrespective of the fate of most study subjects during such a short period of time, their disappearance is compatible with the idea that small fragments have low carrying capacities (Asensio *et al.* 2007). Whether this putative dispersal was triggered by either resource limitation or social intolerance (in this case, based on a comparison of group membership before and after the disappearances it is possible to hypothesize that the social intolerance occurred among adult females and their offspring instead of among adult males), by an interaction of both of these causes or by another factor is an important question that remains unanswered. In sum, the study group did not show abnormal ranging behavior in the orchard despite living in a situation probably near the threshold of the species' tolerance as suggested by Prates & Bicca-Marques (2011).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Mauro Estácio Azambuja da Silva for authorizing this research in his land, the Osório family for its hospitality and logistical support, Alejandro Estrada, Fernando de Camargo Passos and Thaís Leiroz Codenotti for suggestions on an earlier draft, the editors of this volume for inviting us to contribute and providing critical comments on the first version of this manuscript, Charles Fernando dos Santos for helping us with the GLMM data analysis, Paul A. Garber for revising the manuscript, and Regis A. Lahm and Everton L. Quadros (Laboratório de Tratamento de Imagens e Geoprocessamento/PUCRS) for preparing the map of South America. We also thank the Brazilian National Research Council/CNPq for a M.Sc. studentship to HMP (#131720/2005-8) and a research fellowship to JCBM (#303306/2013-0).

BIBLIOGRAPHY

- Asensio N, Cristobal-Azkarate J, Dias PAD, Veá JJ & E Rodríguez-Luna (2007) Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica* 78:141-153.
- Ayres M, Ayres Jr. M, Ayres DL & AAS Santos (2007) *Bio-Estat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Biológicas e Médicas*. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá – IDS/MCT/CNPq. Belém, Brazil. 364 pp.
- Barton K (2016) MuMIn: multi-model inference. R package version 1.15.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>. (Accessed in 3-IX-2016). 73 pp.
- Bates D, Maechler M, Bolker B & S Walker (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1-48.
- Bicca-Marques JC (1990) A new southern limit for the distribution of *Alouatta caraya* in Rio Grande do Sul State, Brasil. *Primates* 31:449-451.
- Bicca-Marques JC (1991) *Ecologia e comportamento de um grupo de bugios-pretos Alouatta caraya (Primates, Cebidae) em Alegrete, RS, Brasil*. MSc dissertation. Universidade de Brasília. Brasília, Brazil. 200 pp.
- Bicca-Marques JC (1993) Padrão de atividades diárias do bugio-preto *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae): uma análise temporal e bioenergética. In: Yamamoto ME & MBC de Souza (eds.) *A primatologia no Brasil - 4*. Sociedade Brasileira de Primatologia. Salvador, Brasil. Pp. 35-49.
- Bicca-Marques JC (2003) How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In: Marsh LK (ed.) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York, USA. Pp. 283-303.
- Bicca-Marques JC & C Calegari-Marques (1995) Locomotion of black howlers in a habitat with discontinuous canopy. *Folia Primatologica* 64:55-61.
- Bicca-Marques JC & C Calegari-Marques (1998) Behavioral thermoregulation in a sexually and developmentally dichromatic neotropical primate, the black-and-gold howling monkey (*Alouatta caraya*). *American Journal of Physical Anthropology* 106:533-546.
- Bicca-Marques JC, Muhle CB, Prates HM, Oliveira SG & C Calegari-Marques (2009) Habitat impoverishment and egg predation by *Alouatta caraya*. *International Journal of Primatology* 30:743-748.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH & JSS White (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24:127-135.
- Bolker B & Core Team RD (2016) bbmle: tools for general maximum likelihood estimation. R package version 1.0.18. <https://CRAN.R-project.org/package=bbmle>. (Accessed in 3-IX-2016). 30 pp.
- Bonilla-Sánchez YM, Serio-Silva JC, Pozo-Montuy G & CA Chapman (2012) Howlers are able to survive in *Eucalyptus* plantations where remnant and regenerating vegetation is available. *International Journal of Primatology* 33:233-245.
- Burnham KP & DR Anderson (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*. Springer-Verlag. New York, USA. 488 pp.
- Calegari-Marques C & JC Bicca-Marques (1996) Emigration in a black howling monkey group. *International Journal of Primatology* 17:229-237.
- Chapman CA & SR Balcomb (1998) Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology* 19:385-403.
- Chaves ÓM & JC Bicca-Marques (2013) Dietary flexibility of the brown howler monkey throughout its geographic distribution. *American Journal of Primatology* 75:16-29.

- Chaves ÓM & JC Bicca-Marques (2016) Feeding strategies of brown howler monkeys in response to variations in food availability. *PLoS ONE* 11:e0145819.
- Crockett CM (1998) Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* 19:549-578.
- Crockett CM & JF Eisenberg (1987) Howlers: variations in group size and demography. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW & TT Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. The University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 54-68.
- Delignette-Muller ML & C Dutang (2015) fitdistrplus: an R package for fitting distributions. *Journal of Statistical Software* 64:1-34.
- Duarte MHL, Vecci MA, Hirsch A & RJ Young (2011) Noisy human neighbours affect where urban monkeys live. *Biology Letters* 7:840-842.
- Estrada A, Juan-Solano S, Martínez TO & R Coates-Estrada (1999) Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 48:167-183.
- Estrada A, Mendoza A, Castellanos L, Pacheco R, Belle SV, García Y & D Muñoz (2002) Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *International Journal of Primatology* 58:45-55.
- Felton AM, Felton A, Lindenmayer DB & WJ Foley (2009) Nutritional goals of wild primates. *Functional Ecology* 23:70-78.
- Fortes VB, Bicca-Marques JC, Urbani B, Fernández VA & TS Pereira (2015) Ranging behavior and spatial cognition of howler monkeys. In: Kowalewski MM, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer. New York, USA. Pp. 219-255.
- Fox J & S Weisberg (2011) *An R Companion to Applied Regression*. SAGE. Thousand Oaks, USA. 472 pp.
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins CN, King AJ, Laurance WF, Levey DJ, Margules CR, Melbourne BA, Nicholls AO, Orrock JL, Song DX & JR Townsend (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1:e1500052.
- IPAGRO (1989) *Atlas agroclimático do estado do Rio Grande do Sul*. Secretaria da Agricultura. Porto Alegre, Brazil. 42 pp.
- Jesus AS & JC Bicca-Marques (2012) Acessando a farmacopeia natural dos bugios-pretos. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais* 14:S27-S28.
- Jung L, Mourthe I, Grelle CEV, Strier KB & JP Boubli (2015) Effects of local habitat variation on the behavioral ecology of two sympatric groups of brown howler monkey (*Alouatta clamitans*). *PLoS ONE* 10:e0129789.
- Marsh LK (ed.) (2003) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York, USA. 404 pp.
- Marsh LK & CA Chapman (eds.) (2013) *Primates in Fragments: Complexity and Resilience*. Springer. New York, USA. 537 pp.
- Marsh LK, Chapman CA, Norconk MA, Ferrari SF, Gilbert KA, Bicca-Marques JC & J Wallis (2003) Fragmentation: specter of the future or the spirit of conservation? In: Marsh LK (ed.) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York, USA. Pp. 381-398.
- Martin P & P Bateson (2007) *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. 3rd ed. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 176 pp.
- Moreno JA (1961) *Clima do Rio Grande Sul*. Secretaria da Agricultura. Porto Alegre, Brazil. 42 pp.
- Prates HM & JC Bicca-Marques (2008) Age-sex analysis of activity budget, diet and positional behaviour in black-and-gold howler monkey (*Alouatta caraya*). *International Journal of Primatology* 29:703-715.
- Prates HM & JC Bicca-Marques (2011) Vivendo no limite? Dieta de um grupo de bugios-pretos (*Alouatta caraya*) habitante de um pomar. In: Melo FR & Í Mourthé (eds.) *A primatologia no Brasil*, vol. 11. Sociedade Brasileira de Primatologia. Belo Horizonte, Brazil. Pp. 77-91.
- R Core Team (2016) *R: a language and environment for statistical computing reference index version 3.3.1*. R Foundation for Statistical Computing. Austria.
- Raño M, Kowalewski MM, Cerezo AM & PA Garber (2016) Determinants of daily path length in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. *American Journal of Primatology* 78:825-837.
- Rumiz DI (1990) *Alouatta caraya*: Population density and demography in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 21:279-294.
- Strier KB (1987) Ranging behavior of woolly spider monkeys, or muriquis, *Brachyteles arachnoides*. *International Journal of Primatology* 8:575-591.
- Wickham H (2016) scales: scale functions for visualization. R package version 0.4.0. <https://CRAN.R-project.org/package=scales>. (Accessed in 3-IX-2016). 46 pp.

Las voces de los primates neotropicales: ¿qué dicen?

Christini Barbosa Caselli^{1*}, Valéria Romano^{2,3}, Carlos Ramón Ruiz-Miranda⁴ y Rogerio Grassetto Teixeira da Cunha⁵

¹*Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.*

²*Centre National de la Recherche Scientifique, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France.*

³*Université de Strasbourg, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France.*

⁴*Laboratório de Ciências Ambientais, Centro de Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil.*

⁵*Instituto de Ciências da Natureza, Universidade Federal de Alfenas-MG, Alfenas, MG, Brasil.*

*ccaselli@gmail.com

Resumen

El estudio de la comunicación acústica constituye un paso importante para la comprensión de los distintos aspectos de la ecología y evolución de los primates. En este capítulo partimos de una evaluación bibliométrica sobre estudios de la comunicación acústica en primatas neotropicales, destacando las temáticas más investigadas. Observamos un claro aumento en la producción de los trabajos sobre el tema, en particular a partir del año 2000. La producción de estudios realizados con animales silvestres tuvo un incremento menor a lo largo de los años. Para más del 60 % de los primates neotropicales no hay información publicada sobre cualquier aspecto de su comunicación acústica y solo para 17 % de las especies hay información disponible sobre el repertorio vocal. Destacamos la necesidad de estudios descriptivos básicos, especialmente con una mayor complementariedad entre los estudios en cautiverio y vida libre. Por fin, apuntamos temas y especies con una fuerte demanda de estudios para rellenar lagunas en el conocimiento de nuestros primates, y señalamos líneas de investigación que prometen destapar nuevos conocimientos.

Abstract

Voices of Neotropical primates: what do they say?

The study of acoustic communication is an important step to understand different aspects of primates' ecology. Here we report a bibliometric assessment of studies on vocal communication of Neotropical primates, highlighting the most commonly investigated themes. We observed an increased number of publications, especially after the 2000s. Along the years, the number of published studies focused on wild animals had a minor increase. For more than 60 % of Neotropical primates there is no published information on any aspect of their acoustic communication and information on the vocal repertoire is available for only 17 %. In this chapter we emphasize the need for basic descriptive studies, especially with greater complementarity

Key words

Bibliometric assessment, bioacoustics, New World primates, vocal communication.

Palabras clave

Bioacústica, comunicación vocal, evaluación bibliométrica, primates del Nuevo Mundo.

between studies conducted in captivity and in the wild. We also highlighted themes and species with stronger demand for further studies and presented suggestions for promising lines of investigation that could be addressed with Neotropical primates.

INTRODUCCIÓN

La comunicación animal es una conducta clave para establecer y mantener las relaciones sociales, pues todas las interacciones entre individuos dependen de la comunicación entre ellos (Ghazanfar 2013; Liebal et al. 2014). La comunicación puede producirse por medio de distintas modalidades: visual, acústica, química, eléctrica y táctil. La modalidad utilizada dependerá del tipo de ambiente, la distancia del receptor, la necesidad de mayor o menor duración de la señal, de los hábitos e historia evolutiva de la especie (Braune et al. 2005; Searcy & Nowicki 2005; Bradbury & Vehrencamp 2011). En los bosques, por ejemplo, la gran densidad de vegetación y la poca luminosidad actúan como barreras para la transmisión de señales visuales, disminuyendo la eficacia de esta modalidad (Bradbury & Vehrencamp 2011). Para los mamíferos que viven en ese ambiente, las señales acústicas y olfativas se tornan más importantes, lo cual no significa que, en los bosques, están libres de restricciones para su propagación (Hauser 1996). Sin embargo, la comunicación acústica confiere otras ventajas: las señales pueden ser propagadas a larga distancia, puede ejercerse un mayor control sobre su duración, ya que no permanecen en el medio ambiente después de su emisión (Bradbury & Vehrencamp 2011; Liebal et al. 2014) y diversos parámetros acústicos pueden combinarse, dando lugar a una gran diversidad de señales, que pueden actuar en una gran variedad de contextos e interacciones (Brudzynski 2010).

Un grupo para el cual la comunicación acústica es especialmente importante, tanto en términos de frecuencia de uso como en tamaño del repertorio, es el de los primates. Los primates constituyen un taxón diverso, con cerca de 400 especies, distribuidas por los bosques tropi-

cales y subtropicales (IUCN 2015-3). La comunidad de primates neotropicales está compuesta mayoritariamente de especies pequeñas, diurnas y arborícolas, y es una de las más ricas en especies de todas las regiones biogeográficas, estando compuesta por cinco familias, nueve géneros y alrededor de 140 especies (Strier 2007; IUCN 2015-3).

Los primates usan la comunicación acústica para mediar interacciones importantes, como el juego (Kipper & Todt 2002), defensa del territorio (Caselli et al. 2014, 2015) y de parejas (Robinson 1979b; Wich & Nunn 2002), coordinar actividades en grupo (Cunha & Byrne 2013) y resolver problemas como encontrar comida (Snowdon 1989), encontrar y atraer parejas (Snowdon 1987), evitar la depredación (Cäsar et al. 2012a,b) y mediar los conflictos (Cheney & Seyfarth 1997). Dada la importancia de la comunicación acústica en animales sociales, particularmente de los primates, su estudio constituye un paso importante para la comprensión de los distintos aspectos de su ecología. Además, las señales acústicas han demostrado ser muy útiles para la detección de algunas especies de vida libre durante estudios poblacionales y de biodiversidad (Dacier et al. 2011; Gestich et al. 2016).

En este capítulo se presenta una recopilación sistemática de estudios sobre comunicación acústica en primates neotropicales. Destacamos los principales temas investigados y los enfoques utilizados, haciendo una síntesis de conocimiento y poniendo en relieve las lagunas existentes en este tema, tanto en términos de especies que carecen de estudios, como en temas de investigación. Finalmente, se discuten algunas líneas de investigación para el futuro.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para evaluar la producción académica sobre comunicación acústica en primates neotropicales, recopilamos los artículos publicados entre 1900 y octubre de 2015, que aparecen en todas las bases de datos de la pla-

taforma de *Web of Science*[®] versión 5.19 (Thomson Reuters Corporation 2015). Hemos seleccionado los artículos que contengan los siguientes términos en el título, resumen y palabras clave (en inglés, español y portu-

gués): acoustic*, acústica* OR vocal* OR «loud call*» OR «long call*» OR «long-distance call*» OR duet* OR communication OR Call OR Calls. Estos términos se combinaron entonces con términos específicos para cada género de primates, como sigue: *Alouatta* (*Alouatta* OR «howl* monkey*»); *Aotus* (*Aotus* OR «night monkey» OR «night monkeys» OR «owl monkey*»); *Ateles* (*Ateles* o «spider monkey*»); *Brachyteles* (*Brachyteles* OR «woolly spider monkey*» OR «muriqui»); *Cacajao* (*Cacajao* OR uakari*); *Callicebus* (*Callicebus* OR «Mono Tití» OR «Titi monkey*»); *Callimico* (*Callimico* OR goeldi*); *Callithrix* (*Callithrix* OR marmosets OR «sagui» OR «mico estrela»); *Cebuella* (*Cebuella* OR «pygmy marmoset*»); *Cebus* y *Sapajus* (*Cebus* OR *Sapajus* OR capuchin*); *Chiropotes* (*Chiropotes* OR «bearded saki*» OR «black saki*» OR «white-nosed saki*» OR «red-nosed saki*» OR cuxiu*); *Lagothrix* y *Oreonax* (*Lagothrix* OR *Oreonax* OR «woolly monkey*»); *Leontopithecus* (*Leontopithecus* OR «lion tamarin*»); *Mico* (*Mico* OR marmoset); *Pithecia* (*Pithecia* OR «saki monkey*» OR saki*); *Saguinus* (*Saguinus* OR «tamarin» OR sauin); *Saimiri* (*Saimiri* OR «squirrel monkey*»).

Para evitar duplicidades en la recopilación, restringimos la base de datos únicamente a artículos sobre investigaciones originales, con exclusión de los artículos de revisión y resúmenes de congresos científicos. En los casos de artículos que no fueron registrados por la búsqueda sistematizada, pero que son de nuestro conocimiento, hemos elegido agregarlos a la base de datos mencionando estas adiciones en los resultados. También se excluyeron los artículos que no abordan la co-

municación acústica de primates neotropicales y que aparecieron por azar en la búsqueda. Para especies con pocos registros de artículos, incluimos otras publicaciones (como capítulos de libros, monografías, tesis y disertaciones) en la síntesis sobre el conocimiento de las especies, aumentando la base de referencia para futuros estudios, pero no hicimos búsquedas sistemáticas de estas fuentes.

Para cada artículo seleccionado se obtuvieron los siguientes datos: 1) el año de publicación; 2) el género (s) y especie (s) objetivo del estudio; 3) si el enfoque era descriptivo-observacional o experimental; 4) la señal acústica estudiada (p.ej., una única señal, algunos tipos específicos o el repertorio vocal, utilizado para la comunicación intra o inter-grupo); 5) si los animales estaban en cautividad/laboratorio o se trataba de animales silvestres; y 6) el tema debatido. Consideramos como estudios observacionales aquellos en los que datos empíricos fueron analizados y descritos, mientras que estudios experimentales son aquellos en que alguna manipulación fue hecha, en cautiverio o en el campo.

En esta búsqueda, la taxonomía fue actualizada usando como base los límites geográficos de los taxones puestos a disposición por la IUCN (2015-3). Para ese fin, comparamos el lugar de estudio o del origen de los animales suministrados en cada trabajo con las distribuciones proporcionadas por la IUCN. En el caso de primates de la subfamilia *Pitheciinae* y géneros *Cebus* y *Sapajus* usamos la clasificación y distribuciones presentes en Silva Junior *et al.* (2013) y Alfaro *et al.* (2012), respectivamente.

RESULTADOS

Entre 1935, fecha del primer estudio hallado por la búsqueda, y octubre de 2015, se registraron 331 estudios que abordan algún aspecto de la comunicación acústica de primates neotropicales. A estos estudios le añadimos 39 registros de nuestro conocimiento y que no fueron detectados por las búsquedas, resultando en 370 trabajos para el período considerado (Figura 1). A pesar de la fluctuación en la producción de trabajos con este enfoque, hubo un incremento en la producción académica a lo largo del tiempo. Este incremento parece más consistente a partir del año 2000, cuando el promedio de trabajos publicados va de $4,7 \pm 2,9$ a $12,9 \pm 4,6$ (promedio \pm SD) artículos por año (sin te-

ner en cuenta el intervalo sin datos entre 1935 y 1959; Figura 1). Si consideramos solamente los estudios producidos en cautividad, la tendencia fue similar a la pauta general. A partir del año 2000, hubo un aumento de $3,2 \pm 2,5$ a $7,4 \pm 3,0$ artículos por año. La producción de estudios realizados con animales silvestres fue, en general, menor y tuvo un incremento menor a lo largo de los años, siendo este más visible desde 2002, con una producción media de $6,2 \pm 2,9$ artículos por año, cuatro veces mayor que la producción entre 1935 y 2001 ($1,5 \pm 1,2$; Figura 1).

Fueron encontrados estudios para 53 de las 141 especies consideradas, es decir, para más del 60 % de los

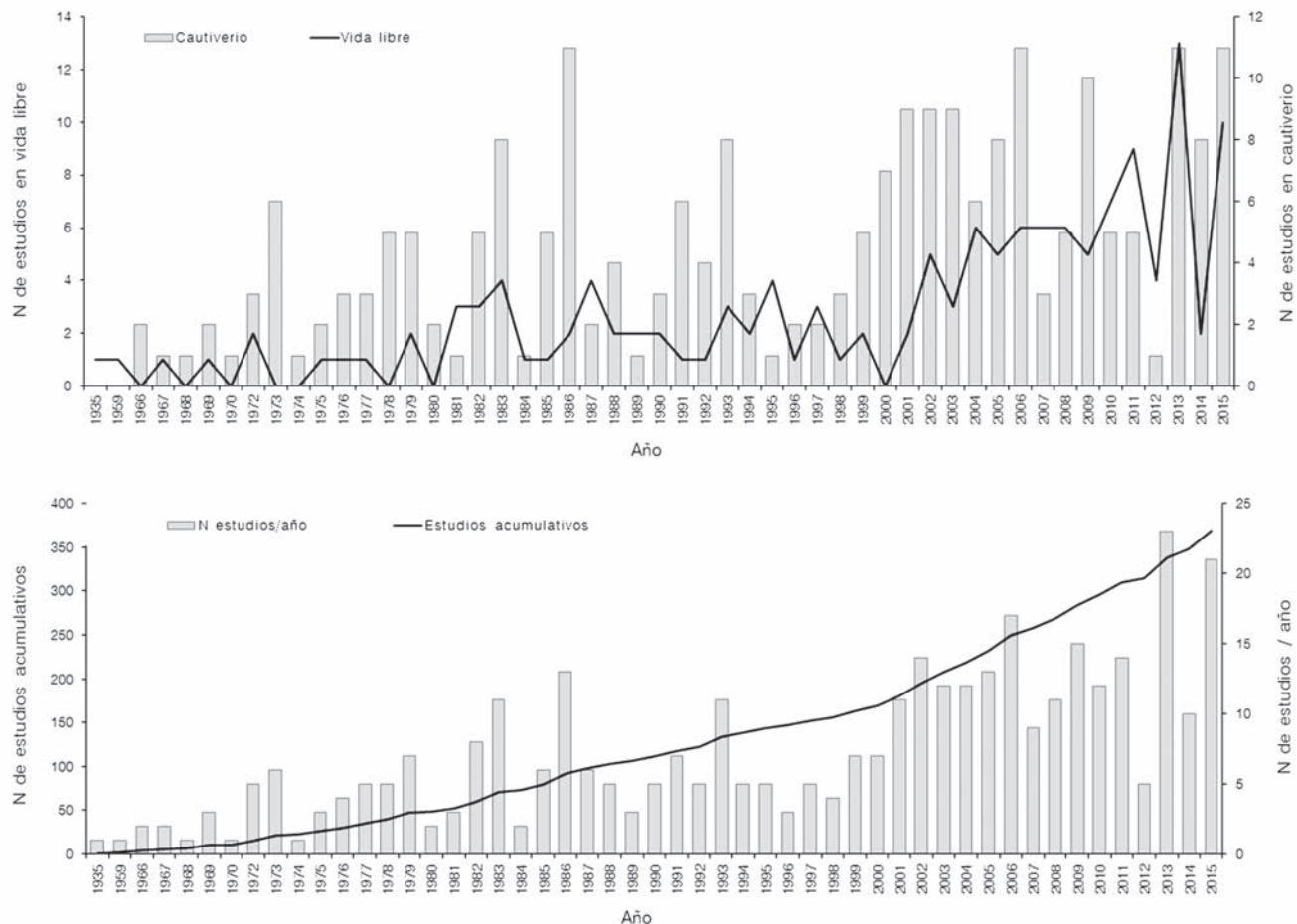


Figura 1. Número de estudios centrados en aspectos de la comunicación acústica de primates neotropicales publicados por año entre 1935 y octubre de 2015. El gráfico de la parte superior muestra el patrón del total de estudios hallados (estudios anuales y las cifras acumuladas a lo largo de los años), mientras que el gráfico inferior muestra la producción académica separada por investigaciones realizadas en cautiverio (incluye animales de laboratorio) y en ambiente natural. Nótese que el intervalo entre 1935 y 1959, en los cuales ningún estudio fue registrado, no está representado en el gráfico.

primates neotropicales no hay información publicada sobre cualquier aspecto de su comunicación acústica (Tabla 1). Para los géneros *Aotus*, *Brachyteles*, *Cacajao*, *Callimico*, *Chiropotes*, *Mico*, *Oreonax Lagothrix* y *Pithecia*, solo unos pocos estudios sobre comunicación acústica han sido publicados. Para *Aotus*, *Ateles*, *Cacajao*, *Callicebus*, *Mico* y *Pithecia*, alrededor del 70 % de sus especies carecen de estudios con este enfoque. Esa carencia incluye la información más básica, como la descripción del repertorio vocal, importante para el avance en el estudio de la comunicación acústica de una especie. De las 141 especies consideradas, hay información disponible sobre el repertorio de solo 17 %. Para *Oreonax*, *Chiropotes* y *Mico* no encontramos información sobre el repertorio de ninguna de estas especies, incluso considerando otras fuentes bibliográficas, además de los artículos científicos indexados en la plataforma *Web of Science* (Tabla 1).

El repertorio vocal de las especies estudiadas muestra un tamaño promedio de 20 tipos vocales, fluctuando entre 6 y 52 tipos (Tabla 1). Aun considerando que los primates neotropicales tienen un repertorio vocal amplio, cerca de un tercio de los estudios hallados enfatizan las vocalizaciones más conspicuas, como los llamados largos o de largo alcance (*loud* o *long calls* en inglés). Para los géneros *Alouatta*, *Ateles*, *Brachyteles* y *Callicebus* los estudios centrados en estos tipos de vocalizaciones conspicuas corresponden a más del 70 % de los estudios publicados (Tabla 1).

La mayoría de los estudios (alrededor del 63 %; Tabla 1) se centraron en individuos o grupos mantenidos en cautividad. Además, a pesar de la falta de estudios básicos sobre la comunicación acústica de primates neotropicales, una gran parte de los estudios publicados (63 %; Tabla 1) han adoptado un enfoque experimental en sus investigaciones.

Tabla 1. Información sobre el número de estudios publicados entre 1935 y octubre de 2015 en comunicación acústica para cada género de primates neotropicales. Los estudios se clasifican en trabajos centrados en los llamados de largo alcance (LL) en cautiverio (Cautiv.) y en vida libre (VL) y estudios que adoptaron un enfoque experimental (Exp.). Las dos últimas columnas resumen el número y porcentaje de especies para las cuales se estudió cualquier aspecto de su comunicación acústica (Total) o hay descripción de su repertorio acústico (repertorio). Para los géneros cuyo tamaño de repertorio acústico es conocido para algunas de sus especies, se indican los valores mínimo y máximo del repertorio grabado.

Género	N	Tamaño repertorio*	N estudios	LL	Cautiv.	VL	Exp.	Total (Repertorio)	
								N	%
<i>Alouatta</i>	12	13-26 ^A	37	33	1	36	9	7 (1)	58 (8)
<i>Aotus</i>	11	6-7 ^B	2	-	2	-	2	2 (1)	18 (9)
<i>Ateles</i>	7	13-14 ^C	14	11	2	12	8	2 (1)	29 (14)
<i>Brachyteles</i>	2	28 ^D	5	4	0	4	0	2 (1)	100 (50)
<i>Cacajao</i>	5	9-12 ^E	5	4	0	5	2	1 (2)	20 (4)
<i>Callicebus</i>	30	20-26 ^F	16	12	2	15	8	5 (2)	17 (7)
<i>Callimico</i>	1	40 ^G	2	-	1	1	1	1 (1)	100 (100)
<i>Callithrix</i>	6	13 ^H	75	19	73	4	61	4 (1)	67 (17)
<i>Cebuella</i>	1	19 ^I	9	1	6	3	5	1 (1)	100 (100)
<i>Cebus</i>	4	27 ^J	14	4	1	12	4	3 (1)	75 (25)
<i>Chiropotes</i>	5	-	3	0	0	3	0	2 (0)	40 (0)
<i>Lagothrix</i>	4	6-8 ^K	3	-	1	3	1	3 (2)	75 (50)
<i>Leontopithecus</i>	4	8-21 ^L	16	8	5	11	6	3 (2)	75 (50)
<i>Mico</i>	14	-	2	1	-	2	-	2 (0)	14 (0)
<i>Oreonax</i>	1	-	1	-	-	1	-	1 (0)	100 (0)
<i>Pithecia</i>	6	12-18 ^M	2	0	0	2	0	2 (1)	33 (17)
<i>Saguinus</i>	15	14-38 ^N	56	29	45	13	38	6 (3)	40 (20)
<i>Saimiri</i>	5	19-52 ^O	96	0	90	7	78	3 (3)	60 (60)
<i>Sapajus</i>	8	29 ^P	12	1	2	10	11	3 (1)	38 (13)
Total	141	6-52	370	127	231	144	234	53 (24)	38 (17)

Abreviaturas: N: número de especies consideradas para cada género; N estudios: número total de estudios registrados por género. A-P referencias utilizadas y enumeradas en el cuadro al pie de página. *Información obtenida a partir de las referencias de otra naturaleza, sin ser artículos científicos (como capítulos de libros, tesis, tesinas y monografías), también fue consultada para indicar el tamaño de las listas de reproducción.

^AAltmann 1959; ^BBaldwin & Baldwin 1976; ^CKantha *et al.* 2009; ^DEisenberg 1976; Ramos-Fernández 2008; ^EMendes 1995; ^FRowe 1996; Bezerra *et al.* 2010a; ^GMoynihan 1966; ^HRobinson 1979b; ^IMasataka 1982; ^JBezerra & Souto 2008; ^KPola & Snowdon 1975; ^LGros-Louis *et al.* 2008; ^MCasamitjana 2002; ^NLeón *et al.* 2014; ^ORuiz-Miranda & Kleiman 2008; ^PLobão-Cruz 2009; ^QHenline 2007; Buchanan 1978; ^RMoody 1976; Fuentes *et al.* 2013; Rueda & Zerda 2009; Cleveland & Snowdon 1982; ^SWinter *et al.* 1966; Winter 1969; Winter 1972; Schott 1975; Joseph & Wilson 1978; ^TBastos *et al.* 2015.

DISCUSIÓN

La producción académica sobre comunicación acústica en primates neotropicales presenta una tendencia similar a los estudios sobre biodiversidad (Stork & Astrin 2014): aumentando a partir del final del año 1990, según indicado por el incremento en la línea acumulativa de los estudios (Figura 1). Este patrón puede ser un reflejo de los avances en las técnicas y equipos para el registro y análisis de los sonidos, y la mayor accesibilidad a estos a partir de mediados de los noventa

(Baptista & Gaunt 1994). Grabadores digitales portátiles, prácticos y accesibles, junto a los avances en la capacidad de almacenamiento de registros, han facilitado el trabajo en el campo. Además, se ha hecho disponible una creciente variedad de paquetes de *software* de análisis, muchos de ellos libres, que permiten que las grabaciones se puedan visualizar y analizar fácilmente en computadoras personales. Todo esto puede estar influyendo en el aumento de trabajos publicados con prima-

tes en vida libre desde 2002, los cuales son una gran contribución a los estudios de la comunicación animal. Aunque los estudios en cautividad ofrecen condiciones controladas para la observación de los individuos, los estudios de animales silvestres son importantes pues reflejan la situación natural en la que se emiten las vocalizaciones. Sin embargo, estudios de cautiverio son útiles para la descripción espectrográfica de las principales categorías de vocalizaciones.

La contribución de los estudios con enfoque experimental atrae especialmente nuestra atención por corresponder a más del 60 % de los estudios analizados. Este escenario puede ser un reflejo del gran número de estudios en cautividad, lo que facilita este tipo de abordaje, así como un reflejo de la presión existente en el ambiente académico por estudios experimentales que testan hipótesis, en detrimento de enfoques más descriptivos. Aunque los datos evaluados no son exhaustivos, especialmente por estar centrados en artículos científicos, nuestros resultados nos permitieron detectar algunos patrones y lagunas importantes en el estudio de la comunicación acústica de primates neotropicales los cuales se discuten más adelante.

¿Qué sabemos sobre la comunicación acústica de primates neotropicales?

Familia Aotidae

Excepto por dos estudios en cautiverio, los trabajos publicados sobre comunicación acústica en *Aotus*, único género de la familia Aotidae, son básicamente inexistentes (Tabla 1). De las 11 especies reconocidas, solo hallamos estudios sobre la estructura acústica de sus vocalizaciones y los respectivos contextos para una de ellas: *A. azaraea* (Kantha *et al.* 2009). Para las otras tres especies (*A. griseimembra*, *A. nigriceps*, *A. nancymaae*), fue hallada información sobre la comunicación acústica en materiales de otra naturaleza, no siempre de fácil acceso (Andrew 1963; Moynihan 1964; Sivertsen *et al.* 1982; Depeine *et al.* 2008), o en las revisiones sobre aspectos de la ecología y el comportamiento de las especies (Fernández-Duque 2012). Además, la información disponible se basa principalmente en estudios con animales en cautividad (Sivertsen *et al.* 1982; Wright 1985).

Las vocalizaciones de *Aotus* son de baja frecuencia, con frecuencias máxima alrededor de 6 kHz. Las vocalizaciones más características en el repertorio del

género son los llamados de largo alcance (*hoots*), que pueden ser escuchados hasta 500 m, siendo usados en la comunicación entre grupos sociales (Moynihan 1964; Wright 1985). Estas vocalizaciones parecen diferir entre machos y hembras, lo que sugiere un posible papel en la atracción del sexo opuesto (Depeine *et al.* 2008). Incluso para estos llamados más conspicuos, hay poca información disponible. La escasez de estudios con estos primates puede estar relacionada con las dificultades inherentes en al estudio de animales nocturnos o al hecho de que estos primates den prioridad a otros medios de comunicación, tales como la comunicación olfativa (Fernández-Duque 2012).

Familia Atelidae

Nuestra búsqueda resultó en solo cinco trabajos con *Brachyteles*, siendo 4 hallados en la búsqueda sistemática y uno no indexado de nuestro conocimiento. Para una de las especies, *B. arachnoides*, solo encontramos un artículo que apenas menciona las vocalizaciones producidas en un solo episodio de agresión letal. El repertorio de *B. hypoxanthus* es amplio, y han sido identificadas 28 categorías vocales (Tabla 1). Los trabajos específicos se concentran en los *staccatos* y *neighs* (relinchos), vocalizaciones de contacto. Dada la poca agresividad observada en este género y la presencia de interacciones sociales predominantemente afables, sería interesante evaluar el papel de la comunicación vocal en la mediación de estas interacciones, así como de los raros eventos agresivos.

Para los géneros *Lagothrix/Oreonax*, falta la descripción del repertorio básico para casi todas las especies. Hallamos cuatro estudios en la búsqueda, siendo dos más relacionados al repertorio (Tabla 1), y dos abordando el tema de comunicación de forma tangencial. Los repertorios de otras dos especies fueron publicados en una monografía (Eisenberg 1976) y un capítulo de un libro (León *et al.* 2014). Con base en los pocos datos de repertorio, este parece ser pequeño, entre 6 y 13 tipos (el valor superior puede reflejar subtipos). Algunas especies coexisten en grupos relativamente grandes, siendo estos primates interesantes para realizar estudios sobre las vocalizaciones de baja amplitud relacionados con las interacciones sociales.

Encontramos 14 trabajos con *Ateles*, con predominio de *A. geoffroyi*, y solo uno con *A. belzebuth*. Nueve de las 14 publicaciones encontradas se centran en los re-

linchos, una vocalización de contacto con amplitud relativamente alta. Los otros estudios abordan otras vocalizaciones: de contacto, alarmas, vocalizaciones producidas en contextos agonísticos y una descripción del contexto y la función de algunos llamados. El único estudio registrado que contiene una descripción detallada del repertorio de *Ateles* es un estudio clásico con *A. fusciceps* cautivos y *A. geoffroyi* salvaje, que describe 13 tipos de voces y algunos subtipos.

En estos tres géneros, las vocalizaciones de contacto parecen ser emitidas en tasas elevadas, habiendo sido objeto de varios estudios en *Ateles* y *Brachyteles*. Dada la fluida estructura social de estos primates, así como la variación en el tamaño del grupo, la estructura y la cohesión social entre las diferentes especies o incluso poblaciones, estas vocalizaciones son un tema interesante para profundizar y estudiar de manera comparativa. Además, los tres géneros son apropiados para estudios sobre aspectos de la intencionalidad en la emisión y respuesta de estas vocalizaciones de contacto (Cunha & Byrne 2008). Para ninguno de estos tres géneros se menciona el uso de la vocalización de largo alcance con función predominantemente inter-grupal o de ajuste del uso del espacio o de acceso a otros recursos, en claro contraste con el otro género del grupo, *Alouatta*. A este respecto Eisenberg (1976) especuló sobre la categoría llamada de largo alcance (*long loud call*) en *Ateles*. Por lo tanto, este es un campo fértil para estudios que traten de desentrañar esta dicotomía entre atelíneos, con un género que se caracteriza precisamente por estas vocalizaciones (*Alouatta*) y otros tres que no, bien como investigar esta dicotomía con relación a los aspectos de la estructura social y las interacciones inter-grupales.

Para el género *Alouatta* identificamos 37 publicaciones, con predominio de las especies de América Central, *A. palliata* y *A. pigra*. Las vocalizaciones de largo alcance son las más estudiadas, con solo nueve estudios centrados o mencionando vocalizaciones de baja amplitud. Una revisión más detallada de ambos tipos de vocalizaciones, de largo alcance y de baja amplitud, está provista por Kitchen *et al.* (2015) y Cunha *et al.* (2015), respectivamente.

Estudios sobre el repertorio vocal son todavía inexistentes para la mayoría de las especies del género. Además, muchos de los estudios existentes son obsoletos, pues fueron publicados sin espectrogramas o con figuras de baja calidad. De los nueve trabajos encontra-

dos sobre vocalizaciones de baja amplitud, cuatro son de repertorio y tres tienen foco exclusivo en alguna vocalización o grupo de vocalizaciones específico. No hay trabajos específicos con vocalizaciones de corto alcance en el contexto de comportamiento lúdico, de infantes, de alimentación, alarma y en contextos agonísticos o afiliativos, siguiendo la tendencia en la familia. Para las vocalizaciones de largo alcance, los estudios disponibles ya permiten una mayor profundización. Sin embargo, todavía hay una falta de concordancia sobre la función putativa de vocalizaciones, incluso dentro de una misma especie. En términos estructurales, el carácter atonal de los aullidos y sus largas emisiones los tornan apropiados para el estudio de fenómenos no-lineares. Adaptaciones anatómicas extremas relacionadas con las vocalizaciones de larga distancia también hacen de este género uno apropiado para estudios anatómicos y morfo-funcionales (de Boer 2009). En vista del gran número de especies incluidas en el género, existe potencial para estudios comparativos, sea de repertorio vocal o de vocalizaciones específicas.

Familia Callitrichidae

La mayoría de los estudios han sido realizados con especies presentes en centros de primatología, otros tipos de cautividad (universidades o zoológicos involucrados en investigación), o proyectos de campo a largo plazo: *Callithrix* y *C. kuhli*, *Leontopithecus rosalia*, *L. chrysopygus* y *L. chrysomelas*, y *Saguinus oedipus*. Los repertorios vocales han sido descritos por estas pocas especies destacadas.

Los estudios abarcan una amplia variedad de temas, pero existe un sesgo por estudios que tratan sobre la función de vocalizaciones, especialmente las llamadas de larga distancia y las vocalizaciones asociadas con el forrajeo o alimentación. Este sesgo de estudios sobre la función puede provenir de un interés por la comprensión de la pregunta: ¿Por qué tanta diversidad de vocalizaciones?, y de un interés por entender la complejidad observada en el uso de vocalizaciones. Los callitriquídeos exhiben repertorios con más de 18 vocalizaciones, variando entre 8 y 40 vocalizaciones (Tabla 1); las vocalizaciones son generalmente emitidas en combinaciones o concatenadas para formar series (Ruiz-Miranda & Kleiman 2008; Snowdon 2009). Varias hipótesis han sido propuestas para explicar esta diversidad y complejidad, relacionándola con la complejidad social, repertorio

de emociones, la coordinación de las actividades del grupo, la complejidad del ambiente y la representación simbólica (McComb & Semple 2005; Snowdon 2009). Este rico y complejo sistema de comunicación de callitriquídeos ha hecho de ese grupo un modelo interesante para estudiar la evolución y ontogenia de la comunicación vocal y del lenguaje (Rukstalis *et al.* 2003; Pistorio *et al.* 2006); lo que explica el otro sesgo observado en publicaciones: la multitud de trabajos sobre la neurobiología y la producción de sonidos.

El repertorio vocal de muchas especies aún no ha sido plenamente estudiado, y para algunas de las más estudiadas quedan muchas lagunas a fin de comprender el funcionamiento de distintas vocalizaciones. Poco se sabe acerca de la funcionalidad de la vocalización Trino b del tití león dorado, por ejemplo, una vocalización corta, de inicio e final abruptos, con rango de frecuencia de entre 4 y 11 kHz (Kleiman *et al.* 1988), emitida casi exclusivamente por los adultos reproductores del grupo social (McLanahan & Green 1977). Un estudio sugiere que los machos localizan a sus parejas a través de emisiones de trinos b, principalmente durante encuentros inter-grupales (Romano 2011). La vocalización puede estar relacionada con una estrategia «anti-traición», pero que esta hipótesis debe ser explorada más a fondo.

Familia Cebidae

Los géneros *Cebus* y *Sapajus* son conocidos por su gran capacidad cognitiva y organización social compleja; son foco de muchos estudios sobre cognición y la sociabilidad (Fragaszy *et al.* 2004). Sorprendentemente, pocos estudios han sido dirigidos a la comunicación vocal de estos primates (Tabla 1). Los estudios sobre comunicación vocal en los capuchinos se han centrado en *Sapajus nigritus* y *Cebus capucinus*, con excepción de la descripción de los repertorios acústicos de *Cebus capucinus* (Gros-Louis *et al.* 2008) y *Sapajus flavius* (Bastos *et al.* 2015). Aquellos estudios tratan primordialmente de vocalizaciones utilizadas para la coordinación del movimiento del grupo, alertar sobre predadores y vocalizaciones asociadas a alimentación (Boinski 1993; Di Bitetti 2005; Wheeler 2009, 2010). Entre estas categorías, destacan las señales de alarma, siendo estudiadas desde su especificidad con respecto al tipo de depredador (Digweed *et al.* 2005), hasta su uso como una estrategia para engañar al receptor (normalmente individuos dominantes), a fin de aumentar el acceso de los emisores a

recursos o escaparse de agresiones (Wheeler 2009, 2010). Contraestrategias para lidiar con estas señales deshonestas también han sido estudiadas (Wheeler & Hammerschmidt 2013). Las vocalizaciones de alimentación también parecen ser utilizadas para engañar al receptor, posiblemente para aumentar la adquisición de alimentos y reducir los costos de los llamados al transmisor, ya que los capuchinos son más propensos a vocalizar cuando hay monos cercanos y numerosos (mayor riesgo de ser descubierto y posiblemente castigado), y cuando los recursos son más abundantes (Di Bitetti 2005).

De entre los *Cebidae*, los *Saimiri* fueron los que más estudios tuvieron registrados en la búsqueda (Tabla 1). Pero, esto ocurre pues hay una fuerte tradición de investigación en el laboratorio con estos primates, centrada en las bases neuronales de la comunicación acústica. Mucho de lo que sabemos hoy acerca del control de la producción vocal viene de los resultados de estos estudios (Juergens 2009). Estudios con *Saimiri* en cautividad fueron pioneros en la investigación sobre la influencia del aprendizaje en la producción vocal en primates, mostrando que los jóvenes en aislamiento podían producir las vocalizaciones características de la especie (Winter *et al.* 1973). Por otro lado, hay pocos estudios con animales silvestres. Aunque el repertorio vocal de estos animales en cautiverio es bien conocido, y es el mayor repertorio descrito para los primates neotropicales (Tabla 1), no hay ninguna descripción del repertorio para las especies del género en vida libre.

Familia Pitheciidae

Entre los primates de esta familia, los *Callicebus* han sido los más estudiados respecto a la comunicación acústica, seguido de los *Cacajao*. En nuestra búsqueda encontramos trabajos sobre comunicación vocal solo para cinco de las 34 especies de *Callicebus* (recientemente dividido en tres géneros, véase Byrne *et al.* 2016) y una de las cinco de *Cacajao* (Tabla 1). Para *Callicebus* la mayoría de los estudios (75 %; Tabla 1) fueron investigaciones de la estructura acústica, contexto y función de los llamados largos, característicos de estos primates. Estos llamados son producidos generalmente en dúos (antifonales) por la pareja reproductora, a veces en conjunto a su cría para formar coros. Estos llamados son resultado de la combinación de unidades vocales menores, sílabas, que dan lugar a frases, que luego se

combinan en secuencias más largas (Robinson 1979b; Müller & Anzenberger 2002; Caselli *et al.* 2014). Diferentes combinaciones se utilizan para la comunicación entre los miembros del mismo grupo y entre grupos vecinos (Caselli *et al.* 2014). En este último contexto, los llamados largos parecen tener una función de defensa de recursos, tales como alimentos o zonas con alimentos (Robinson 1979a,b; Kinzey & Robinson 1983; Price & Piedade 2001; Caselli *et al.* 2014, 2015) y, posiblemente, de defensa de la pareja reproductiva (Robinson 1979b). Esta última función, sin embargo, ha sido poco explorada (Caselli *et al.* 2015). Las llamadas de alarma de *Callicebus* también han sido investigadas en detalle. Para *C. nigrifrons*, fue observado que usan llamadas distintas en respuesta a depredadores aéreos y terrestres (Cäsar *et al.* 2012a,b).

Para *Cacajao* hay informes sobre el tamaño del repertorio vocal de *C. calvus* (Rowe 1996), la descripción del repertorio de *C. ouakari* (Bezerra *et al.* 2010a), bien como estudios sobre la utilización y difusión del llamado de largo alcance o *tchó* de *C. ouakari* (Bezerra *et al.* 2010a,b). Los *tchó* parecen tener un papel importante en la coordinación de las actividades del grupo y pueden contener pistas acerca de la identidad del remitente y del contexto asociado de comportamiento (Bezerra *et al.* 2010a). Excepto por un estudio no publicado sobre el repertorio vocal de *Pithecia pithecia* (Henline 2007), los *Pithecia* y *Chiropotes* raramente han sido objeto de estudios sobre la comunicación acústica. Los pocos datos disponibles para estos géneros corresponden a informes sobre el contexto y la frecuencia de uso de algunos tipos de vocalizaciones contenidos dentro de estudios con otros enfoques (Di Fiore *et al.* 2007; Suleima & Ferrari 2009). Todavía sabemos muy poco acerca de cualquier aspecto de la comunicación acústica de los primates de la familia Pitheciidae. De 46 especies consideradas, por ejemplo, descripciones adecuadas del repertorio vocal básico han sido realizadas para solo cuatro especies (Tabla 1).

La escasez de estudios sobre la comunicación en *Pitheciidae* probablemente refleja las dificultades logísticas para estudiar estos monos. Los *Callicebus* y los *Pithecia* viven en grupos pequeños, difíciles de detectar por culpa de su comportamiento discreto y poseen vocalizaciones de baja intensidad, similares a las vocalizaciones de aves (excepto por los coros y duetos en el caso de *Callicebus*). Además, normalmente son primates ariscos y difíciles de habituar. Los *Cacajao* viven en grupos

grandes y normalmente habitan bosques de várzea de difícil acceso; los *Chiropotes*, a su vez, tienen enormes áreas de vida y una estructura social de fisión-fusión. Estos aspectos dificultan la habituación y el estudio a largo plazo de estos primates.

Perspectivas para el estudio de la comunicación vocal en primates

De esta revisión, destacamos que, con todos los avances en este tema, aún se necesitan estudios descriptivos básicos, especialmente con una mayor complementariedad entre los estudios en cautiverio y vida libre. En una revisión sobre la comunicación en *Leontopithecus*, por ejemplo, Ruiz-Miranda & Kleiman (2008) muestran que el contexto y la emisión de la vocalización en cautiverio son más variados que en vida libre, lo cual puede influir en la interpretación de la función de estas vocalizaciones. En estudios con *Saimiri*, que durante mucho tiempo se han estudiado solamente en cautiverio, funciones desconocidas para algunos tipos vocales comenzaron a ser entendidas apenas con estudios en vida libre, como, por ejemplo, la función de la vocalización *chucks*, una vocalización clave para la coordinación de los movimientos y la cohesión de los miembros del grupo.

Otro punto importante que surge de la evaluación de los repertorios vocales es la amplia variación en los tamaños de repertorios, incluso dentro del mismo grupo (Tabla 1). La determinación de los repertorios vocales corresponde a un ejercicio desafiante y una amplia gama de enfoques se han utilizado para lograr este objetivo. El conocimiento de los repertorios vocales de diferentes especies representa un paso clave en la comprensión de la evolución de la complejidad de la comunicación animal y la sociabilidad. Por lo tanto, existe una necesidad urgente de revisar los enfoques y protocolos estandarizados que resulten en datos comparativos para avanzar en esta línea de investigación. Esfuerzos en esta dirección se han visto en los estudios de la comunicación acústica de las aves (Botero *et al.* 2008; Harris *et al.* 2016), e estos pueden servir como modelo para los investigadores con interés en comunicación de los primates.

Por último, nos gustaría destacar que temas considerados en este trabajo han mostrado resultados interesantes que pueden ampliarse para futuros estudios, como los aspectos cognitivos de la emisión de vocalizaciones, incluyendo las respuestas vocales a los depreda-

dores y los llamados relacionados con la alimentación. Por último tratamos de la llamada de larga distancia para la coordinación de la actividad interna de los grupos y la interacción entre grupos vecinos.

Un ejemplo de la relación entre cognición y comunicación vocal es el concepto de representación simbólica. Se deduce que hay representación simbólica cuando las señales tienen como referente (o significado) un objeto o evento en el medio ambiente, externo al emisor. Estas señales han sido interpretadas como funcionalmente referenciales, por la imposibilidad de saberse exactamente si son referenciales en el sentido humano (Hauser 1996). Ejemplos de estudios clásicos con primates son los de Seyfarth & Cheney (1990) con *Chlorocebus pygerythrus*, los monos vervet de África, aunque pruebas de esa capacidad en los primates del Nuevo Mundo se han encontrado para las llamadas de alarma de depredadores de *Callithrix*, *Callicebus*, *Cebus*, *Sapajos* y *Leontopithecus* (Kleiman *et al.* 1988; Digweed *et al.* 2005; Ferrari 2009; Cäsar *et al.* 2012a,b). Similar a la especie africana, los primates del Nuevo Mundo emiten vocalizaciones acústicamente distintas para diferentes categorías de depredadores. En general, las vocalizaciones sobre depredadores aéreos son más cortas y de alta frecuencia (Hz), tipo de estallido corto que provoca respuestas rápidas en los receptores. Para depredadores terrestres, los llamados incluyen distintos tipos de vocalizaciones y el evento es de larga duración, provocando el reclutamiento de coespecíficos y, en algunos casos, el ataque (*mobbing*) al depredador. Estudios que cuantifican las posibles diferencias en las propiedades acústicas de los llamados para tipos específicos de depredador; o que documentan las variaciones individuales en la probabilidad de emitir estas llamadas y su utilización en otros contextos, son líneas de investigación prometedoras.

Las vocalizaciones también pueden servir como un importante canalizador en manifestaciones de otras habilidades cognitivas, como la capacidad de enseñanza y aprendizaje (Thoton & Raihani 2008). Los llamados de oferta de alimentos (*food-offering calls*; Ruiz-Miranda *et al.* 1999), por ejemplo, son fundamentales en el aprendizaje de forrajeo de presas (Rapaport & Ruiz-Miranda 2002). Estos llamados, emitidos por el animal tutor al encontrar una presa, atraen a los jóvenes, que al acercarse buscan u observan al adulto manipular la presa escondida. Por último, el joven insiere la mano dentro del escondite de la presa y la captura.

Este ejemplo nos muestra también cómo la función de una vocalización puede cambiar con el contexto (Rapaport 2011). Cuando los jóvenes están empezando a alimentarse de manera independiente, las vocalizaciones emitidas por el adulto indican su disposición a transferir el alimento al joven (Ruiz-Miranda *et al.* 1999). Unos meses más tarde, la vocalización se utiliza para indicar la ubicación donde los jóvenes pueden capturar solos una presa.

El estudio de los llamados largos en calitriquídeos viene corroborado la idea de que, en los mamíferos, ni siempre las vocalizaciones son simples expresiones de las emociones, una vez que revelan algún grado de control cognitivo sobre la producción de vocalizaciones, la flexibilidad y la complejidad del contenido de estas señales comunicativas (Miller *et al.* 2010; Hotchkin *et al.* 2015). Estudios con *Saguinus oedipus* muestran que los individuos son capaces de manejar el estímulo que será transmitidos, al suspender la emisión de una llamada larga en diferentes momentos de la señal (Miller 2003), cambiando así la comunicación, dado que la unidad perceptual en esta especie es la llamada completa (Ghazanfar *et al.* 2001). Como las variaciones de frecuencia (Hz) y duración (s) del llamado largo podría contener pistas sobre la identidad y el sexo de los individuos (Ruiz-Miranda & Kleiman 2008), la degradación de las vocalizaciones durante su propagación en diferentes hábitats también son factores importantes para el establecimiento de la comunicación (Sabatini & Ruiz-Miranda 2008). No sorprende saber que los calitriquídeos buscan los sustratos del bosque más adecuados para la propagación del sonido (Sabatini & Ruiz-Miranda 2008) y que modifican su vocalización en respuesta al ruido ambiental (Hotchkin *et al.* 2015). Factores poblacionales también pueden afectar a la probabilidad de emisión de llamados y el tipo de respuesta a ellos/estos, como observado en *Callicebus* y *Alouatta*. En algunas poblaciones la emisión de estos sonidos es frecuente, mientras que en otras es raro. En algunas poblaciones o circunstancias la respuesta a estos llamados es la aproximación, y en otras, el distanciamiento (Robinson 1979a; Oliveira & Ades 2004; Caselli *et al.* 2014).

Finalmente, en la gran mayoría de las familias de platirrininos, exceptuando la familia *Cebidae*, hay géneros o especies con llamada de largo alcance en su repertorio, que tienen la función de interacción entre grupos. Ejemplos son los géneros *Alouatta*, *Aotus*, *Callicebus* y la familia Callitrichidae (Figura 2). Pruebas de hipótesis acerca



Figura 2. Primatas neotropicales emitiendo llamados largos (*loud calls*): a) un aullador en cautiverio (*Alouatta caraya*; Foto: Eduardo R. Pereira), b) un titi-del-noreste (*Callithrix jacchus*; Foto: José Pedro P. Lima), c) un tití-león-de-cara-dorada (*Leontopithecus chrysomelas*; Foto: Francisco F. R. de Oliveira), y d) un tití-león-dorado con uno de los gemelos vocalizando (*Leontopithecus rosalia*; Foto: Andreia Martins).

de la presencia de este tipo de llamada, dada la filogenia y sistema social de los grupos, ofrecen una oportunidad para comprender la relación entre el tipo de señal, el sistema social y la filogenia.

Una posibilidad de estudios no directamente relacionada a la comunicación en sí es el uso de los llamados de largo alcance (presentes en el repertorio vocal de muchos platirrinos, Tabla 1) para aumentar la detección de las especies en el campo, facilitando la obtención de datos sobre ocurrencia, densidad y distribución; importantes estos para la preparación, evaluación y adaptación de las estrategias de gestión y prácticas de gestión, esenciales para la conservación (Dacier *et al.* 2011; Peck *et al.* 2011; Spillmann *et al.* 2015). Puesto que es rara la observación directa de algunas especies de primates en la naturaleza, las vocalizaciones de largo alcance facilitan la identificación de los individuos no visibles ya que se pro-

pagan por muchos metros sin ser totalmente degradadas (Sabatini & Ruiz-Miranda 2008). La emisión de estas vocalizaciones también puede ser estimulada por medio de la reproducción de vocalizaciones previamente grabadas, técnica conocida como *playback* (Gestich *et al.* 2016). La utilización de la técnica de *playback*, sin embargo, presenta desafíos, como el muestreo de más de una especie por turno de observación y la existencia de diferencias en la probabilidad de respuesta entre especies e incluso entre poblaciones de la misma especie. Sin embargo, esta técnica se considera una alternativa de óptima relación costo/beneficio para proyectos para de muestreo de primates. Es importante destacar que archivos de vocalizaciones están disponibles a solicitud o en sitios virtuales específicos, proporcionando una herramienta importante para el desarrollo de estudios sobre la comunicación vocal (Tabla 2).

Voces de los primates neotropicales: ¿qué dicen?

A pesar de sus altibajos, el conocimiento de la comunicación acústica de los primates neotropicales se está haciendo cada vez más expresivo, especialmente desde mediados de los noventa. Mientras que algunos grupos (como algunos primates de la familia Callitrichidae y género *Saimiri*), o tipos vocales (llamados de largo alcance) han sido más enfatizados, otros grupos (primates de la familia Pitheciidae y géneros *Aotus*, *Ateles*, *Mico*, *Cebus* y *Sapajus*) y tipos vocales (llamados de bajas intensidades de monos aulladores y los huicocos o socayos), siguen estando prácticamente inexplorados. Hay que considerar que la sistemática de los platirrinos ha cambiado mucho en la última década y eso levanta hipótesis y oportunidades interesantes para estudiar la evolución de sistemas comunicativos. Los estudios también revelan una alta variación intra-específica en los sistemas sociales, lo cual nos lleva a pensar en el papel de la comunicación para mediar esa variación. En este capítulo se destacan temas y especies con una fuerte demanda de estudios para llenar las lagunas en el conocimiento de nuestros primates, y señalamos líneas de investigación que prometen destapar nuevos conocimientos. Los estudios de comunicación acústica de los primates neotropicales todavía no suenan tan bien como pueden. Pero futuramente esperamos que suenen tan fuerte como el aullido del mono aullador.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Irene Delval para su revisión y sugerencias en español y también a los revisores anónimos. Carlos R. Ruiz-Miranda agradece a el Consejo Nacional de Investigación de Brasil (CNPq) por la beca de producción (# 309660\2013-0) y a la Associação Mico Leão Dourado por los años de apoyo a la investigación.

BIBLIOGRAFÍA

Alfaro JWL, 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 & M Alfaro (2012) Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography* 39:272-288.

Altmann SA (1959) Field observations on a howling monkey society. *Journal of Mammalogy* 40:317-330.

Andrew RJ (1963) Origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. *Behaviour* 20:1-109.

Baldwin JD & JI Baldwin (1976) Vocalizations of howler monkeys (*Allouatta palliata*) in southwestern Panama. *Folia Primatologica* 26:81-108.

Baptista LF & SLL Gaunt (1994) Historical perspectives – advances in studies of avian sound communication. *The Condor* 96:817-830.

Bastos M, Souto A, Jones G, Eason P, Bione C, Schiel N & B Bezerra (2015) Vocal repertoire of wild blonde capuchins (*Sapajus flavius*) and contextual use of calls. *American Journal of Primatology* 77:605-617.

Bezerra BM & AS Souto (2008) Structure and usage of the vocal repertoire of *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology* 29:671-701.

Bezerra BM, Souto AS & G Jones (2010a) Vocal repertoire of golden-backed uakaris (*Cacajao melanocephalus*): call structure and context. *International Journal of Primatology* 31:759-778.

Bezerra BM, Souto AS & G Jones (2010b) Responses of golden-backed uakaris, *Cacajao melanocephalus*, to call playback: implications for surveys in the flooded Igapó forest. *Primates* 51:327-336.

Boinski S (1993) Vocal coordination of troop movement among white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology* 30:85-100.

Botero CA, Mudge AE, Koltz AM, Hochachka WM & SL Vehrencamp (2008) How reliable are the methods for estimating repertoire size? *Ethology* 114(12):1227-1238.

Bradbury JW & Vehrencamp SL (2011) *The principles of animal communication*. 2nd edition. Sinauer Associates. Sunderland, USA. 882 pp.

Braune P, Schmidt S & E Zimmermann (2005) Spacing and group coordination in a nocturnal primate, the golden brown mouse lemur (*Microcebus ravelobensis*): the role of olfactory and acoustic signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58:587-596.

Budzynski SM (2010) *Handbook of Mammalian Vocalization – An Integrative Neuroscience Approach*. Academic Press. USA. 530 pp.

Buchanan DB (1978) *Communication and ecology of pitheciine monkeys with special reference to Pithecia pithecia*. Dissertation. Wayne State University. Detroit, USA. 180 pp.

Byrne H, Rylands AB, Carneiro JC, Alfaro JWL, Bertuol F, da Silva MNF & JP Boubli (2016) Phylogenetic relationships of the New World titi monkeys (*Callicebus*): First appraisal of taxonomy based on molecular evidence. *Frontiers in Zoology* 13:10.

Casamitjana J (2002) The vocal repertoire of the woolly monkey *Lagothrix lagotricha*. *Bioacoustics* 13:1-19.

Cäsar C, Byrne RW, Hoppitt W, Young RJ & K Zuberbühler (2012a) Evidence for semantic communication in titi monkey alarm calls. *Animal Behaviour* 84:405-411.

Cäsar C, Byrne R, Young RJ & K Zuberbühler (2012b) The alarm call system of wild black-fronted titi monkeys, *Callicebus nigrifrons*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66:653-667.

- Caselli CB, Mennill DJ, Bicca-Marques JC & EZF Setz (2014) Vocal behavior of black-fronted titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*): acoustic properties and behavioral contexts of loud calls. *American Journal of Primatology* 76:788-800.
- Caselli CB, Mennill DJ, Gestich CC, Setz EZF & JC Bicca-Marques (2015) Playback responses of socially monogamous black-fronted titi monkeys to simulated solitary and paired intruders. *American Journal of Primatology* 77:1135-1142.
- Cheney DL & RM Seyfarth (1997) Reconciliatory grunts by dominant females baboons influence victims' behaviour. *Animal Behaviour* 54:409-418.
- Cleveland J & CT Snowdon (1982) The complex vocal repertoire of the adult cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Zeitschrift Fur Tierpsychologie* 58:231-270.
- Cunha RGT & RW Byrne (2008) The use of vocal communication in keeping the spatial cohesion of groups: intentionality and specific functions. En: Garber P, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW & BK Strier (eds.) *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology and Conservation*. Springer. New York, EE. UU. Pp. 341-363.
- Cunha RGT & RW Byrne (2013) Age-related differences in the use of the "Moo" call in black howlers (*Alouatta caraya*). *International Journal of Primatology* 34:1105-1121.
- Cunha RGT, de Oliveira DAG, Holzmann I & DM Kitchen (2015) Production of loud and quiet calls in howler monkeys. En: Kowalewski MM, Garber PD, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology*. Springer. New York, EE. UU. Pp. 337-368.
- Dacier A, de Luna AG, Fernández-Duque E & A Di Fiori (2011) Estimating population density of amazonian titi monkeys (*Callicebus discolor*) via playback point counts. *Biotropica* 43:135-140.
- de Boer B (2009) Acoustic analysis of primate air sacs and their effect on vocalization. *The Journal of the Acoustical Society of America* 126:3329-3343.
- Depeine CD, Rotundo M, Juárez CP & E Fernández-Duque (2008) Hoot calling in owl monkeys (*Aotus azarae*) of Argentina: sex differences and function. *American Journal of Primatology* 70:69.
- Di Bitetti MS (2005) Food-associated calls and audience effects in tufted capuchin monkeys, *Cebus apella nigrilus*. *Animal Behaviour* 69:911-919.
- Di Fiore A, Fernández-Duque E & D Hurst (2007) Adult male replacement in socially monogamous equatorial saki monkeys (*Pithecia aequatorialis*). *Folia Primatologica* 78:88-98.
- Digweed SM, Fedigan LM & Rendall D (2005) Variable specificity in the anti-predator vocalizations and behaviour of the white-faced capuchin, *Cebus capucinus*. *Behaviour* 142:997-1021.
- Eisenberg JF (1976) Communication mechanisms and social integration in the black spider monkey, *Ateles fusciceps robustus* and related species. *Smithsonian Contributions to Zoology* 213:1-108.
- Fernández-Duque E (2012) Owl monkeys *Aotus* spp. in the wild and in captivity. *International Zoo Yearbook* 46:80-94.
- Ferrari SF (2009) Predation risk and antipredator strategies. En: Garber P, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW & BK Strier (eds.) *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology and Conservation*. Springer. New York, EE. UU. Pp. 251-278.
- Fragaszy DM, Visalberghi E & LM Fedigan (2004) *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom. 339 pp.
- Fuentes JA, Zerda-Ordoñez E & J Muñoz-Duran (2013) Vocal communication of white-footed tamarin (*Saguinus leucopus*) in the wild. *Caldasia* 35:49-63.
- Gestich CG, Caselli CB, Nagy-Reis MB, Setz EZF & RGT da Cunha (2016) Estimating primate population densities: the systematic use of playbacks along transects in population surveys. *American Journal of Primatology* doi:10.1002/ajp.22586
- Ghazanfar AA (2013) Multisensory vocal communication in primates and the evolution of rhythmic speech. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:1441-1448.
- Ghazanfar AA, Flombaum JI, Miller CT, & MD Hauser (2001) The units of perception in the antiphonal calling behavior of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): playback experiments with long calls. *Journal of Comparative Physiology A. Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 187:27-35.
- Gros-Louis JJ, Perry SE, Fichtel C, Wikberg E, Gilkenson H, Wofsy S & A Fuentes (2008) Vocal repertoire of *Cebus capucinus*: Acoustic structure, context, and usage. *International Journal of Primatology* 29:641-670.
- Harris AJ, Wilson DR, Graham BA & DJ Mennill (2016) Estimating repertoire size in a songbird: a comparison of three techniques. *Bioacoustics* 25(3):211-224.
- Hauser MD (1996) *The evolution of communication*. MIT Press. Cambridge, Massachusetts. USA. 776 pp.
- Henline WT (2007) *Vocal repertoire of white-faced sakis (Pithecia pithecia)*. Master's thesis. Eastern Kentucky University. USA. 42 pp.
- Hotchkiss CF, Parks SE & DJ Weiss (2015) Noise-induced frequency modifications of tamarin vocalizations: implications for noise compensation in nonhuman primates. *PLoS ONE* 10:0130211.
- IUCN (2015-3) The IUCN red list of threatened species. www.iucnredlist.org. (Consultado el 24-11-2015).
- Joseph LM & MI Wilson (1978) Vocalizations and social behaviour of captive groups of feral-reared squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Primates* 19:301-309.
- Jürgens U (2009) The neural control of vocalization in mammals: a review. *Journal of Voice* 23:1-10.
- Kantha SS, Koda H & J Suzuki (2009) Owl monkey vocalizations at the Primate Research Institute, Inuyama. *Neotropical Primates* 16:43-46.
- Kinzey WG & JG Robinson (1983) Intergroup loud calls, range size, and spacing in *Callicebus torquatus*. *American Journal of Physical Anthropology* 60:539-544.
- Kipper S & D Todt (2002) The use of vocal signals in the social play of barbary macaques. *Primates* 43:3-17.

- Kitchen DM, Cunha RGT, Holzmann I & DAG de Oliveira (2015) Function of loud calls in howler monkeys. En: Kowalewski MM, Garber PD, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology*. Springer. New York, EE. UU. Pp. 369-402.
- Kleiman DG, Hoage RJ & KM Green (1988) The lion tamarins, genus *Leontopithecus*. En: Mittermeier RA, Rylands AB & AF Coimbra-Filho (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. World Wildlife Fund. New York, USA. Pp. 299-347.
- León JJ, Vargas SA, Ramírez MA, Galvis NF, Cifuentes EF & PR Stevenson (2014) Vocal communication in woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha lugens*) in Cueva de los Guacharos National Park, Colombia. En: Defler TR & PR Stevenson (eds.) *The Woolly Monkey, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer. New York, USA. Pp. 187-205.
- Liebal K, Waller B, Burrows A & K Slocombe (2014) *Primate Communication: A Multimodal Approach*. Cambridge University Press. Cambridge: United Kingdom. 306 pp.
- Lobão-Cruz E (2009) *Estrutura e uso do repertório vocal de Leontopithecus chrysomelas (Primates: Callitrichinae) em cativeiro*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco. Pernambuco, Brasil. 66 pp.
- Masataka N (1982) A field study on the vocalizations of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *Primates* 23:206-219.
- McComb K & S Semple (2005) Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology Letters* 1:381-385.
- McLanahan EB & KM Green (1977) The vocal repertoire and an analysis of the contexts of vocalizations in *Leontopithecus rosalia*. En: Kleiman DG (ed.) *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press. Washington, USA. Pp. 251-269.
- Mendes FDC (1995) *Interações vocais do miqui*. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil. 134 pp.
- Miller CT (2003) Interruptibility of long call production in tamarins: implications for vocal control. *Journal of Experimental Biology* 206:2629-2639.
- Miller CT, Mandel K & X Wang (2010) The communicative content of the common marmoset phee call during antiphonal calling. *American Journal of Primatology* 72:974-980.
- Moody MI & EW Menzel (1976) Vocalizations and their behavioral contexts in tamarin *saguinus-fuscicollis*. *Folia Primatologica* 25:73-94.
- Moynihan M (1964) Some behavior patterns of playtyrrhine monkeys. I. The night monkey (*Aotus trivirgatus*). *Smithsonian Miscellaneous Collections* 146:1-84.
- Moynihan M (1966) Communication in the titi monkey, *Calli- cebus*. *Journal of Zoology* 150:77-127.
- Müller AE & G Anzenberger (2002) Duetting in the titi monkey *Callicebus cupreus*: structure, pair specificity and development of duets. *Folia Primatologica* 73:104-115.
- Oliveira DA & C Ades (2004) Long-distance calls in Neotropical primates. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 76:393-398.
- Peck M, Thorn J, Mariscal A, Baird A, Tirira D & D Kniveton (2011) Focusing conservation efforts for the critically endangered brown-headed spider monkey (*Ateles fusciceps*) using remote sensing, modeling, and playback survey methods. *International Journal of Primatology* 32:134-148.
- Pistorio ALB, Vintch B & X Wang (2006) Acoustic analysis of vocal development in a New World primate, the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *The Journal of the Acoustical Society of America* 120:1655-1670.
- Pola YV & CT Snowdon (1975) The vocalizations of pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*). *Animal Behaviour* 23:826-842.
- Price EC & HM Piedade (2001) Ranging behavior and intraspecific relationships of masked titi monkeys (*Callicebus personatus personatus*). *American Journal of Primatology* 53:87-92.
- Ramos-Fernández G (2008) Communication in spider monkeys: the function and mechanisms underlying the use of the whinny. En: Campbell CJ (ed.) *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom. Pp. 220-235.
- Rapaport LG (2011) Progressive parenting behavior in wild golden lion tamarins. *Behavioral Ecology* 22:745-754.
- Rapaport LG & CR Ruiz-Miranda (2002) Tutoring in wild golden lion tamarins. *International Journal of Primatology* 23:1063-1070.
- Robinson JG (1979a) Vocal regulation of use of space by groups of titi monkeys *Callicebus moloch*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 5:1-15.
- Robinson JG (1979b) An analysis of the organization of vocal communication in the titi monkey *Callicebus moloch*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 49:381-405.
- Romano V (2011) *Vocalização Trino b como elo de localização entre reprodutores de mico-leão-dourado (Leontopithecus rosalia, Linnaeus, 1766)*. Monografia. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Rio de Janeiro, Brasil. 35 pp.
- Rowe N (1996) *The Pictorial Guide to the Living Primates*. Patagonias Press. East Hampton, USA. 263 pp.
- Rueda LE & E Zerda (2009) Comunicación vocal de un grupo de tití gris (*Saguinus leucopus*) en Mariquita, Colombia. *Neotropical Primates* 16:37-43.
- Ruiz-Miranda CR & DG Kleiman (2008) Conspicuidade e complexidade: temas na comunicação de micos-leões. En: Kleiman DG & Rylands AB (eds.) *Micos leões: biologia e conservação*. Smithsonian. Brasília, Brasil. Pp. 312-339.
- Ruiz-Miranda CR, Kleiman DG, Dietz JM, Moraes E, Grativol AD, Baker AJ & BB Beck (1999) Food transfers in wild and reintroduced golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *American Journal of Primatology* 48:305-320.
- Rukstalis M, Fite JE & JA French (2003) Social change affects vocal structure in a callitrichid primate (*Callithrix kuhlii*). *Ethology* 109:327-340.
- Sabatini V & CR Ruiz-Miranda (2008) Acoustical aspects of the propagation of long calls of wild *Leontopithecus rosalia*. *International Journal of Primatology* 29:207-223.

- Schott D (1975) Quantitative analysis of the vocal repertoire of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 38:225-250.
- Searcy WA & S Nowicki (2005) *The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems*. Princeton University Press. New Jersey, USA. 270 pp.
- Seyfarth R & D Cheney (1990) The assessment by vervet monkeys of their own and another species' alarm calls. *Animal Behaviour* 40:754-764.
- Silva Júnior JS, Figueiredo-Ready WMB & SF Ferrari (2013) Taxonomy and geographic distribution of the Pitheciidae. En: Barnett AA & LM Veiga (eds.) *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uuacaris*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom. Pp. 31-42.
- Sivertsen DW, Wright PC & T Trocco (1982) Calls of free-ranging night monkeys in Peru. *American Journal of Physical Anthropology* 57:228.
- Snowdon CT (1987) The structure and usage of long call in marmosets and tamarins. *Perspectives in Primate Biology* 3:83-92.
- Snowdon CT (1989) Vocal communication in New world monkeys. *Journal of Human Evolution* 18:611-633.
- Snowdon CT (2009) Plasticity of communication in nonhuman primates. *Advances in the study of behavior* 40:239-276.
- Spillmann B, Van Noordwijk MA, Willems E, Setia TM, Wipfli U & CP Van Shaik (2015) Validation of an acoustic location system to monitor bornean orangutan (*Pongo pygmaeus wurmbii*) long calls. *American Journal of Primatology* 77:767-776.
- Stork H & JJ Astrin (2014) Trends in Biodiversity Research - A Bibliometric Assessment. *Open Journal of Ecology* 4:354-370.
- Strier KB (2007) *Primate Behavioral Ecology*. 3rd Edition. Pearson Allyn and Bacon. Boston, USA. 452 pp.
- Suleima SBS & Ferrari SF (2009) Behavior patterns of southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in the fragmented landscape of eastern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology* 71:1-7.
- Thomson Reuters Corporation (2015) Web of Knowledge. www.webofknowledge.com. (Consultado en noviembre 2015).
- Thoton A & N Raihani (2008) The evolution of teaching. *Animal Behaviour* 75:1823-1836.
- Wheeler BC (2009) Monkeys crying wolf? Tufted capuchin monkeys use anti-predator calls to usurp resources from conspecifics. *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 276:3013-3018.
- Wheeler BC (2010) Decrease in alarm call response among tufted capuchins in competitive feeding contexts: possible evidence for counterdeception. *International Journal of Primatology* 31:665-675.
- Wheeler BC & K Hammerschmidt (2013) Proximate factors underpinning receiver responses to deceptive false alarm calls in wild tufted capuchin monkeys: is it counterdeception? *American Journal of Primatology* 75:715-725.
- Wich SA & CL Nunn (2002) Do male "long-distance calls" function in mate defense? A comparative study of long-distance calls in primates. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 52:474-484.
- Winter P (1969) Dialects in squirrel monkeys – vocalization of roman arch type. *Folia Primatologica* 10:216-229.
- Winter P (1972) Observations on the vocal behaviour of free-ranging squirrel monkeys. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 31:1-7.
- Winter P, Handley P, Ploog D & D Schott (1973) Ontogeny of squirrel-monkey calls under normal conditions and under acoustic isolation. *Behaviour* 47:230-239.
- Winter P, Ploog P & J Latta (1966) Vocal repertoire of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*), its analysis and significance. *Experimental Brain Research* 1:359-384.
- Wright PC (1985) *The costs and benefits of nocturnality in Aotus trivirgatus (the night monkey)*. Dissertation. City University of New York. New York, USA. 630 pp.

Estudio y conservación de primates en Colombia: avances, retos y el papel del Sistema de Parques Nacionales Naturales

Diana C. Guzmán Caro^{1*}, Sergio A. Vargas², Sasha Cárdenas², Jeisson D. Castro¹ y Pablo R. Stevenson²

¹Asociación Primatológica Colombiana, Bogotá, Colombia.

²Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.

*guzman@asoprimatologicacolombiana.org

Resumen

Durante los últimos 50 años, la primatología colombiana ha progresado de forma importante en términos de producción científica. En particular, en años recientes, se ha observado un incremento considerable en el número de investigaciones, junto con una diversificación en términos de tipos, temas y especies de estudio. No obstante, más de la mitad de publicaciones abarcan un número reducido de especies y regiones. Como resultado, actualmente, existe muy poca o ninguna información sobre las poblaciones de al menos 2/3 de las especies presentes en Colombia y se desconoce el estado de las comunidades de primates de gran parte del territorio nacional. Para alcanzar un conocimiento integral sobre el estado de las poblaciones de primates en el país, y atender de forma más efectiva sus necesidades de conservación, en los próximos años la primatología colombiana tiene como reto principal lograr una mejor concordancia entre las prioridades de investigación y conservación, así como la cobertura de los trabajos que son desarrollados.

Abstract

Primate research and conservation in Colombia: Advances, challenges and the role of the Natural National Parks System

During the past fifty years, Colombian primatology has made an important progress in terms of scientific production. In recent years in particular, there has been a considerable increase in the number of studies, together with a diversification in terms of research types, subjects and species. However, more than half of the published studies involve a reduced number of species and regions. As a result, to the present, there is little or no information on the populations of at least 2/3 of the primate species present in Colombia, and the status of primate communities across large part of the national territory in unknown. To achieve a more integral knowledge of the status of primate populations in the country and; thus, to be able to address more effectively their conservation needs, during the next years, the main challenge for Colombian primatology is to achieve a better coordination between the research and conservation priorities and the studies that are developed in the country.

Palabras clave Key words

diversidad, especies, investigación, primatología
diversity, primatology, research, species

INTRODUCCIÓN

De acuerdo con el actual consenso sobre la taxonomía de primates neotropicales, en Colombia se encuentran distribuidas de 45 a 47 especies y subespecies, incluyendo 15 taxones endémicos (Asociación Primatológica Colombiana 2016). Esto lo ubica como el sexto país con mayor riqueza de primates en el mundo, y el tercero en la región después de Brasil y Perú. La gran diversidad de éste y otros grupos de animales en Colombia está asociada a su ubicación geográfica y topografía, lo que permite la confluencia de cinco grandes regiones biogeográficas: Caribe, Pacífico, Andina, Orinoquía y Amazonía; y la presencia de una amplia gama de ecosistemas (Kattan *et al.* 2004).

A través de los años, la taxonomía y número de especies de primates listadas para el territorio colombiano ha cambiado considerablemente. En la última década, se han propuesto diferentes clasificaciones que reportan desde 27 hasta 40 especies para el país (Defler 2010; Groves 2006; UICN 2008) y tanto la taxonomía como filogenia de algunos grupos, en particular de los géneros *Aotus*, *Callicebus* y *Cebus*, continúan siendo objeto de debate y generan incertidumbre sobre el número existente (Defler & Bueno 2007; Ruiz-García *et al.* 2010, 2011; Boubli *et al.* 2012; Buckner *et al.* 2015; Lynch-Alfaro *et al.* 2014). No obstante, algunas modificaciones recientes, incluyendo la descripción y reconocimiento de *Callicebus caquetensis* como especie endémica de Colombia (Defler *et al.* 2010), la ratificación de *Lagothrix l. lugens* como subespecie (Botero *et al.* 2010), la nueva clasificación del género *Pithecia* (Marsh 2014) y la confirmación de la presencia de *Aotus nancymaae* en territorio colombiano (IGUN *et al.* 2012); han sido ampliamente aceptadas por la comunidad científica. Muy posiblemente este número continuará cambiando en la medida en la que los avances en áreas como la biología molecular, sigan aportando nueva información sobre la filogenia y la historia evolutiva de las especies.

Los estudios de campo han sido tradicionalmente el tipo de investigación predominante en Colombia, mientras que los estudios de laboratorio y cautiverio resultan poco comunes (Stevenson *et al.* 2010). De forma similar, la mayoría de los trabajos sobre primates realizados en el país se han enfocado en la historia natural, ecología, comportamiento y organización social de las

poblaciones; comparado con una baja proporción de estudios en anatomía, fisiología, parasitología y veterinaria (Stevenson *et al.* 2010). Estas tendencias son producto de una combinación de factores que incluyen las preferencias de los investigadores y la posibilidad de estudiar las especies tanto en su hábitat natural como en una gran variedad de ecosistemas. Adicionalmente, las publicaciones basadas en estudios de campo también pueden ser las fuentes más importantes de información cuando se investigan los aspectos más relevantes de la biología de los grupos para el diseño de planes de conservación.

Otro patrón evidente en la primatología colombiana ha sido la concentración de una gran proporción de las investigaciones realizadas, en un pequeño grupo de especies (*i.e.* *Alouatta seniculus*, *Ateles belzebuth*, *Lagothrix lagothricha* y *Sapajus apella*), lo que contrasta con una notoria carencia de trabajos sobre las poblaciones de más de la mitad de primates presentes en el país, incluyendo varias endémicas (Stevenson *et al.* 2010). Factores como la distribución, el tamaño de las poblaciones, así como la facilidad para estudiar la ecología y comportamiento, pueden influir en las preferencias de los investigadores. Sin embargo, problemáticas subyacentes como la ausencia de estaciones y sitios de investigación adecuados en gran parte del territorio nacional, la dificultad para acceder a ciertas zonas y regiones, y el número limitado de líneas de investigación permanentes, parecen ser las causas principales de los sesgos existentes (Stevenson *et al.* 2010). Como resultado, las amplias diferencias en la cantidad y tipo de información disponible sobre las especies de primates que habitan el territorio colombiano, conducen a conocimiento fragmentado y, en muchos casos, también conducen a conceptos erróneos sobre el estado de conservación de sus poblaciones.

Las principales amenazas para los primates en Colombia incluyen la destrucción de hábitats naturales para ser dedicados a la agricultura y ganadería (Armenteras *et al.* 2013), y la cacería (Peres & Palacios 2007). Más recientemente, estas amenazas se han asociado al desarrollo acelerado de la industria del aceite de palma (Castiblanco *et al.* 2013) y, dado el también creciente número de proyectos mineros en el país (Echavarría 2014), en los próximos años se espera un incremento en

la extensión de ecosistemas naturales afectados debido a estas actividades. Considerando que tanto el diseño como elaboración de planes y programas de conservación dependen en gran medida de la información disponible sobre las poblaciones, su hábitat y las amenazas que enfrentan; el desarrollo de trabajos sobre especies y poblaciones poco estudiadas resulta primordial. No obstante, para determinar con claridad cuáles deben ser las prioridades de investigación y conservación para la primatología colombiana, es necesario contar con un conocimiento actualizado sobre el estado de las poblaciones de primates en las diferentes regiones del país.

Con base en una revisión detallada sobre 1) el número, tipo y temas de investigación sobre primates colombianos publicados entre los años 1900 y 2015, 2) las distribuciones reportadas para las diferentes especies dentro del territorio colombiano, y 3) el papel del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia (SP-NNC); este trabajo explora los patrones y tendencias de los estudios sobre primates en Colombia a través de los años, analiza los avances logrados en la última década y los retos actuales, e identifica prioridades de investigación y conservación para la primatología colombiana durante los próximos años.

MATERIALES Y MÉTODOS

Investigación de primates en Colombia

Base de datos

Se generó una base de datos bibliográfica compuesta por registros de estudios sobre especies de primates presentes en Colombia, publicados entre los años 1966 y 2015 en forma de capítulos de libros y artículos en revistas indexadas. No se incluyó la literatura gris, debido a la dificultad para acceder a muchos de estos, lo que no permitía reunir una muestra representativa de este tipo de literatura.

Con el objetivo de analizar únicamente las contribuciones de los trabajos desarrollados en el país o por investigadores colombianos, solo se incluyeron publicaciones que cumplieran alguna de las siguientes condiciones: 1) basada en una investigación de campo realizada en territorio colombiano y 2) de autores colombianos o afiliados a una entidad colombiana, realizada sobre muestras o poblaciones nativas de Colombia. Aunque se recopiló información sobre revisiones generales realizadas de todas las especies de primates colombianos (Hernández-Camacho & Cooper 1976; Deffer 2003, 2010; Stevenson *et al.* 2006, *et al.* 2010), estas no fueron incluidas en los análisis. Se incluyeron publicaciones disponibles en 1) bases de datos en línea como Google Académico, Web of Science y SciELO, 2) sitios web de revistas de libre acceso, 3) bases de datos especializadas (*i.e.* Primate Lit, University of Wisconsin: <http://primatelit.library.wisc.edu/>), y 4) archivos personales de los autores. Para las publicaciones basadas en investigaciones de campo se incluyó información sobre el si-

tio de estudio, la región y el departamento en los que fueron realizadas.

Las especies se clasificaron de acuerdo con la taxonomía más reciente propuesta por el Grupo de Especialistas en Primates pertenecientes a la Comisión de Supervivencia de Especies de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (CSE/UICN) y por expertos colombianos (Asociación Primatológica Colombiana 2016). Por esto, todas las publicaciones sobre aquellos grupos cuya taxonomía ha presentado cambios en los últimos 50 años, fueron revisadas individualmente para confirmar o actualizar la clasificación empleada. Las especies fueron identificadas y asignadas con base en la localización de los sitios de estudio o el origen de los individuos incluidos en las investigaciones. Para publicaciones sobre más de una especie, se generó un registro por cada una de ellas. *Aotus nancymae* no fue incluida en los análisis, debido a que los trabajos realizados en Colombia o por autores colombianos sobre este tema corresponden a individuos provenientes de poblaciones no nativas, especialmente de Perú. A pesar que en años recientes se han llevado a cabo los primeros trabajos sobre las poblaciones presentes en el país, estas aún no han sido publicadas en forma de artículos científicos o capítulos.

Las publicaciones fueron clasificadas utilizando las categorías de tipos de investigación y temas de estudio previamente empleadas por Stevenson *et al.* (2010). Tipos de investigación: 1) desarrolladas en campo, 2) realizadas en condiciones de cautiverio, 3) de revisión, y 4) mixtas (con igual contribución de dos o más tipos). Temas de estudio: 1) anatomía y fisiología, 2) comportamiento y

organización social, 3) conservación e interacciones primate-humano, 4) distribución geográfica, 5) ecología e historia natural, 6) evolución y sistemática, y 7) parasitología y veterinaria. Para publicaciones sobre más de un tema, se generó un registro por cada uno de los abordados en el estudio. Adicionalmente, para evaluar los avances de la primatología colombiana a través del último medio siglo en términos de producción científica, los trabajos fueron agrupados en cinco décadas, de acuerdo al año (1966-1975, 1976-1985, 1986-1995, 1996-2005 y 2006-2015), y se calculó el número total de publicaciones y registros por década. Para evaluar los avances en términos de patrones y tendencias, se calculó el número de registros obtenidos por tipos, temas y especies de estudio a través de los últimos cincuenta años.

Papel del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia

Se estimó el número de especies de primates presentes dentro de las áreas protegidas comprendidas por el SPNNC a partir de: 1) información sobre la distribución de las diferentes especies de primates presentes en el país (Bennett 2003; Deffer 2003; IUCN 2008), 2) información sobre la localización de las diferentes áreas protegidas del SPNNC, y 3) entrevistas realizadas a los directores o funcionarios experimentados, de 56 de las 59 áreas protegidas, para corroborar la presencia de las diferentes especies dentro de estos espacios. Además,

con el fin de evaluar la contribución de los trabajos realizados dentro del SPNNC a la primatología colombiana, se estimó el porcentaje de publicaciones sobre primates basadas en estudios de campo desarrollados dentro de las áreas protegidas.

Deforestación en parques nacionales naturales

Los datos sobre deforestación en las áreas protegidas del SPNNC fueron obtenidos a partir de la información presentada en las publicaciones sobre cultivos ilícitos elaboradas por el Sistema Integrado de Monitoreo de Cultivos Ilícitos - SIMCI, el cual hace parte del Programa de las Naciones Unidas Contra la Droga y el Delito - UNODC (siglas en inglés).

Eventos de violencia y minas antipersona

Se recopiló información disponible desde 1990 hasta 2011 sobre la violencia en el país a través de bases oficiales de las publicaciones *Geografía de la confrontación y la violencia* de la Consejería Presidencial para los Derechos Humanos, de la Presidencia de la República de Colombia. También se compiló, para el mismo periodo, el número de eventos ocurridos por la acción de minas antipersona a través de información disponible en el Programa de Acción Integral Contra Minas Antipersona, de la Dirección Contra Minas de la Presidencia de la República.

RESULTADOS

Investigación de primates en Colombia

Se obtuvo una base de datos bibliográfica compuesta por un total de 937 registros, correspondientes a una muestra de 447 publicaciones sobre especies de primates presentes en Colombia, que cumplían las condiciones establecidas. El 76 % (n=711) de los registros provino de artículos científicos publicados en revistas indexadas, comparado con el 24 % (n=226) procedente de capítulos de libros. Las publicaciones basadas en trabajos de campo representaron el 42 % (n=397), seguido por los estudios de laboratorio con el 28 % (n=260), mientras que las revisiones concentraron el 20 % (n=187), cautiverio el 7 % (n=66) y los mixtos el 3 % (n=27).

En relación con los temas de investigación, el mayor porcentaje correspondió a estudios sobre ecología e historia natural con un 27 % (n=254) del total, seguido por los de conservación e interacciones primate-humano con el 17 % (n=163) y aquellos relativos a la evolución y sistemática, también con 17 % (n=158). Los trabajos sobre comportamiento y organización social representaron el 14 % (n=133), así como los de parasitología y veterinaria con otro 14 % (n=129), ocupando el tercer lugar de los registros; seguidos por los de distribución geográfica con 9 % (n=80) y los de anatomía y fisiología con 2 % (n=19).

La evaluación de los avances logrados por la primatología colombiana a lo largo los últimos 50 años, en términos de producción científica, mostró un au-



Figura 1. Número de registros de publicaciones obtenidos para los 4 tipos de investigación (a) y porcentaje de registros obtenidos para los 7 temas de estudio (b), por especies.

mento progresivo del número total de estudios publicados por década. Este patrón general se observó para todos los tipos y temas de investigación, y entre todas las décadas, con algunas excepciones (Figura 1). Con más del 50 % del total de publicaciones (n=236/447) y

de registros (n=591/937) obtenidos, los últimos 10 años fueron, sin duda, los de mayor producción científica. De igual manera, para 30 de las especies analizadas, más de la mitad o la totalidad correspondieron a trabajos publicados durante la última década.

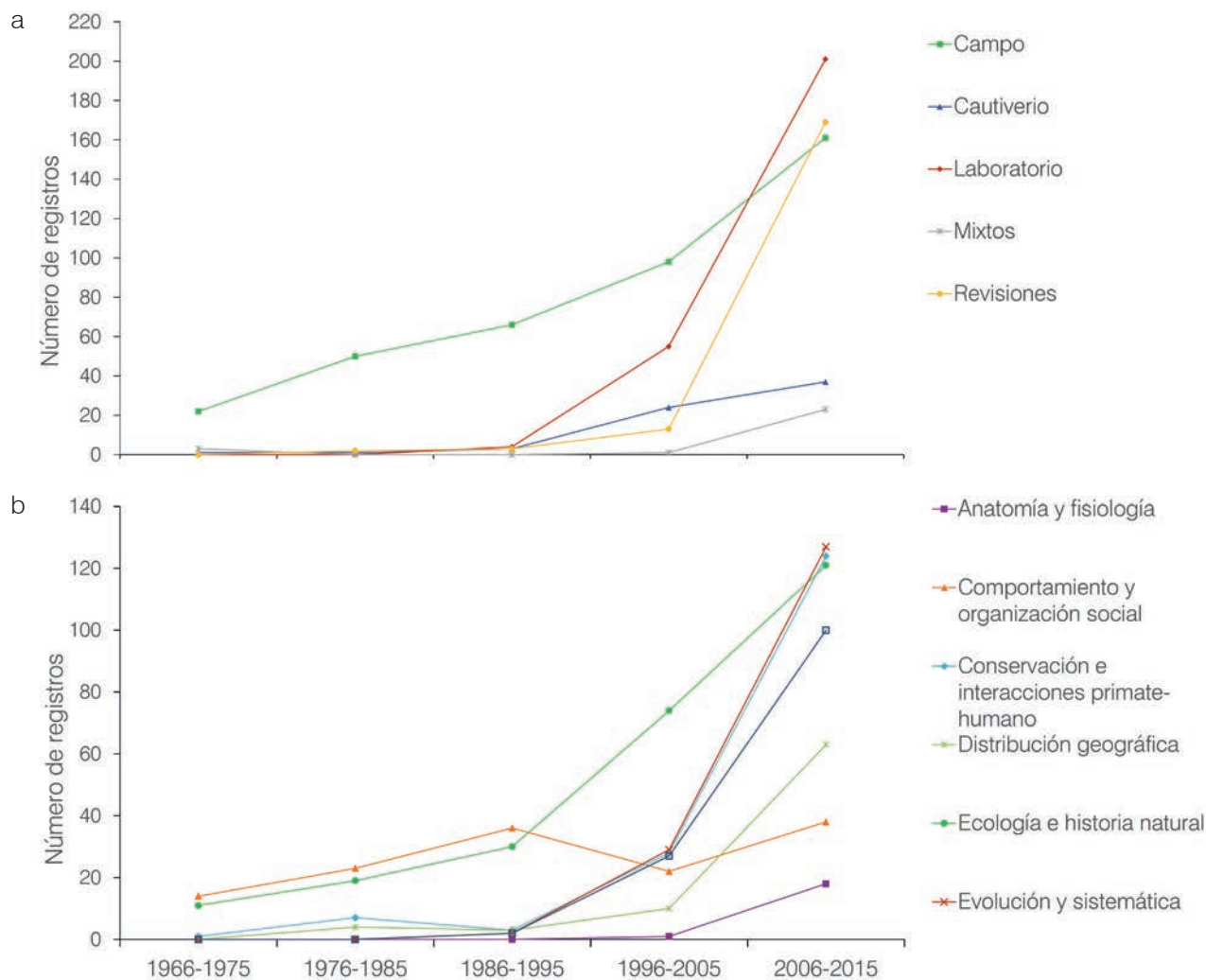


Figura 2. Número de registros de publicaciones obtenidos para los 4 tipos de investigación (a) y los 7 temas de estudio (b), a través de los últimos 50 años.

Los resultados mostraron alta variación en el número de registros para las diferentes especies. De las 37 analizadas, 2 representaron más de una cuarta parte del número total (*Lagothrix lagothricha* =13,5 % y *Alouatta seniculus* =11,9 %), mientras que 15 tuvieron menos del 1 % (Figura 2a). En cuanto a tipos de investigación, las publicaciones basadas en estudios de campo representaron más del 50 % de los resultados para 10 de los grupos. No obstante, 8 no presentaron ninguna publicación con esta tipología. Las revisiones fueron las que tuvieron mayor cobertura de especies. Igualmente, más de la mitad de los registros obtenidos para 8 de las especies correspondieron a revisiones. No se obtuvieron resultados de publicaciones sobre trabajos realizados en cautiverio para cerca de la mitad de las especies (n=16) y 10 no

presentaron publicaciones sobre estudios de laboratorio (Figura 2a).

Los resultados también mostraron patrones variables en términos de la cobertura de los diferentes temas de investigación por especies (Figura 2b). Solo 6 de las especies analizadas presentaron publicaciones sobre todos los temas y ninguno de los temas presentó registros para todas las especies. Aunque el mayor número se obtuvo para ecología e historia natural, no se encontraron publicaciones sobre este para 7 de las especies y, en términos de porcentaje de registros, fue el predominante solo para 7 especies. En contraste, evolución y sistemática (a pesar de contar con un menor número de registros) fue el contenido predominante para 10 especies, y solo 4 no presentaron publicaciones sobre este. El tema de con-

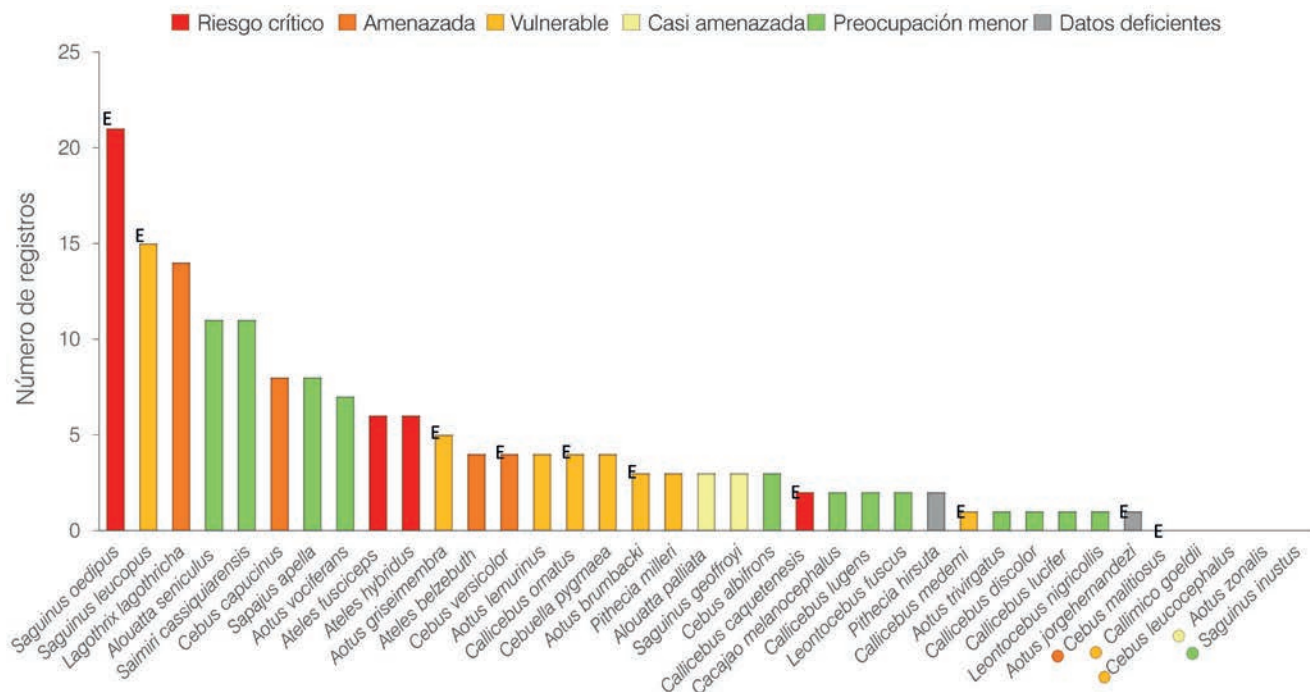


Figura 3. Número de registros de publicaciones sobre conservación e interacciones primate-humano por especies, clasificadas de acuerdo a su grado de amenaza según las categorías de la Lista Roja de la IUCN (2008). La letra «E» identifica las especies endémicas.

servación e interacciones primate-humano estuvo presente en las publicaciones encontradas para 5 de las especies y fue el de mayor porcentaje de registros para el mismo número de especies. Aunque distribución geográfica fue el segundo tema con menor número total de resultados, y fue predominante solo para 1 especie, se encontraron publicaciones sobre este para la mayoría de especies. Por otra parte, solo 8 especies presentaron registros sobre anatomía y fisiología, siendo este el de menor cobertura, y no se obtuvieron registros sobre comportamiento y organización, o sobre parasitología y veterinaria para alrededor de la mitad de las especies (Figura 2b).

Conservación de primates en Colombia

Más de la mitad de las especies de primates presentes en Colombia, incluyendo 9 de las 10 endémicas, se encuentran bajo algún riesgo de extinción. De estas, 4 están clasificadas en riesgo crítico de extinción, incluyendo 2 endémicas; 5 amenazadas, 2 de ellas endémicas; y 10 vulnerables, 5 de ellas endémicas. La única especie endémica no amenazada (*Aotus jorgehernandezii*) no ha sido evaluada por falta de información

y está clasificada bajo la categoría de «datos deficientes» (Figura 3; IUCN 2008). Del total de registros obtenidos 58,7 % (n=550) correspondió a investigaciones sobre primates en peligro de extinción, incluyendo 25,7 % (n=241) proveniente de publicaciones sobre grupos endémicos. Sin embargo, 6 de las 19 especies en peligro de extinción analizadas, incluyendo 3 endémicas (*Callicebus caquetensis*, *C. medemi* y *Cebus malitiosus*), presentaron menos de 10 registros cada una, representando en total menos del 3 % de los resultados.

El 64 % de los registros correspondientes al tema de conservación e interacciones primate-humano, provino de estudios sobre primates en peligro de extinción (n=104), incluyendo 34 % (n=55) procedente de publicaciones sobre especies endémicas. *Saguinus oedipus* (endémica; en riesgo crítico), *S. leucopus* (endémica; vulnerable) y *Lagothrix lagothricha* (amenazada), fueron las 3 con mayor número de resultados asociados a este tema de investigación. Aunque 13 de las especies en peligro de extinción restantes, incluyendo 8 endémicas, presentaron un bajo número de registros (n≤5) o, en el caso de *Cebus malitiosus*, *C. leucocephalus* y *Callimico goeldii*, ningún registro para este tema (Figura 3).

Papel del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia

A partir de la información recopilada en las entrevistas, se confirmó la presencia de la mayoría de las especies de primates dentro de las áreas protegidas del SPNNC; 25 % en 1 parque, 18 % en 2, 11 % en 3 y 36 % en más de 3 parques (Figura 4). Sin embargo, se encontró que algunas de las más vulnerables por su grado de amenaza o por ser endémicas, están presentes en pocas o ninguna de las áreas protegidas (*Ateles hybridus*: 1, *Saguinus oedipus*: 2, *Saguinus leucopus*: 0, *Callicebus caquetensis*: cf. 1). Por otra parte, se evidenció que 48,5 % de las publicaciones basadas en estudios de campo, correspondió a investigaciones realizadas dentro del SPNNC.

La información consultada sobre los efectos de la deforestación en las áreas protegidas del SPNNC muestra resultados variables. Unas fuentes reportan reducciones de menos del 10 % del área total cubierta por bosques, pero otras reportan reducciones mayores (Giraldo 2003; Miller *et al.* 2003). Asimismo, se reportó la existencia de cultivos ilícitos en 45 % de los parques y la presencia de minas antipersonales en al menos 55 % de ellos.

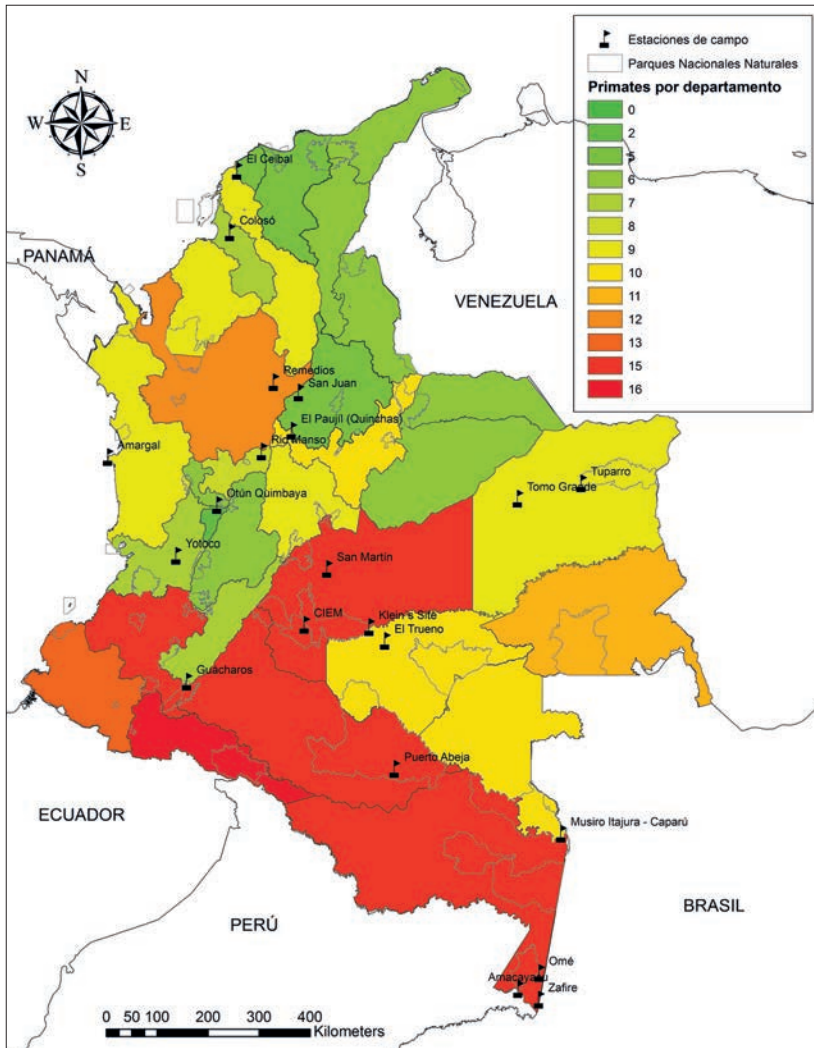


Figura 4. Riqueza de especies de primates por departamentos y distribución de las áreas protegidas del SPNNC.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Durante los últimos 50 años, la investigación primatológica en Colombia ha progresado de forma importante, y esto se ha visto reflejado en el número creciente de publicaciones basadas en estudios realizados en el país o por investigadores colombianos. No obstante, aunque este crecimiento ha sido constante a través de los años, más de la mitad de los trabajos publicados desde 1966 corresponden a la última década (2006-2015). Esto no solo muestra que los avances logrados en los últimos 10 años han sido particularmente significativos en términos de producción científica para la primatología colombiana, sino que también evidencia un incremento

en años recientes del número de investigaciones sobre primates realizadas en la nación.

Todos los tipos y temas de estudio presentaron el mayor incremento en el número de registros durante la última década. Sin embargo, en lo que a tipos se refiere, las revisiones y los estudios de laboratorio aumentaron de forma particularmente acentuada (Figura 1a). En el caso de las revisiones, esto muy posiblemente se debe no solo a la disponibilidad de un mayor número de publicaciones previas sobre las diferentes especies y temas, sino también a un mayor acceso a ellas. Esto, a su vez, permite a los investigadores acceder a una mayor cantidad de

datos para la elaboración de este tipo de trabajos. El aumento en el número de publicaciones basadas en estudios de laboratorio parece estar relacionado con el desarrollo de nuevas herramientas y metodologías, particularmente en el área de la biología molecular, para la investigación de la evolución y filogenia de las especies. Esto precisamente se ve reflejado también en el incremento de más del 400 % en el número de registros sobre evolución y sistemática durante los últimos 10 años, siendo este uno de los temas de mayor crecimiento durante la década pasada (Figura 1b).

Con dos excepciones (comportamiento y organización social, y ecología e historia natural), más del 50 % de los resultados obtenidos para los diferentes temas correspondieron a trabajos publicados durante los últimos 10 años (Figura 1b). Esto demuestra que la investigación primatológica en Colombia no solamente ha progresado en términos de número de estudios, sino también en términos de cobertura y variedad de temas. En contraste, los resultados también muestran que, a pesar de los avances, las publicaciones sobre anatomía y fisiología, al igual que las de distribución geográfica, siguen siendo muy escasas y representan cada una menos del 10 % del total de registros obtenidos.

De forma consecuente con los patrones generales observados, más del 50 % de los registros obtenidos para la mayoría de especies correspondieron a trabajos publicados entre el 2006 y el 2016. Además, en el caso de 8 especies, la totalidad de los resultados provino de trabajos publicados en esta década. Sin embargo, estos corresponden a casos de primates descritos o reclasificados taxonómicamente en años recientes y, por lo tanto, es de esperar que los registros provengan de estudios publicados en los últimos años. Por su parte, el número total de resultados obtenidos por especie fue muy variable (Figura 2a), revelando diferencias considerables en la cantidad de información disponible sobre las distintas ellas. Aunque aquellas con menor número de registros corresponden a especies descritas o reclasificadas recientemente, otras como *Alouatta palliata*, *Callimico goeldii*, *Saguinus geoffroyi*, *S. inustus* y las de los géneros *Leontocebus* y *Pithecia*, han sido objeto de muy pocas investigaciones por razones diferentes. Entre estas, el difícil acceso y la ausencia de estaciones de campo en las regiones en donde se encuentran distribuidas las poblaciones, y la presencia de problemas de orden público en diferentes zonas del país, han sido algunas de las principales limitantes para el desarrollo de trabajos sobre estas especies. Lo

anterior también se ve reflejado en la baja proporción, o incluso la ausencia, de registros sobre publicaciones basadas en estudios de campo obtenidos para algunas de ellas (Figura 2a).

Los patrones encontrados en términos de temas de investigación por especie, muestran de forma evidente que los trabajos sobre evolución y sistemática se han convertido en el principal tema de estudio para muchos de los primates, representando en algunos casos el 50 % o más del total de registros (Figura 2b). Esta tendencia es, posiblemente, producto no solo de los avances recientes en las metodologías y herramientas de estudio asociadas a este tema, sino también del número de especies que abarca cada uno de estos. Por otra parte, aun cuando el número de publicaciones sobre anatomía y fisiología, como las de parasitología y veterinaria, ha sido comparativamente bajo, en la última década ambos temas mostraron un crecimiento importante en el número de registros (Figura 1b). En el caso de este último, el número de registros superó incluso el obtenido por los contenidos sobre distribución geográfica o comportamiento y organización social. De manera similar, aunque las investigaciones realizadas en cautiverio aún representan un porcentaje bajo del total de publicaciones disponibles, los resultados muestran una tendencia hacia el aumento de este tipo de estudios y, por lo tanto, de la información disponible sobre los temas de investigación asociados. Esto no solo refleja avances en la contribución por parte de áreas como la veterinaria y la microbiología a la primatología colombiana, sino que contribuye a mejorar el conocimiento sobre las poblaciones de primates en cautiverio.

A pesar de las limitaciones en términos de acceso y problemas de orden público, los estudios de campo han sido y continúan siendo el tipo de investigación predominante en general, y para un tercio de las especies (Figura 2b). Esto es consecuente con el desarrollo de los primeros trabajos sobre primates que antes eran poco estudiados, con la continuidad de algunas estaciones de campo y con el surgimiento de nuevos sitios de estudio. No obstante, aunque esta tendencia refleja avances significativos en la investigación de las poblaciones silvestres, considerando el total de registros por especie, esto resulta válido solo para un número reducido de estas. De igual manera, los resultados muestran que a través de los años, ecología e historia natural ha sido uno de los principales temas (Figuras 1b y 2b), y esta tendencia está sin duda asociada a la predominancia de estudios realizados

en campo. Sin embargo, aunque comportamiento y organización social, así como distribución geográfica también son contenidos asociados al desarrollo de trabajos en campo, éstos representan una baja proporción de los registros obtenidos para la gran mayoría de especies (Figura 2b). Lo anterior sugiere que las investigaciones realizadas en campo han estado sesgadas hacia temas relacionados con ecología e historia natural y que, con excepción de muy pocas especies, existen deficiencias en la información disponible sobre la distribución geográfica, el comportamiento y la organización social de las poblaciones de primates del país.

Entre los avances más destacables de los últimos años se encuentra un aumento sustancial del número de estudios sobre especies poco investigadas previamente, en particular sobre *Ateles hybridus* y *Saguinus leucopus*, y los primeros trabajos de campo sobre *Callicebus caquetensis*. Considerando que *S. leucopus* y *C. caquetensis* son primates endémicos, y que más del 70 % de la distribución de *A. hybridus* se encuentra en Colombia (Stevenson *et al.* 2010), el incremento en el número de publicaciones disponibles sobre estos es particularmente valioso. A pesar de lo anterior, la mayoría de especies reportadas como poco investigadas por Stevenson *et al.* (2010) aún cuentan con muy pocas publicaciones y, aquellas que en décadas anteriores habían sido objeto de numerosas investigaciones, en los últimos 10 años han sido menos estudiadas (i.e. *Ateles belzebuth*, *Cebus capucinus* y *Sapajus apella*). Estos resultados sugieren que uno de los retos para la primatología en Colombia durante los próximos años consiste en desarrollar un mayor número de trabajos sobre las especies que han sido poco estudiadas, sin descuidar aquellas que cuentan con mayor número de publicaciones. Para alcanzar este objetivo, es necesario establecer nuevas estaciones de campo y líneas de investigación en el país, además de mantener las ya existentes. No obstante, el camino a seguir para superar este reto dependerá en buena medida del desarrollo y de los resultados del periodo de postconflicto, que seguirá tras la firma del acuerdo de paz entre el gobierno colombiano y las Fuerzas Armadas Revolucionarias de Colombia. Dado que por muchos años este grupo armado ha ocupado territorios en algunas de las zonas del país con mayor riqueza de primates, la firma de este acuerdo presenta un abanico de preguntas, posibilidades y oportunidades con relación al estado actual y, especialmente, con el futuro de las poblaciones de primates presentes en estas zonas.

La disponibilidad de información sobre estas poblaciones presentes en el país, en particular de las especies endémicas y de aquellas que se encuentran en peligro de extinción, es esencial para la elaboración e implementación de planes y estrategias de conservación adecuados. Por esta razón, los avances recientes en el estudio de especies como *Ateles hybridus*, *Callicebus caquetensis* y *Saguinus leucopus*, así como la continuidad de las investigaciones sobre otras como *Lagothrix lagothricha* y *Saguinus oedipus*, constituyen avances importantes en la dirección correcta. Sin embargo, los resultados de este trabajo también revelan que muchos de los primates en peligro de extinción, incluyendo al menos la mitad de las especies endémicas, se encuentran entre los menos estudiados del país (Figura 2a). En consecuencia, además de exponer considerables vacíos de información, la ausencia de investigaciones sobre algunas de las especies y poblaciones más vulnerables, revela falencias en la atención de las prioridades de estudio de los primates en Colombia. Esto no solo afecta el conocimiento que se tiene sobre estas, sino que también limita de forma significativa los esfuerzos por su conservación.

El notable incremento del número de registros de publicaciones sobre conservación e interacciones primate-humano observado en la última década (Figura 1b), se debe en parte al desarrollo de un mayor número de trabajos enfocados exclusivamente a este tema. Sin embargo, una alta proporción de estos resultados proviene de publicaciones que ofrecen información basada en otros contenidos (i.e. distribución geográfica, comportamiento y organización social, y ecología e historia natural), pero que también incluyen un componente de conservación como parte vital de la investigación. Esto refleja un creciente interés en el desarrollo de estudios que, además de aportar al conocimiento sobre las especies, contribuyan a su protección. Por otra parte, la alta proporción de registros sobre este tema proveniente de publicaciones sobre primates en peligro de extinción, demuestra que la mayoría de los trabajos sobre conservación se han enfocado en las especies adecuadas. No obstante, al igual que lo observado a nivel general, el número de registros correspondiente a este tema es muy variable entre las especies, y revela deficiencias en la atención de las necesidades de conservación de primates que podrían considerarse prioritarios por su nivel de amenaza o por ser endémicos, incluyendo a varios de los géneros *Aotus*, *Cebus* y *Callicebus* (Figura 3).

Considerando que la elaboración e implementación de planes y programas de conservación para las especies dependen en buena medida del conocimiento que se tiene sobre estas, los mismos factores que limitan el desarrollo de estudios sobre algunas de las más vulnerables, afectan también los esfuerzos por su conservación. Por esto, uno de los primeros y más importantes pasos para mejorar y aumentar el alcance de estos esfuerzos, consiste en ampliar la cobertura de las investigaciones en términos de regiones y zonas de estudio. Además, considerando el número creciente de amenazas para las poblaciones de primates en el país (Peres & Palacios 2007; Armenteras *et al.* 2013; Castiblanco *et al.* 2013; Echavarría 2014), el desarrollo de un mayor número de trabajos que aborden aspectos relacionados con las causas y el impacto de estas amenazas, y cómo ayudar a contrarrestarlas, también es esencial para continuar avanzando hacia una conservación más efectiva de los primates en Colombia.

Aunque todavía hay especies cuya distribución no está cubierta por las áreas protegidas del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia (SPNNC), los resultados muestran una alta representatividad de especies de primates en algunas de estas áreas (Figura 4). Esto, sumado al alto porcentaje de publicaciones provenientes de trabajos de campo realizados en parques, demuestra que el SPNNC cumple un rol trascendental en la conservación y el estudio de las poblaciones de primates del país. Asimismo, las investigaciones realizadas en estaciones de campo establecidas en algunos parques (ej. Parque Nacional Natural Tinigua, Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos), han contribuido de forma valiosa al conocimiento sobre algunas especies (Stevenson *et al.* 2010). Con base en esto, se hace evidente la importancia de fortalecer el área de investigación y promover el establecimiento de nuevos sitios de estudio dentro del SPNNC. Esto, sin embargo, implicaría un aumento en el presupuesto que la nación destine para estos propósitos, ya que el actual es extremadamente limitado o inexistente. Adicionalmente, el alto porcentaje de parques en los que fue reportada la presencia de cultivos ilícitos y minas antipersonales, sugiere que el gobierno nacional también debe dedicar mayores esfuerzos a mejorar las condiciones de seguridad en las áreas protegidas de algunas regiones del país.

A lo largo de los últimos 50 años, y particularmente en la última década, la primatología colombiana ha logrado avances significativos en el estudio y la conser-

vación de los primates en el país. Considerando los resultados de Stevenson *et al.* (2010), las tendencias observadas en este trabajo sugieren que, en el caso de especies como *Ateles hybridus*, *Saguinus leucopus* y *Callicebus caquetensis*, y de temas como conservación e interacciones primate-humano, evolución y sistemática, y parasitología y veterinaria; estos avances se han dado en la dirección correcta. No obstante, los resultados también muestran que siguen existiendo sesgos evidentes en términos de tipos de investigación, temas de estudio y, especialmente, de la cobertura de especies. Como consecuencia, las poblaciones *ex-situ* de Colombia aún se encuentran subestudiadas, continúan existiendo vacíos de información en temas tan importantes como biogeografía y todavía se conoce muy poco sobre las poblaciones de primates de un número considerable de especies, incluyendo varias endémicas y en peligro de extinción. En consecuencia, uno de los principales retos para la primatología colombiana durante los próximos años, continúa siendo lograr una mejor coordinación entre las necesidades de investigación y conservación, y el enfoque de los estudios que son realizados en el país.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los integrantes del Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología de la Universidad de los Andes, por sus contribuciones en la elaboración de la base de datos; a los doctores Thomas Deffer y Anthony Rylands, por sus comentarios sobre taxonomía y distribuciones; así como a los editores de este libro, por la invitación a formar parte de este valioso proyecto editorial.

BIBLIOGRAFÍA

- Armenteras D, Cabrera E, Rodríguez N & J Retana (2013) National and regional determinants of tropical deforestation in Colombia. *Regional Environmental Change* 13(6):1181-1193.
- Asociación Primatológica Colombiana (2016) Lista de primates colombianos de la Asociación Primatológica Colombiana. www.asoprimatologicacolombiana.org (Consultado el 11-II-2016).
- Bennett SE (2003) *Los micos de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 260 pp.
- Botero S, Rengifo LY, Bueno ML & PR Stevenson (2010). How many species of woolly monkeys inhabit Colombian forests? *American journal of primatology* 72(12):1131-1140.

- Boubli JP, Rylands AB, Farias IP, Alfaro ME & J Lynch-Alfaro (2012) *Cebus* phylogenetic relationships: a preliminary reassessment of the diversity of the untufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology* 74(4):381-393.
- Buckner JC, Lynch-Alfaro J, Rylands AB & ME Alfaro (2015) Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82(B):413-425.
- Castiblanco C, Etter A & TM Aide (2013) Oil palm plantations in Colombia: a model of future expansion. *Environmental Science & Policy* 27:172-183.
- Defler TR (2003) *Primates de Colombia* (Volumen 4). Conservación Internacional Colombia. Bogotá, Colombia. 547 pp.
- Defler TR (2010) *Historia natural de los primates colombianos*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 614 pp.
- Defler TR & ML Bueno (2007) *Aotus* diversity and the species problem. *Primate Conservation* 22(1):55-70.
- Defler TR, Bueno ML & J García (2010) *Callicebus caquetensis*: a new and critically endangered titi monkey from southern Caquetá, Colombia. *Primate Conservation* (25):1-9.
- Echavarría C (2014) 'What is legal?' Formalising artisanal and small-scale mining in Colombia. IIED, London and ARM, Colombia. 148 pp.
- Giraldo-Gómez JP (2003) Cambio en la cobertura vegetal del bosque húmedo tropical, Parque Natural Nacional Tinigua, Colombia. *Pérez-Arbelaezia* 14:9-24.
- Groves CP (2006) The Primates. En: Wilson DE & DM Reeder (eds.) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd Edition. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA. Pp. 111-181.
- Hernández-Camacho J & Cooper RW (1976) The Nonhuman Primates of Colombia. En: Thorington RW & PG Heltne (eds.) *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation*. National Academy of Sciences. Washington D.C, USA. Pp. 35-69.
- IGUN, FONAM, SINCHI & CORPOAMAZONÍA (2012) Informe final: Convenio de cooperación científica y tecnológica No. 10F del 15 de diciembre de 2011 entre el Fondo Nacional Ambiental - FONAM; la Universidad Nacional de Colombia - Instituto de Genética - IGUN; el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI y la Corporación para el Desarrollo Sostenible del Sur de la Amazonía - CORPOAMAZONÍA. Bogotá, Colombia. 64 pp.
- IUCN (2008) IUCN Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), Species Survival Commission (SSC). Gland, Switzerland and Cambridge, UK. www.iucnredlist.org (Consultado el 25-XI-2015).
- Kattan GH, Franco P, Rojas V & G Morales (2004) Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography* 31(11):1829-1839.
- Lynch Alfaro JW, Izar P & RG Ferreira (2014) Capuchin monkey research priorities and urgent issues. *American Journal of primatology* 76(8):705-720.
- Marsh LK (2014) A Taxonomic Revision of the Saki Monkeys, *Pithecia* Desmarest, 1804. *Neotropical Primates* 21(1):1-165.
- Miller L, Savage A & H Giraldo (2003) Quantifying remaining forested habitat within the historic distribution of the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) in Colombia: Implications for long-term conservation. *American Journal of Primatology* 64(4):451-457.
- Peres CA & Palacios E (2007) Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: Implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39:304-315.
- Ruiz-García M, Castillo MI, Vásquez C, Rodríguez K, Pinedo-Castro M, Shostell J & N Leguizamón (2010) Molecular phylogenetics and phylogeography of the white-fronted capuchin (*Cebus albifrons*; Cebidae, Primates) by means of mtCOII gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57(3):1049-1061.
- Ruiz-García M, Vásquez C, Camargo E, Leguizamón N, Gálvez H, Vallejo A, Pinedo M, Castellanos-Mora L, Shostell J & D Álvarez (2011) Molecular Phylogenetics of *Aotus* (Platyrrhini, Cebidae). *International Journal of Primatology* 32(5):1218-1241.
- Stevenson PR, Pérez-Torres J & Y Muñoz-Saba (2006) Estado del conocimiento sobre los mamíferos terrestres y voladores en Colombia. En: Chaves ME & M Santamaría (eds.) *Informe nacional sobre el avance en el conocimiento y la información de la biodiversidad 1998-2004*. Tomo II. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. Pp. 151-170.
- Stevenson PR, Guzmán DC & TR Defler (2010) Conservation of Colombian primates: an analysis of published research. *Tropical Conservation Science* 3(1):45-42.

Dinámica demográfica de los monos araña café (*Ateles hybridus*) en un hábitat fragmentado en San Juan de Carare, Colombia

Andrés Link^{1,2,3*}, Sebastian Ramírez-Amaya^{1,3}, Andrés Montes-Rojas^{1,3}, Ana Gabriela De Luna^{3,4} y Anthony Di Fiore^{3,5}

¹Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes, Colombia.

²Facultad de Administración, Universidad de Los Andes, Colombia.

³Fundación Proyecto Primates, Colombia.

⁴Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, España.

⁵Department of Anthropology, University of Texas at Austin. EE. UU.

*a.link74@uniandes.edu.co

Resumen

Los monos araña son uno de los primates más vulnerables a la fragmentación y degradación de su hábitat debido a sus largos ciclos reproductivos y a su dieta frugívora. En este trabajo, describimos los cambios demográficos de una población de monos araña café en el Magdalena Medio, Colombia. Durante el estudio, los grupos de *Ateles hybridus* tuvieron frecuentes cambios en su composición, debido a la alta mortalidad de adultos y juveniles y a varios eventos de desintegración. Probablemente, los individuos confinados a estos pequeños fragmentos aumenten su probabilidad de entrar en una depresión genética. Este estudio provee evidencia de la vulnerabilidad de las poblaciones de monos araña expuestos a procesos de fragmentación de su hábitat natural y muestra la necesidad de proteger las áreas de bosque continuo, así como de implementar trabajos de conectividad a través de restauración ecológica donde hay poblaciones viables pero con un creciente aislamiento generado por procesos de fragmentación de su hábitat.

Abstract

Demographic dynamics of the brown spider monkey (*Ateles hybridus*) in a fragmented habitat at San Juan de Carare, Colombia

Among primates, spider monkeys are particularly sensitive to habitat fragmentation and degradation due to their long life history variables and their frugivorous diet. In this study we describe the demographic changes of several groups of brown spider monkeys in the Magdalena Valley of Colombia. Over time the study groups of *Ateles hybridus* had a frequent variation in group composition mainly driven by high adult and juvenile mortality as well as the disintegration of social groups. This chapter provides evidence of how vulnerable are spider monkeys to forest fragmentation, and the need to design and execute adequate conservation initiatives in the near future aiming to increase forest connectivity between viable populations of *A. hybridus*.

Palabras clave Key words

Conservación, endogamia, fragmentación, viabilidad.
Conservation, inbreeding, fragmentation, viability.

INTRODUCCIÓN

La destrucción y degradación de los bosques tropicales es una de las principales causas de pérdida de biodiversidad y extinción local de especies (Fahrig 2003; Pereira *et al.* 2010; Ripple *et al.* 2015). El proceso de intervención humana sobre los hábitats naturales frecuentemente conlleva a procesos graduales de fragmentación, en donde un hábitat continuo termina convertido en fragmentos aislados con mayor exposición a actividades humanas. Estos efectos antropogénicos a lo largo de sus bordes finalmente alteran la estructura y función de dichos fragmentos, comprometiendo la supervivencia de las especies más vulnerables o con restricciones ecológicas más fuertes (Estrada & Coates-Estrada 1996; Henle *et al.* 2004).

Los primates neotropicales son muy vulnerables a la fragmentación de su hábitat natural, debido a que, con unas pocas excepciones, tienen hábitos principalmente arborícolas (Fleagle 2013). Esto implica que los platirrinos no solo usan el estrato arbóreo para su desplazamiento, sino que también obtienen la mayor parte de su alimento de él. Por ende, la fragmentación del hábitat tiene implicaciones directas sobre la ecología, el comportamiento y en últimas sobre las dinámicas de las poblaciones de primates, comprometiendo, al menos para algunas especies, su capacidad de sobrevivir en áreas fuertemente intervenidas por el hombre (Abondano & Link 2012; Benchimol & Peres 2013; Chapman *et al.* 2013).

Diversas investigaciones han intentado evaluar los efectos de la fragmentación sobre el estado y la viabilidad de las poblaciones de mamíferos en los bosques neotropicales (Benchimol & Peres 2013) así como las consecuencias de su desaparición sobre la dinámica de estos ecosistemas (Chapman & Onderdonk 1998; Stevenson & Aldana 2008; Link & Di Fiore 2006; Peres *et al.* 2016). Varias investigaciones previas coinciden en que los primates Atelinos son particularmente vulnerables a los efectos (directos e indirectos) de la fragmentación de su hábitat. Por ejemplo, en la Amazonía brasilera se evidenció que los monos araña se encontraban en prácticamente todos los bosques continuos, mientras que tan solo estaban en una pequeña fracción de bosques fragmentados (Michalski & Peres 2005). Además, por el hecho de tener un tamaño corporal grande, son presas preferidas de las comunidades loca-

les (Peres 2001; Franzen 2006) lo que afecta directamente a sus poblaciones. Estas presiones hacen que en el largo plazo los primates atelinos estén ausentes de áreas fragmentadas y áreas con fuerte presión de cacería (Link *et al.* 2013). Aunque los factores próximos de cómo se diezman la poblaciones de los primates atelinos aún no son comprendidos, algunos patrones poblacionales han empezado a entenderse más recientemente. Por ejemplo, en estudios sobre monos araña café (*Ateles hybridus*) en Colombia, se encontró que estos primates generalmente tienen densidades poblacionales más altas en zonas recientemente fragmentadas, pero por el contrario se encuentran ausentes de fragmentos intervenidos hace varios años o décadas (Link *et al.* 2010). Estos resultados sugieren que, en ausencia de cacería, la fragmentación produce un patrón de «aglomeración inicial» de las poblaciones. Sin embargo, a mediano o largo plazo otros factores ecológicos (por ej. baja disponibilidad de recursos), antropológicos (por ej. cacería) o restricciones biológicas de estas especies (por ej. lentos ciclos de vida) llevan a que sus poblaciones se extingan localmente de estos fragmentos (Link *et al.* 2010). Por ende, los primates Atelinos son considerados como unos de los grupos más vulnerables a procesos de intervención antropogénica sobre sus ecosistemas.

Los monos araña (género *Ateles*) pertenecen a la familia Atelidae, una exitosa radiación que incluye a los primates más grandes del Nuevo Mundo y reconocidos también por tener una cola prensil que funciona como una quinta extremidad. El género *Ateles* tiene una amplia distribución geográfica que va desde el sur de México hasta Bolivia y desde la costa pacífica hasta los ecosistemas de bosque húmedo tropical en Brasil y las Guayanas (Di Fiore *et al.* 2011). Viven en grupos que contienen múltiples machos y hembras (Shimooka *et al.* 2012) y se caracterizan por tener unas sociedades fluidas en donde sus integrantes son estables a lo largo del tiempo, pero rara vez se encuentran juntos en el mismo lugar (Symington 1990). Por el contrario, se mueven en subgrupos que se dividen y unen en espacios muy cortos de tiempo en lo que se ha denominado un patrón de agrupación de Fisión-Fusión (Symington 1990). Sus ciclos de vida son largos, las hembras alcanzan su edad reproductiva a los 8 – 9 años, generalmen-

te tienen una sola cría (Link *et al.* 2006) y tienen periodos de nacimientos largos que oscilan entre los 32 y 36 meses (Symington 1988). Su dieta es principalmente frugívora y complementada con hojas jóvenes, flores, otras partes vegetativas de plantas, madera en descomposición y tierra de saladeros, entre otros (Di Fiore *et al.* 2008). Esta combinación de atributos conlleva a que los monos araña sean extremadamente vulnerables a procesos naturales o antropogénicos asociados a la reducción de sus poblaciones o al deterioro de la calidad de su hábitat, convirtiéndose en unas especies indicadoras de las afectaciones sobre los ecosistemas al ser uno de los primeros mamíferos en desaparecer bajo presiones como la deforestación, fragmentación y cacería (Michalski & Peres 2007).

El mono araña café (*A. hybridus*) es uno de los 25 primates más amenazados en el mundo (Mittermeier *et al.* 2009) debido a la transformación y fragmentación de los ecosistemas donde habita (Etter *et al.* 2006; Link *et al.* 2013). La cacería de subsistencia, el tráfico ilegal y su uso en medicina tradicional aumentan las presiones sobre sus poblaciones silvestres (Link *et al.* 2013). Se encuentra distribuido en los bosques de tierras bajas del norte de Colombia y Venezuela donde menos de un 20 % de la cobertura boscosa de su distribución histórica aún persiste (Link *et al.* 2013) debido a la transformación del hábitat natural de esta especie en grandes extensiones dedicadas a la agroindustria (ej. palma de aceite) y la ganadería extensiva (Link *et al.* 2013). Estas amenazas continúan afectando a las poblaciones de *A.*

hybridus, teniendo en cuenta que tan solo unas pocas áreas dentro de su distribución histórica se encuentran protegidas bajo la figura de Parques Naturales Nacionales (Link *et al.* 2013).

Estudios recientes han evidenciado la capacidad de los primates para adaptarse a los cambios en su ambiente a través de cambios en su dieta y comportamiento (Nowak & Lee 2013). Específicamente en monos araña, se ha registrado que estos primates tienden a incluir una proporción importante de hojas en su dieta en periodos de escasez de recursos asociados a ciclos estacionales de productividad de los bosques (Stevenson *et al.* 2000) o en zonas con fuertes intervenciones sobre su hábitat natural (Chaves *et al.* 2011; Montes-Rojas 2013).

En este trabajo presentamos los datos demográficos de una población de monos araña café (*A. hybridus*) en los bosques fragmentados de San Juan de Carare en Colombia. A través de siete años de investigaciones continuas realizamos la primera descripción de la variación en la composición de tres grupos sociales de *A. hybridus* y los efectos de frecuentes cambios en el paisaje sobre los mismos. En ausencia de información sobre los factores próximos que llevan a la extinción local de algunos primates en hábitats fragmentados, en este estudio proveemos un ejemplo puntual de algunas de las amenazas directas sobre las poblaciones de *A. hybridus* en un hábitat fuertemente intervenido, y resaltamos la vulnerabilidad de estas poblaciones al vivir en hábitat fragmentados incluso en ausencia de presión de cacería.

MÉTODOS

Área de estudio

Está ubicada en los bosques inter-andinos del valle del río Magdalena, específicamente en la Hacienda San Juan del Carare (6°42'58" N y 74°08'03" O) en el municipio de Cimitarra, departamento de Santander en Colombia. La zona de estudio hace parte del complejo cenagoso del Río San Juan y consta de un mosaico de bosques estacionalmente inundables, bosques de tierra firme y amplias zonas de humedales naturales. La zona ha tenido una fuerte fragmentación de los hábitats naturales para la expansión de la frontera agrícola y pecuaria y en la actualidad menos del 15% del hábitat disponible para la especie tiene cobertura vegetal.

El área de estudio se caracteriza por tener varios fragmentos de bosque húmedo tropical, adyacentes a sabanas estacionalmente inundables por el río Magdalena, y zonas transformadas en pastizales para ganadería. Tiene un ciclo anual de pluviosidad bimodal con dos periodos marcados de lluvia (régimen invernal de Colombia), el primer periodo de marzo a mayo y el segundo de octubre a noviembre, con una precipitación media anual de aproximadamente 3450 mm, una temperatura promedio de 28 °C y una humedad promedio de 80 %. Durante los años lluviosos, los bosques inundables permanecen por debajo del agua por varias semanas.

Este estudio a largo plazo sobre la demografía de la población de monos araña de San Juan de Carare se con-

centró en cinco fragmentos de bosque en donde habitaban en 2008 tres grupos sociales y un macho solitario en uno de los fragmentos de bosque (Figura 1). Los dos fragmentos (F1 y F2) al costado noroccidental del río San Juan tienen en conjunto un total 70 hectáreas y los fragmentos al costado suroriental tienen aproximadamente 140 (F4) y 30 hectáreas (F5), el quinto fragmento es un corredor estrecho de bosque (F3) a lo largo del costado oriental del río San Juan (Figura 1).

En los fragmentos de estudio, se ha establecido un sistema de >12 km de senderos marcados cada 25 metros y se han marcado y georreferenciado más de 4000 árboles de alimentación de la comunidad de primates de San Juan. En San Juan de Carare hay un extenso trabajo botánico con más de cinco parcelas permanentes de 1 ha de vegetación y un monitoreo quincenal de la fenología del bosque realizada continuamente desde 2009.

Los grupos SJ1 y SJ2 se habituaron desde finales de 2008 y en julio de 2009 empezamos un seguimiento continuo y registro de la composición y eventos demográficos de cada grupo. En 2013 empezamos a habitar y estudiar un tercer grupo SJ4 que habita en el F4 al costado suroriental del río San Juan. Todos los individuos son reconocidos a través de marcas únicas en su frente y su rostro (Figura 2) y características individuales de su zona ano-genital. Una vez identificados todos los miembros de los tres grupos sociales (SJ-1, SJ-2 y SJ-3)

registramos los nacimientos e inmigraciones hacia los grupos de estudio en la fecha en que por primera vez observamos las crías o nuevos individuos que cambiaron de grupo. Las emigraciones las asumimos para hembras subadultas que desaparecieron de los grupos de estudio teniendo entre 6 y 8 años de edad, y para los demás individuos que desaparecieron durante el periodo de estudio asumimos que se murieron, confirmándolo solo en unas pocas ocasiones en donde encontramos evidencia de su muerte.

RESULTADOS

Durante los siete años de seguimiento a la población de monos araña café en los bosques fragmentados de San Juan de Carare, se registraron cambios drásticos en la composición de los grupos asociados a varios factores: (1) la desaparición simultánea de parte de los grupos en al menos tres ocasiones, (2) la alta tasa de mortalidad de individuos adultos y de infantes y (3) la ocurrencia de varios eventos extremos ambientales (por ej. inundacio-

nes) que modificaron los fragmentos de bosque donde habitan los monos araña café.

Desapariciones simultáneas de integrantes de los grupos de estudio

En tres ocasiones independientes, varios monos araña en San Juan desaparecieron simultáneamente o

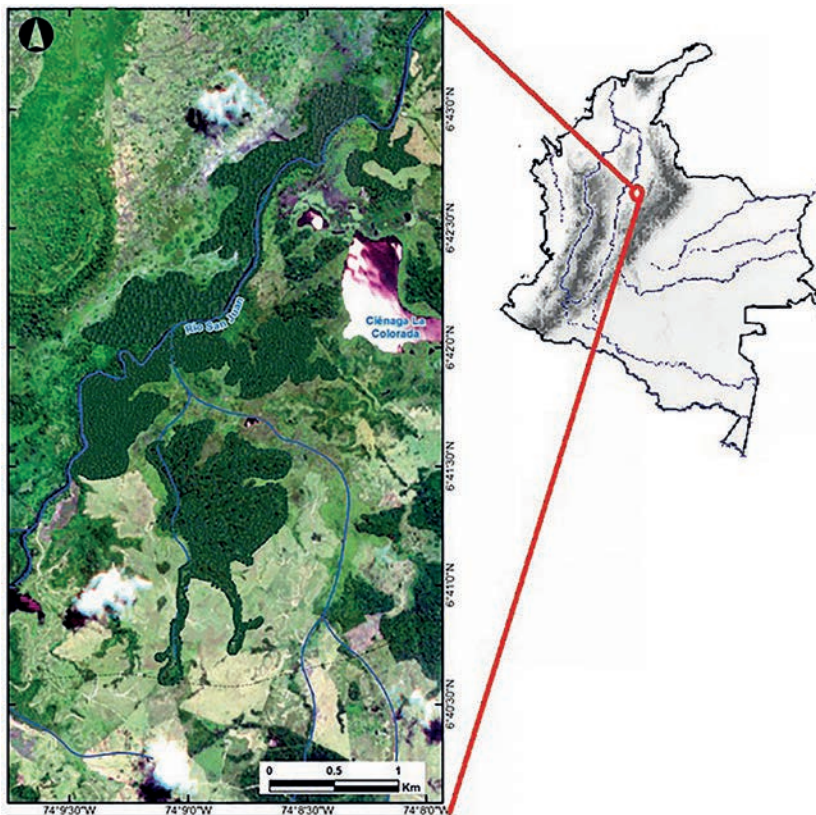


Figura 1. Mapa de Colombia y de la ubicación geográfica de la zona de estudio en la Hacienda San Juan de Carare.



Figura 2. Identificación individual de *Ateles hybridus* a partir de caracteres faciales. En la foto se evidencia la forma diferente del parche frontal, la presencia de marcas en la piel (ej., cejas), entre otros. a) Bachue, b) Violeta, c) Gekire y d) Maya.

migraron hacia fragmentos de bosque a través del río o a través de pastizales naturales y sabanas. Debido a nuestra continua presencia en la zona y al hecho que no evidenciamos cambios comportamentales en los miembros de los grupos, creemos que la cacería no fue un factor influyente sobre estas migraciones-desapariciones conjuntas. Varios de los subgrupos que migraron se establecieron posteriormente en otros fragmentos, mientras que otros desaparecieron (probablemente migraron hacia zonas aledañas que no son monitoreadas habitualmente). Finalmente, debido a que en los monos araña las hembras son el sexo dispersor, y a que migran individualmente, consideramos que es poco probable que sean eventos migratorios concertados por varios miembros de un grupo.

El primer evento de desapariciones simultáneas tuvo lugar al principio del estudio (julio de 2009) cuando se estaba empezando a seguir el grupo SJ2 y el cual estaba compuesto por cuatro machos adultos, un macho subadulto y cinco hembras adultas con sus

crías y juveniles (Figura 3a). Hacia finales del año 2009, repentinamente los cinco machos del grupo dejaron de verse y por ende los seguimientos se enfocaron sobre las hembras. Después de varias semanas de no ver a ninguno de los machos de SJ2 realizamos una búsqueda intensiva por su área de hogar (aprox. 30 ha) y no logramos encontrar rastro de ellos. A los pocos meses uno de los machos de SJ1 «Kumanday» empezó a visitar frecuentemente a las hembras de SJ2 y finalmente emigró hasta este grupo permaneciendo allí por varios años. Inesperadamente, y dado el pequeño tamaño del fragmento (F1 y F2) donde viven los dos grupos (SJ1 y SJ2), estos se integraron entre sí, sino que siguieron usando áreas de hogar adyacentes dentro del fragmento de bosque (Figura 3).

El segundo evento de desaparición simultánea tuvo lugar en enero de 2013 cuando empezamos a tener dificultades para encontrar a la mayor parte de los integrantes de SJ1

en su área de hogar habitual (F1). Después de varios días de no encontrar sino a unos pocos individuos, nos dimos cuenta que una parte del grupo había cruzado a nado el río San Juan de aproximadamente 20 m de ancho y se encontraba al otro lado del río aislado de los demás integrantes del grupo. De hecho, este subgrupo permaneció en el F3 en búsqueda de una nueva área de hogar. En el proceso, y después de casi un año, los tres machos y dos hembras con crías que cruzaron el río lograron establecerse en un fragmento pequeño de bosque (F5) después de varios meses de ser agredidos por el grupo SJ4 y verse obligado a vivir en la delgada franja de bosque (F3) a orillas del río San Juan (Figura 3) y de tener que frecuentemente bajar al suelo para cruzar entre fragmentos de bosque para alimentarse (Figura 4).

En julio de 2013, y después de una visita inesperada de tres machos desconocidos al F2, la mayor parte del grupo SJ2 desapareció y tan solo quedó un macho y una hembra del grupo. Dado que no encontra-

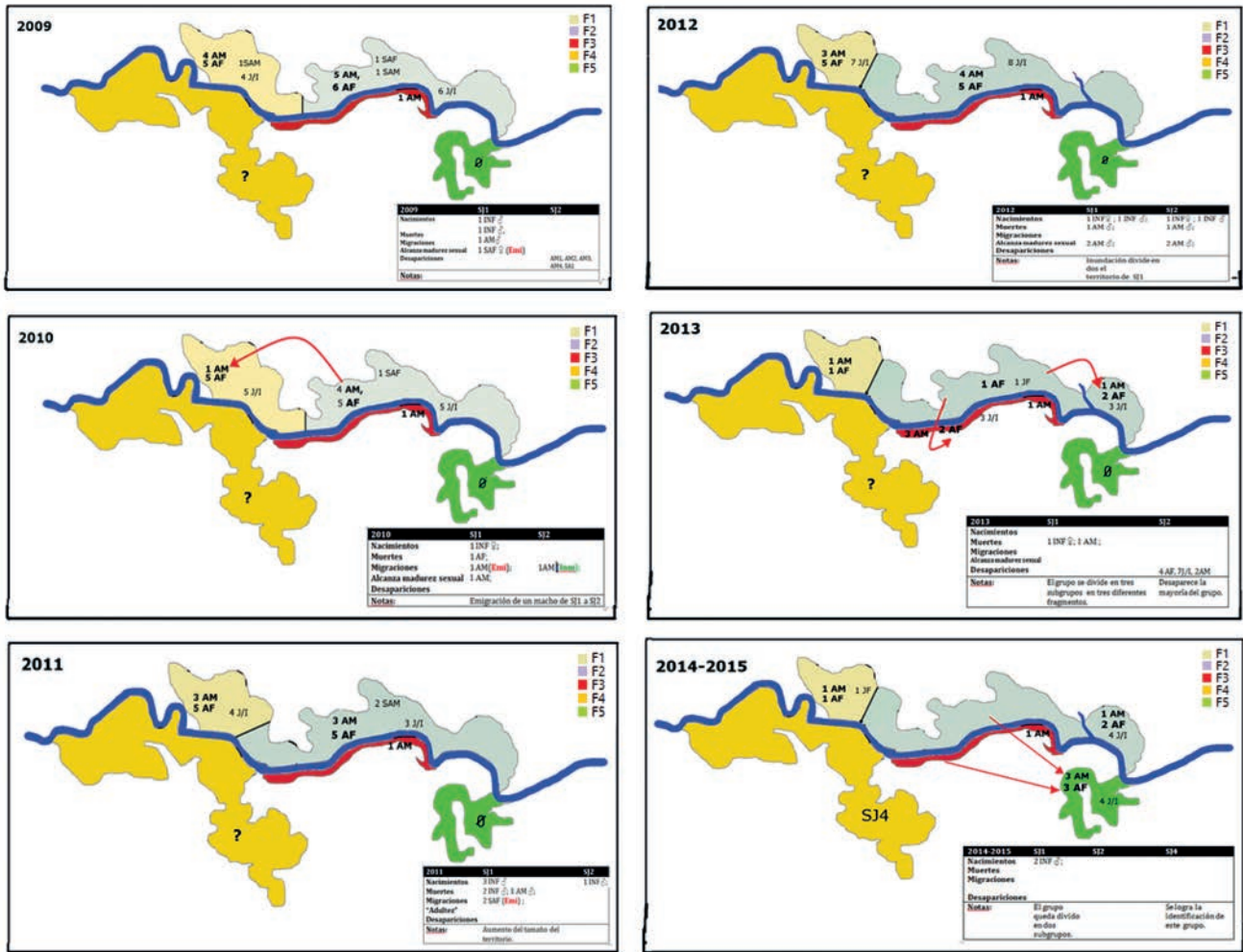


Figura 3. Cambios demográficos y migraciones entre fragmentos de bosque en la población de *Ateles hybridus* en San Juan de Carare, Colombia.

mos rastro de ninguno de los individuos de SJ2 que emigraron, asumimos que se fueron a fragmentos de bosque que no tienen un fácil acceso para los investigadores. Finalmente, en los siguientes meses hubo dos eventos adicionales en donde los monos araña café cruzaron el río San Juan o sus afluentes y migraron hacia otros fragmentos: en una ocasión una hembra con su cría de SJ1 que había quedado aislada y sola en un fragmento, cruzó el río San Juan y se unió a un macho adulto que había vivido solitario por varios años en una franja estrecha de bosque al costado suroriental del río San Juan (F3). En otra ocasión un grupo de dos hembras con crías y un macho cruzaron un pequeño afluente del río San Juan (formado en las inundaciones del 2011) y quedaron aislados en un fragmento pequeño de bosque donde habitan actualmente (F1-A, Figura 3d).

Mortalidad en adultos y crías de mono araña café en San Juan de Carare

A lo largo del estudio, varios individuos desaparecieron. En la mayoría de estos casos no se pudo confirmar si los individuos realmente murieron o simplemente se dispersaron a otros fragmentos. A continuación presentamos una descripción de los cambios demográficos atribuidos a desapariciones y muertes de los integrantes de nuestros grupos de monos araña café en San Juan de Carare. Como se mencionó anteriormente, cinco machos (4 adultos y 1 subadulto) de SJ2 desaparecieron simultáneamente a finales de 2009, y dada la coincidencia temporal de su desaparición y el hecho que posteriormente en el estudio hemos evidenciado múltiples casos de migración de individuos de *Ateles* entre fragmentos



Figura 4. Monos araña café cruzando a través de potreros y usando el suelo para alcanzar fragmentos de bosque habitable en San Juan de Carare. En la foto, Violeta una hembra adulta con Vino su hijo macho cruzando entre dos fragmentos de bosque.

bosque aislados (incluso a través del río San Juan), consideramos que es probable que haya sido un evento de migración de los machos a un fragmento adyacente pero desconocido para los investigadores del proyecto.

En el otro grupo (SJ1) por el contrario los tres machos adultos al comienzo del estudio y un subadulto que alcanzó a la adultez durante el estudio, murieron o desaparecieron en eventos independientes a lo largo de los siete años de estudio. En cada uno de cuatro años prácticamente consecutivos (2009, 2011, 2012 y 2013), uno de los machos adultos de SJ1 desapareció o se encontró sin vida. Para solo un macho se pudo confirmar su muerte («Wampi» en el 2013) los otros tres machos desaparecieron repentinamente, siendo vistos unos pocos días antes de su desaparición sin muestras evidentes de tener alguna deficiencia en su condición física o de salud. Aunque asumimos que estas desapariciones pudieron estar asociadas a la muerte de estos individuos, no podemos descartar que hayan migrado individualmente a otros fragmentos como lo hizo uno de los machos de SJ1 «Kumanday» al migrar al grupo vecino SJ2 en 2010. Finalmente, una hembra adulta de SJ1 («Rasta» en 2009) también se murió y tres hembras subadultas desaparecieron (las cuales asumimos que emigraron voluntariamente, incluso a través de la matriz de pastizales o a través del río San Juan) justo a los 6 años, edad esperada para que las

hembra emigren de su grupo natal (Shimooka *et al.* 2008).

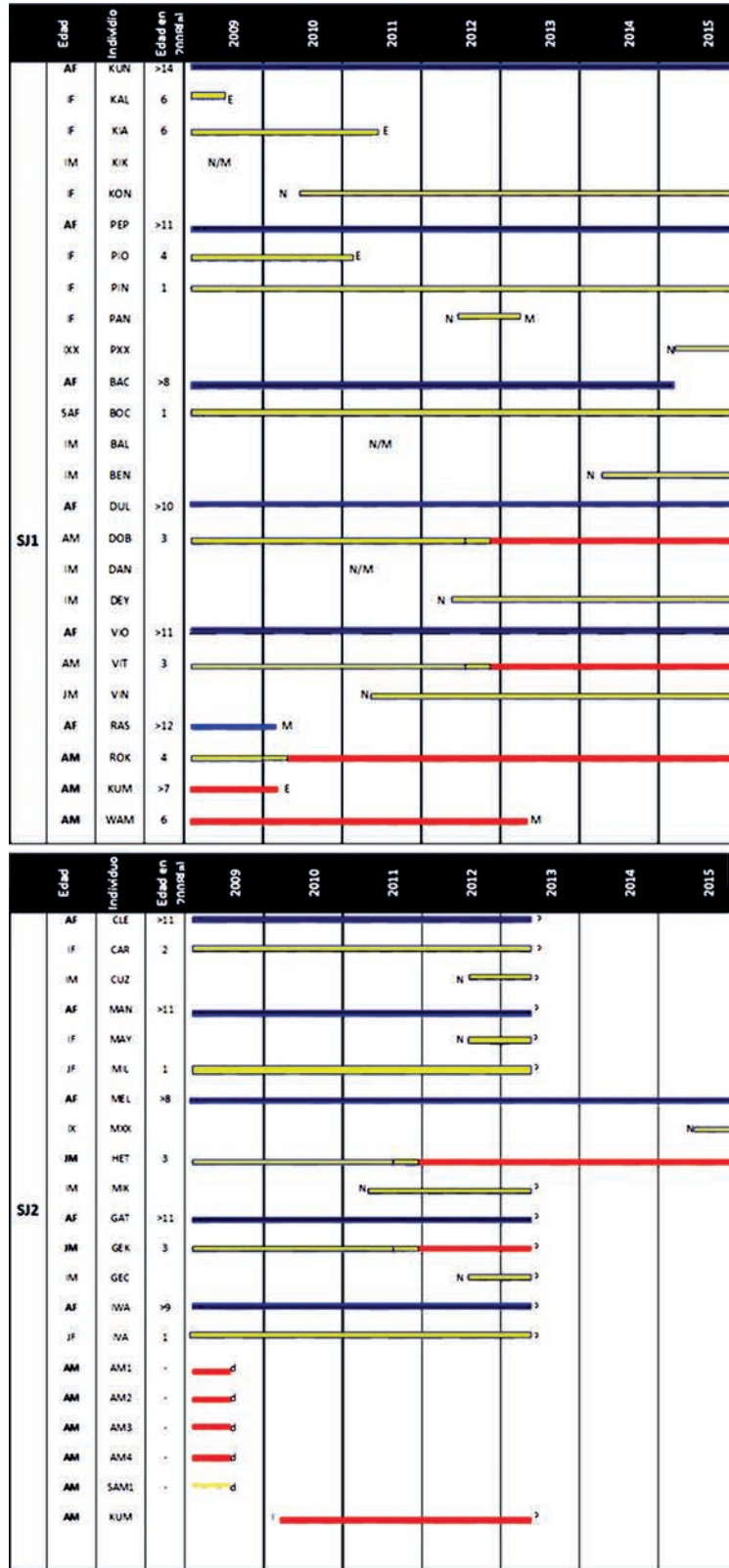
Con relación a las crías, en San Juan de Carare la población de monos araña café ha tenido una supervivencia relativamente baja y unos patrones de desaparición o muerte muy particulares. De los tres grupos (SJ1, SJ2 y SJ4) en tan solo uno de ellos (SJ-1) ha registrado la desaparición de crías. A lo largo del estudio nacieron 9 crías (6 machos y 3 hembras) y al comienzo había 5 juveniles-infantes (2 machos y tres hembras). De los seis machos que nacieron en SJ1, tres desaparecieron antes de cumplir 2 meses de vida y un cuarto fue «encontrado» por los asistentes del proyecto con múltiples heridas y abandonado en el suelo del bosque y fue llevado a su madre que lo acogió.

Por ende, cuatro de los seis machos murieron o estuvieron cerca de morir en sus primeros meses de vida (Alvarez *et al.* 2015). Finalmente, una de las tres crías hembra que nació en SJ1 también murió de 1,5 años de vida en el proceso de migración entre fragmentos hacia el lado opuesto del río San Juan. En los demás grupos no se han registrado desapariciones de juveniles o infantes.

Variabilidad climática y cambios en la población de monos araña en San Juan de Carare

Durante el periodo de estudio se han registrado varios eventos extremos del clima como el fenómeno de la niña en 2010-2011 y eventos de sequías extremas en 2013 y 2015. Estos fenómenos climáticos inusuales estuvieron asociados a cambios en la composición de los grupos de *A. hybridus* en San Juan de Carare. En primer lugar las inundaciones del año 2011 hicieron que el fragmento de bosque en el noroccidente del río San Juan (F1-A) se fragmentara por la crecida de algunos afluentes y el desbancaamiento de los bordes de estas cañadas. Este fenómeno coincidió con el hecho que no había monos araña en F1-A y por ende durante un tiempo, los miembros de SJ1 no pudieron acceder a este fragmento y su

Tabla 1. Composición y reconstrucción demográfica en el tiempo para los dos grupos de estudio. E= emigración; I=inmigración; N= nacimiento; M= Muerte, D= desaparición



*Edad de los individuos hace referencia a la edad de cada individuo en Dic-15 o último avistamiento registrado. ** Azul: AF; Amarillo: IM/F; Amarillo y rojo: Intervalo de tiempo en donde un individuo alcanza a la adultez; Rojo: AM

hábitat se redujo significativamente al F1-B. Segundo, durante la época seca del 2013, un subgrupo de SJ1 migró a través del afluente al fragmento F1-A en el norte de la zona de estudio y casi simultáneamente el resto del grupo cruzó el río San Juan y se estableció temporalmente en el banco opuesto en un pequeño fragmento al borde del río (F3).

Cronología de cambios demográficos y composición en los grupos de *A. hybridus* en San Juan de Carare (Tabla 1)

Año 2008 (Oct – Dic)

Después de realizar un trabajo inicial en donde se estimó la densidad poblacional de primates en San Juan de Carare (Link *et al.* 2010), se habituaron los dos grupos de monos araña (SJ1 y SJ2) que se encontraban contiguos en uno de los fragmentos de bosque (F1 y F2). Durante este periodo se registró su composición y se identificó individualmente a cada miembro del grupo. El grupo SJ1 estaba compuesto por 18 individuos: 4 machos adultos, 6 hembras adultas, 1 macho subadulto, 1 hembra subadulto y 6 juveniles e infantes. El grupo SJ2 estaba compuesto por 4 machos adultos, 5 hembras adultas, 1 macho subadulto y 4 juveniles e infantes. Desde el comienzo del estudio había un macho adulto solitario en un fragmento de bosque estrecho a lo largo del río San Juan (F3), no había monos araña en el fragmento nororiental (F5) y aunque se conocía la presencia de otro grupo en el fragmento más al sur (F4), no se había habituado ni estudiado a la fecha.

Año 2009 (Jun – Jul & Nov – Dic)

A mediados del 2009 se comenzaron los seguimientos continuos sobre SJ1 y SJ2 que continúan en la actualidad. A lo largo de este tiempo en SJ1 se desapareció una hembra subadulto «Kala», quien posiblemente migró a otro grupo a través de pastizales inundables

(en época seca) o a través del río San Juan. Además, desapareció un macho adulto «Mohan» quien se presume pudo haber muerto. Además, una cría macho que nació durante este año, desapareció un mes después de su nacimiento y se presume que murió. Finalmente, a finales de 2009 no se volvieron a ver los cinco machos adultos-subadultos de SJ2 (Figura 3a).

Año 2010 (Ene – Dic)

Durante los primeros meses del 2010, SJ2 no tuvo ningún macho adulto en el grupo. Sin embargo, uno de los machos de SJ1 migró hacia SJ2 y se instaló como macho residente. En SJ1 muere una hembra adulta «Rasta» y nace una cría hembra «Konga» (Figura 3b).

Año 2011 (Ene – Dic)

A lo largo del 2011 nacieron en SJ1 tres crías macho («Dante», «Baloo» y «Vino») y tan solo sobrevivió este último. Tanto «Dante» como «Baloo» murieron o desaparecieron antes de tener dos meses de edad. En este grupo también murió un macho adulto «Poleko» y «Roko» alcanzó la edad adulta. Además, dos hembras subadultas «Piola» y «Kiara» emigraron del grupo. En SJ2 nació una cría macho «Miko». Finalmente al final del 2011 las inundaciones fraccionaron algunos de los fragmentos eliminando su conectividad a través del dosel y aislando aún más a algunos grupos (SJ1) (Figura 3c).

Año 2012 (Ene – Dic)

En SJ1 muere uno de los machos adultos «Nawal» y otro macho alcanza la edad adulta «Wampi». También nacen una cría macho «Deye» y una cría hembra «Pandora». «Deye» es encontrado en el suelo del bosque por los investigadores con graves heridas después de un evento de agresión y es llevado donde está su madre quien lo recibe; «Deye» sobrevive hasta la fecha. En SJ2 «Hetor» alcanza la edad adulta y nacen dos crías macho «Cuzco» y «Gecco» y una cría hembra «Maya» (Figura 3d).

Año 2013 (Ene – Dic)

Durante la época seca de enero y febrero dos subgrupos de SJ1 atravesaron independientemente

unos ríos y migraron de su área de hogar habitual. Primero, un subgrupo compuesto por tres machos, dos hembras y dos juveniles migraron a través del río San Juan y permanecieron en un fragmento a lo largo del río (F3), en donde estaba un macho solitario que eventualmente recorría el fragmento con ellos. En varias ocasiones intentaron colonizar (los machos) el fragmento (F4) utilizado por SJ4 pero fueron expulsados y agredidos por los machos de este mismo grupo. Finalmente, después de varios meses y teniendo que cruzar a través de una matriz de pastizales, el subgrupo migró hacia el fragmento más al norte (F5) que no tenía otros grupos de *A. hybridus*. En este proceso se encontró muerto uno de los machos «Wampi» y también desapareció una cría hembra de 1,5 años «Pandora». Segundo, otro subgrupo de SJ1 compuesto por un macho adulto, dos hembras adultas y dos juveniles e infantes se cruzaron al fragmento más al norte del lado noroccidental del río San Juan (F1-A). Por ende, en el territorio de SJ-1 solamente quedó una hembra solitaria con su cría hembra juvenil.

Finalmente, durante el 2013 llegaron tres machos desconocidos al grupo de SJ2 por varios días y justo después la mayor parte del grupo desapareció. Quedaron un macho y una hembra adulta en su rango de hogar. Meses después otra hembra subadulta desconocida llegó al grupo SJ2 (Figura 3e).

Año 2014 (Ene – Dic)

Durante el 2014 se presentó un nuevo evento en donde una hembra adulta y una juvenil se cruzaron el río San Juan para llegar al fragmento (F3) donde vive el macho solitario y desde entonces estos tres individuos permanecen en este fragmento. En el F1-A nació una cría macho «Benito». Finalmente se terminó de habitar e identificar al grupo SJ4 quien contaba con 4 machos y al menos 8 hembras (Figura 3f).

Año 2015 (Ene – Dic)

En el 2015 los grupos se mantuvieron estables en la composición de machos y hembras adultas y en los fragmentos que utilizan. Sin embargo, en el grupo del nororiente nació una cría y en SJ2 nació una cría hembra.

DISCUSIÓN

El estudio de la dinámica demográfica de la población de monos araña café en un ecosistema altamente fragmentado en San Juan de Carare aporta evidencia empírica sobre la vulnerabilidad de las poblaciones de monos araña que se enfrentan a la fragmentación de su hábitat natural. A lo largo de siete años de estudio, dos de los grupos se desintegraron y en el presente se encuentran en grupos no solo de muy reducido tamaño sino con altísimo potencial de presentar problemas relacionados a la endogamia. En San Juan de Carare los monos araña café incurren con cierta frecuencia en comportamientos altamente riesgosos y que ocurren muy rara vez o no han sido reportados en los estudios a largo plazo sobre poblaciones de *Ateles*. De hecho los grupos de estudio en San Juan han cruzado ríos en múltiples ocasiones y se han visto obligados a cruzar grandes extensiones de pastizales para colonizar otros fragmentos de bosque. Estos procesos han estado asociados a la inestabilidad de los grupos sociales y a la alta mortalidad de adultos e infantes, dando como resultado un escenario altamente vulnerable para esta población de primates críticamente amenazados con la extinción.

A lo largo del estudio, una parte significativa de la población desapareció y varios individuos se presume que murieron. De hecho en cinco ocasiones miembros de un grupo coordinadamente abandonaron su área de hogar, la cual suele ser relativamente estable a lo largo del tiempo (Spehar *et al.* 2010; Ramos-Fernández *et al.* 2013). En dos de estos eventos (en SJ2) no fue posible identificar el paradero de los emigrantes, mientras que en tres ocasiones (en SJ1) se pudo documentar con detalle los movimientos y miembros del grupo involucrados en estos inusuales eventos. Además, (SJ1) todos los machos adultos al comienzo del estudio y un macho que alcanzo la adultez a lo largo del estudio desaparecieron o murieron, al igual que una de las seis hembras adultas del grupo. Así mismo, las crías en este grupo tuvieron una baja supervivencia y de hecho tres crías macho desaparecieron en sus primeros meses de vida posiblemente víctimas de ataques de machos adultos y subadultos de su mismo grupo social (Alvarez *et al.* 2015). Durante el proceso de cambio de área de hogar en 2013 un macho adulto y una cría hembra de 1,5 años desaparecieron sugiriendo que estas migraciones a

través de una matriz hostil (por ej. pastizales) pueden tener riesgos para la supervivencia de los monos araña café. Finalmente, aunque el hábitat en San Juan está fuertemente fragmentado, tres hembras subadultas posiblemente migraron de sus grupos sociales, y aunque su destino es incierto, presumimos que migrar del grupo natal en un ecosistema altamente intervenido incrementa los riesgos asociados a este proceso de dispersión (Ekernas & Cords 2007). En San Juan de Carare hay una población natural de grandes felinos como el Jaguar (*Panthera onca*) y el Puma (*Puma concolor*), y hay perros cazadores que podrían depredar monos araña que se encuentren vulnerables en el suelo del bosque o cruzando entre fragmentos de bosque.

Aunque se ha propuesto que los monos araña son extremadamente sensibles a la fragmentación de su hábitat, también se ha documentado que bajo situaciones de estrés estos primates pueden responder con cambios y adaptaciones en su comportamiento y patrones de agrupación (Link & Di Fiore datos sin publicar). Por ejemplo, en los bosques fragmentados de San Juan de Carare en Colombia, los monos araña emplean casi la mitad de su tiempo de alimentación consumiendo hojas jóvenes (Montes-Rojas 2013). Este cambio hacia una dieta más folívora se ha reportado en los ecosistemas estacionales de Centroamérica en donde en periodos de escasez de frutos los monos araña incrementan el consumo de hojas jóvenes (Chapman 1988) y en ecosistemas fragmentados o intervenidos estos primates también tienden a consumir una proporción mayor de hojas (Chaves *et al.* 2011). Aún se desconoce si para los monos araña, especializados en el consumo de frutos maduros y carnosos, el consumo de grandes cantidades de hojas podría tener repercusiones negativas sobre su reproducción e incluso comprometer su salud y su supervivencia. De hecho, los monos araña café que se encuentran en zonas fragmentadas y con mayores niveles de intervención antrópica, suelen tener niveles de estrés fisiológico (medido a través de glucocorticoides) más elevados que aquellos individuos que viven en zonas más conservadas (Rimbach *et al.* 2013). Finalmente, el hecho de vivir en fragmentos aislados puede estar asociado con problemas genéticos debido a la alta tasa de endogamia, o a una mayor tasa de mortalidad de individuos que deben dispersarse de sus grupos natales a través de una matriz de potreros

donde son más vulnerables a la depredación o a la captura para tráfico ilegal.

Uno de los mayores retos en el mediano y largo plazo para las poblaciones de monos araña expuesto a hábitats fragmentados es el de afrontar una depresión genética causada por la endogamia. Este estudio muestra algunos resultados contradictorios con relación a esta potencial amenaza a la viabilidad de las poblaciones de monos araña café. Por un lado, aunque el ecosistema está altamente fragmentado, se observó la posible migración de las hembras al llegar a su edad reproductiva siguiendo un patrón similar de dispersión por hembras reportado para el género *Ateles* (Shimooka *et al.* 2008; Di Fiore *et al.* 2009). Así mismo, el hecho de tener una población que frecuentemente incurre en desplazamiento y colonización de nuevas áreas podría, al menos potencialmente, dar pie a la «mezcla» de individuos en diferentes fragmentos. Sin embargo, el fraccionamiento de los grupos observado en San Juan sugiere que existe una alta probabilidad que grupos de individuos emparentados queden aislados en fragmentos y los problemas asociados a la consanguinidad sean mayores. Por ejemplo, en SJ1 el grupo se fraccionó en tres subgrupos a lo largo de 2013. El grupo que colonizó el F5 estaba compuesto por 3 machos, dos hembras con cría y una hembra juvenil. Dado que uno de los machos y una cría hembra murieron en los meses de emigración, el «grupo» quedó conformado por dos machos, dos hembras y una cría macho. En este grupo uno de los machos adultos es hijo de una hembra adulta que además tiene la cría macho, de tal manera que en un par de años dos de los tres machos potenciales para la reproducción de esta hembra son sus propios hijos. El segundo subgrupo que se formó tiene el mismo problema ya que estaba compuesto por un macho, dos hembras con cría y una hembra juvenil. El macho adulto también es hijo de una de las hembras adultas quien tiene otra cría macho y la otra hembra tiene a su juvenil (hembra) aun con ella. Finalmente, las dos hembras que quedaron en el fragmento y que posteriormente se pasaron a F3 donde habitaba el macho solitario también son madre e hija. En conclusión, los cambios demográficos asociados a la fluida dinámica de colonización de nuevos fragmentos tienen un altísimo potencial de incrementar los procesos endogámicos en la población de San Juan del Carare.

Aunque no existe una amplia información sobre los efectos de la endogamia y depresión genética sobre las poblaciones de primates, existen algunos estudios que han mostrado tales efectos. Por ejemplo, el famoso

gorila albino del Zoológico de Barcelona, mejor conocido como «Copito de Nieve» obtuvo su condición de albinismo por un proceso relacionado con el cruce entre dos individuos cercanamente relacionados en su hábitat natural en Guinea Ecuatorial (Prado-Martínez 2010). En la población de *A. hybridus* en San Juan de Carare hay dos individuos que también tienen una anomalía en la pigmentación de su piel, en este caso leucismo, el cual podría estar asociado a los efectos de la endogamia sobre las poblaciones de primates silvestres.

En conclusión, el estudio a largo plazo sobre la población de monos araña café en San Juan de Carare aporta evidencia adicional sobre la alta vulnerabilidad de las poblaciones de estos primates al estar expuesto a intervenciones antropogénicas de su hábitat y en especial a la fragmentación de su hábitat que aísla a las poblaciones de estos primates en fragmentos de bosque y que evita el flujo genético entre estos grupos aislados o aumenta el riesgo al que se exponen estos primates al verse obligados a cruzar a través de una matriz de pastizales, rastrojo o incluso a través de ríos para colonizar nuevos fragmentos de bosque.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las Familias Lalinde y De Greiff quienes han permitido el desarrollo de esta investigación en la Hacienda San Juan del Carare. Así mismo agradecemos a todos los investigadores y estudiantes que han aportado con su trabajo a este proyecto y han permitido la continuidad de los datos demográficos de la población de *A. hybridus* en San Juan de Carare. Este trabajo fue posible por los permisos del Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible de Colombia y el apoyo económico de Ecopetrol y WCS-Colombia (PVS), *Margo Marsh Biodiversity Fund*, *MBZ Species Conservation Fund*, *National Geographic Society Research and Exploration Grants*, *National Science Foundation BCS 1062540*, *Rufford Small Grants Foundation*, *Idea Wild and Primate Action Fund*.

BIBLIOGRAFÍA

- Abondano LA & A Link (2012) The social behavior of brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in a fragmented forest in Colombia. *International Journal of Primatology* 33(4): 769-783.
- Alvarez S, Di Fiore A, Champion J, Pavelka MS, Páez J & A Link (2015) Male-directed infanticide in spider monkeys (*Ateles* spp.). *Primates* 56(2):173-181.

- Benchimol M & CA Peres (2013) Anthropogenic modulators of species–area relationships in Neotropical primates: a continental-scale analysis of fragmented forest landscapes. *Diversity and distributions* 19(11):1339-1352.
- Chapman CA (1988) Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates* 29:177-194.
- Chapman CA, Ghai RR, Reyna-Hurtado R, Jacob AL, Koojo SM, Rothman JM, Twinomugisha D, Wasserman MD & TN Goldberg (2013) Going, going, gone: a 15-year history of the decline in abundance of primates in forest fragments. En: Marsh LK & CA Chapman (eds). *Primates in Fragments: Complexity and Resilience*. Springer Press. New York. EE. UU. Pp 89-104.
- Chapman CA & DA Onderdonk (1998) Forests without primates: primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45(1):127-141.
- Chaves ÓM, Stoner KE & V Arroyo-Rodríguez (2011) Seasonal differences in activity patterns of Geoffroy's Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*) living in continuous and fragmented forests in Southern Mexico. *International Journal of Primatology* 32(4):960-973.
- Di Fiore A, Link A & JL Dew (2008) Diets of wild spider monkeys. *Spider monkeys: The biology, behavior and ecology of the genus Ateles*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pp 55-81.
- Di Fiore A, Link A, Schmitt CA & SN Spehar (2009) Dispersal patterns in sympatric woolly and spider monkeys: integrating molecular and observational data. *Behaviour* 146(4):437-470.
- Di Fiore A, Link A & CJ Campbell CJ (2011) The atelines: behavioral and socioecological diversity in a New World radiation. En: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S & R Stumpf. *Primates in perspective. 2nd editon*. Oxford University Press. Oxford, UK. Pp. 155-188.
- Ekernas LS & M Cords (2007) Social and environmental factors influencing natal dispersal in blue monkeys, *Cercopithecus mitis stuhlmanni*. *Animal Behaviour* 73(6):1009-1020.
- Estrada A & R Coates-Estrada (1996) Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International journal of primatology* 17(5):759-783.
- Etter A, McAlpine C, Pullar D & H Possingham (2006) Modelling the conversion of Colombian lowland ecosystems since 1940: Drivers, patterns and rates. *Journal of Environmental Management* 79(1):74-87.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (34):487-515.
- Fleagle JG (2013) *Primate adaptation and evolution*. Academic Press. San Diego, EE. UU. 464 pp.
- Franzen M (2006) Evaluating the sustainability of hunting: a comparison of harvest profiles across three Huaorani communities. *Environmental Conservation* 33(1):36-45.
- Henle K, Davies KF, Kleyer M, Margules C & J Settele (2004) Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity & Conservation* 13(1):207-251.
- Link A & A Di Fiore (2006) Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22(3):235-246.
- Link A & A Fiore (2013) Effects of predation risk on the grouping patterns of white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) in Western Amazonia. *American Journal of Physical Anthropology* 150(4):579-590.
- Link A, Palma AC, Velez A & AG De Luna (2006) Costs of twins in free-ranging white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) at Tinigua National Park, Colombia. *Primates* 47(2):131-139.
- 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(1):41-50.
- Link A, de Luna AG, & J Burbano (2013) Estado de conservación de uno de los primates más amenazados con la extinción: el mono araña café (*Ateles hybridus*). En: Deffler TR, Stevenson PR, Bueno ML & DC Guzmán-Caro (eds.) *Primates colombianos en peligro de extinción*. Asociación Primatológica Colombiana. Bogotá, Colombia. Pp. 88-118.
- Michalski F & CA Peres (2005) Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation* 124(3):383-396.
- Michalski F & CA Peres (2007) Disturbance-mediated mammal persistence and abundance-area relationships in Amazonian forest fragments. *Conservation Biology* 21(6):1626-1640.
- Mittermeier RA, Wallis J, Rylands AB, Ganzhorn JU, Oates JF, Williamson EA, Palacios E, Heymann EW, Kierulff MC & L Yongcheng L (2009) Primates in peril: the world's 25 most endangered primates 2008-2010. *Primate Conservation* 24:1-57.
- Montes-Rojas A (2013) *Caracterización de la dieta y evaluación nutricional de los alimentos más consumidos por Ateles hybridus en un fragmento de bosque en San Juan de Carare, Colombia*. Tesis de Pregrado. Universidad del Tolima. Ibagué, Colombia. 91 pp.
- Nowak K & PC Lee (2013) "Specialist" Primates Can Be Flexible in Response to Habitat Alteration. En: Marsh LK & C Chapman. *Primates in Fragments*. Springer. New York. EE. UU. Pp. 199-211.
- Pereira HM, Leadley PW, Proença V, Alkemade R, Scharlemann JP, Fernández-Manjarrés, JF, ... & Chini L (2010) Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330(6010):1496-1501.
- Peres CA (2001) Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15(6):1490-1505.
- Peres CA, Emilio T, Schiatti J, Desmoulière SJ & T Levi (2016) Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(4):892-897.
- Prado-Martínez J, Hernando-Herraez I, Lorente-Galdos B, Dabad M, Ramírez O, Baeza-Delgado C, et al. (2010) The

- genome sequencing of an albino Western lowland gorilla reveals inbreeding in the wild. *BMC genomics* 14(1):363.
- Ramos-Fernández G & RB Wallace (2008) Spider monkey conservation in the twenty-first century: recognizing risks and opportunities. *Spider Monkeys: The Biology, Behavior and Ecology of the Genus Ateles*. Cambridge University Press, Cambridge Pp. 55-51.
- Ramos-Fernández G, Aguilar SES, 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(5):e62813.
- Ripple WJ, Newsome TM, Wolf C, Dirzo R, Everatt KT, Galetti M, ... & Macdonald DW (2015) Collapse of the world's largest herbivores. *Science advances* 1(4):e1400103.
- Rimbach R, Link A, Heistermann M, Gómez-Posada C, Galvis N & EW Heymann (2013). Effects of logging, hunting, and forest fragment size on physiological stress levels of two sympatric ateline primates in Colombia. *Conservation Physiology* 1:cot031.
- Spehar SN, Link A & A Di Fiore (2010) Male and female range use in a group of white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth*) in Yasuní National Park, Ecuador. *American Journal of Primatology* 72(2):129-141.
- Stevenson PR & AM Aldana (2008) Potential effects of Ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the western Orinoco Basin, Colombia. *International Journal of Primatology* 29(2):365-377.
- Stevenson PR, Quinones MJ & JA Ahumada (2000) Influence of Fruit Availability on Ecological Overlap among Four Neotropical Primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica* 32(3):533-544.
- Shimooka Y, Campbell CJ, Di Fiore A, Felton AM, Izawa K, Link, A, Nishimura A, Ramos-Fernandez G & RB Wallace (2008) Demography and group composition of *Ateles*. En: Campbell J (ed.) *Spider Monkeys: The Biology, Behavior and Ecology of the Genus Ateles*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 329-348.
- Symington MM (1988) Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru. *American Journal of Primatology* 15(1):45-67.
- Symington MM (1990) Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology* 11(1):47-61.

Efectos de la pérdida de hábitat y fragmentación sobre las comunidades de primates: un caso de estudio de los Llanos orientales colombianos

Xyomara Carretero-Pinzón^{1,2*}

¹Proyecto Zocay, Bogotá, Cl 111 # 45A-70, Colombia

²ARC 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.

*xcarretero@gmail.com

Resumen

La riqueza de especies de primates ha sido relacionada principalmente con el área del fragmento, sin embargo, existen pocos estudios que midan el efecto de variables de paisaje en el número de especies de primates. Este trabajo de investigación evalúa la importancia relativa de estas variables a una escala de 1000 m de radio, comparado con las del sitio y del fragmento, para evaluar el efecto de la pérdida de hábitat y la fragmentación en especies de monos diurnos en los Llanos orientales colombianos. Fueron censados 81 parches de bosque para determinar la presencia de *Alouatta seniculus*, *Callicebus ornatus*, *Sapajus apella fauellus* y *Saimiri cassiquiarensis albigena*. Se usó un modelo lineal generalizado con distribución Poisson para determinar el mejor modelo que explicará el número de especies observado. Los resultados obtenidos resaltan la relevancia de variables a la escala del sitio, contexto del fragmento y paisaje para explicar la riqueza de especies en la zona.

Abstract

Habitat loss and fragmentation effects on primate communities: a case study from Colombian Llanos

Primate species richness has been mainly related with fragment size; however, there are few studies evaluating the effect of landscape variables on primate species richness. This study evaluates the relative importance of variables at 1000 m landscape spatial extent, compared with variables at site-scale and patch-scale to measure the effects of habitat loss and fragmentation in the Colombian Llanos. Eighty-one fragments were surveyed to determine the presence of *Alouatta seniculus*, *Callicebus ornatus*, *Sapajus apella fauellus* and *Saimiri cassiquiarensis albigena*. Linear generalized model with Poisson distribution was used to determine the best model to

Palabras clave

Alouatta seniculus, *Callicebus ornatus*, *Sapajus apella fauellus*, *Saimiri cassiquiarensis albigena*.

Key words

Alouatta seniculus, *Callicebus ornatus*, *Sapajus apella fauellus*, *Saimiri cassiquiarensis albigena*.

explain the primate species richness found. The results of this study highlights the importance of variables at a site-scale context, configuration and composition of the landscape to explain the primate species richness in the study area.

INTRODUCCIÓN

La pérdida de hábitat y su fragmentación son globalmente dos de las principales amenazas a los primates (Mittermeier & Oates 1985; Rylands *et al.* 2008). La primera implica una reducción en la cantidad de hábitat disponible para las especies, mientras que la segunda significa el rompimiento o separación de ese hábitat, independientemente de la pérdida del mismo (Fahrig 2003). Estos procesos ocurren a escala del paisaje, produciendo una serie de cambios en la composición y configuración (Forman & Godron 1986). Aunque existe un gran debate sobre cuál de estos dos procesos (pérdida de hábitat o fragmentación) tiene una mayor influencia sobre la biodiversidad, se han encontrado efectos negativos más fuertes de la pérdida de hábitat (Fahrig 2003; McAlpine *et al.* 2006; Villard & Metzger 2014). Mientras que los estudios que evalúan la influencia de la fragmentación *per se*, al tiempo que controlan la cantidad de hábitat disponible en los paisajes, han mostrado efectos variables (Fahrig 2003). La evidencia de estos estudios revela que los resultados negativos de la pérdida de hábitat sobrepasan los de la fragmentación *per se* (Fahrig 2003; McAlpine *et al.* 2006; Villard & Metzger 2014).

Los primates son uno de los grupos más amenazados en el ámbito mundial (Mittermeier & Oates 1985; Rylands *et al.* 2008; Schipper *et al.* 2008), con especies que viven solo en zonas altamente fragmentadas y bajo altas presiones antrópicas (Marsh *et al.* 2013). Las investigaciones sobre los efectos de la pérdida de hábitat y la fragmentación en primates se han realizado principalmente a escala del fragmento, con poca atención a las variables de la escala del paisaje (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013a; Carretero-Pinzón *et al.* 2015). Debido a que estos procesos ocurren en el paisaje y no en los fragmentos o parches, existe una necesidad de investigaciones que los evalúen al nivel en el cual ocurren, es decir, a la escala del paisaje (Arroyo-Rodríguez & Fahrig 2014; Carretero-Pinzón *et al.* 2015).

La riqueza de especies en primates ha sido asociada con el tamaño del bosque (Harcourt & Doherty 2005; Gibbons & Harcourt 2009; Benchimol & Peres 2013), la latitud y riqueza de especies de plantas (Stevenson 2001), la precipitación y la riqueza del suelo (Defler 2013). La influencia del tamaño del parche de bosque sobre el número de especies ha sido ampliamente estudiado (Harcourt & Doherty 2005; Gibbons & Harcourt 2009; Benchimol & Peres 2013), encontrando que fragmentos más grandes albergan más especies de primates comparado con los más pequeños (comparación de fragmentos definidos como ≤ 100 km²). Sin embargo, existen pocos estudios sobre los efectos de otras variables que midan la pérdida de hábitat y fragmentación en comunidades de primates, exclusivamente en zonas fragmentadas (Boyle & Smith 2010; Pyritz *et al.* 2010; Thornton *et al.* 2011). Boyle & Smith (2010) encontraron que la riqueza de especies está positivamente relacionada con un incremento del tamaño de fragmento (1 – 100 ha) y negativamente relacionada con la distancia al parche de bosque más cercano para primates de la Amazonia brasilera (30 - 720 m). Por el contrario, Pyritz *et al.* (2010) observaron que el tamaño del fragmento no tiene un impacto significativo en el número de especies observadas en bosques secos de Bolivia (1 - 150 ha), mientras que la densidad del sotobosque está asociada positivamente. Por otro lado, Thornton *et al.* (2011) encontraron que la riqueza de especies en su área de investigación, incluyendo dos especies de primates, fue negativamente influenciada por la densidad de parches presentes en el paisaje (una medida del grado de fragmentación). Estos resultados contradictorios pueden deberse a las variaciones en el tamaño de la muestra (número de parches muestreados), tamaño de los fragmentos usados y las variables usadas para predecir el número de especies.

El propósito de este capítulo es evaluar la importancia relativa de las variables de paisaje (tales

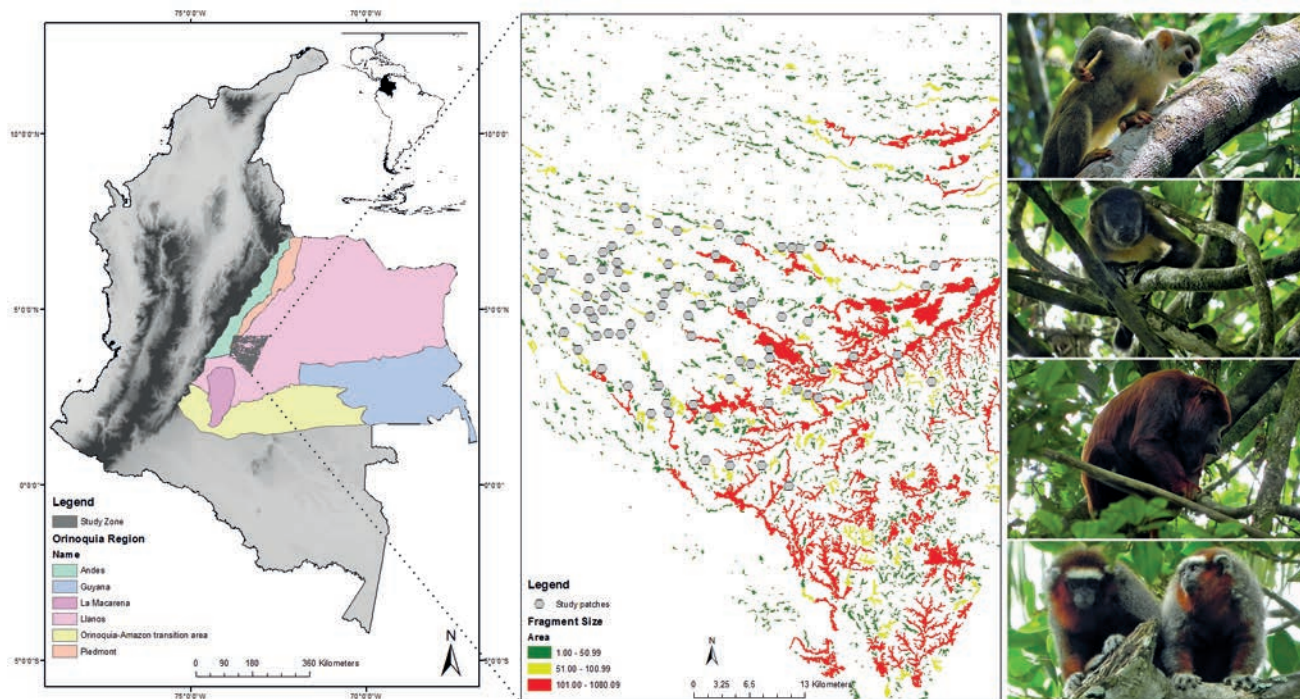


Figura 1. Ubicación de la zona de muestreo y fragmentos censados para la presencia de especies de primates en los Llanos orientales colombianos. Los primates estudiados, de arriba hacia abajo: fraile o titi (*Saimiri cassiquiarensis albigena*), mono maicero (*Sapajus apella fatuellus*), aullador rojo (*Alouatta seniculus*) y mono zocay (*Callicebus ornatus*). Fotografías de Xyomara Carretero-Pinzón.

como porcentaje de bosque y densidad de parches alrededor del fragmento muestreado) a una escala de 1000 m de radio, comparado con otras a la escala del sitio (transecto de 1 km) y escala del fragmento (en el caso de este trabajo, 1 - 1080 ha), usando como ejemplo el subgrupo de especies de primates

diurnos presentes en la región cercana al piedemonte de los Llanos orientales colombianos. Así como evaluar, en una forma más cualitativa, la composición de las especies observadas en los fragmentos muestreados, con el fin de proponer medidas preliminares para su manejo

MÉTODOS

Área de estudio

Ubicada entre los municipios de San Martín, Fuente de Oro, San Carlos de Guaroa y San Luis de Cubarral, en el departamento del Meta (Llanos orientales de Colombia) 3°45'N 73°43'W to 3°38'N 73°14'W and 3°26'N and from 73°26'W to 3°32'N 73°12'W (Figura 1). Esta región tiene una altitud entre 350 - 400 m y presenta una temperatura promedio anual de 26 °C (Carretero-Pinzón 2013). La zona se caracteriza por presentar una estación seca de diciembre a marzo, 357 mm de promedio anual, y una estación lluviosa de abril a noviembre, 1777 mm de promedio anual (Carretero-Pinzón 2013;

Carretero-Pinzón & Defler en prensa). En el área de estudio, están presentes 5 especies de primates: aulladores rojos, *Alouatta seniculus*; monos maiceros, *Sapajus apella fatuellus*; monos zocay, *Callicebus ornatus*; la subespecie colombiana de monos titi, *Saimiri cassiquiarensis albigena*; y monos nocturnos llaneros, *Aotus brumbacki* (Carretero-Pinzón 2013). Esta investigación se basa en las primeras 4 especies, todas de hábitos diurnos. La zona presenta una continua fragmentación y pérdida de hábitat debido al incremento de las exploraciones y explotaciones petroleras, ampliación y creación de nuevas plantaciones de palma de aceite africana, creación de nuevos potreros para el ganado y nuevas obras de infraes-

estructura (Ecopetrol 2015; Fedepalma 2014; Carretero-Pinzón & Defler en prensa).

Selección de los fragmentos de muestreo

Se seleccionaron 90 parches de bosque, usando un diseño aleatorio estratificado (Rogerson 2010), que combina 3 categorías de tamaño de fragmento (1 - 50 ha, 51 - 100 ha y 101 - 1080 ha) y 3 categorías de proporción de bosque alrededor de los mismos, medido en un buffer de 1000 m de radio (< 33 %, 34-66 % y > 66 % de bosque). La selección de la categoría de tamaño más grande (101 - 1000 ha) fue escogida para ser consistente con Marsh *et al.* (2003). El tamaño mínimo considerado (1 ha) se estableció en función del tamaño de fragmento más pequeño, en el cual se ha observado previamente alguna de las especies de primates en el área de estudio (Carretero-Pinzón, observación personal). Las categorías de porcentaje de bosque escogidas se basan en intervalos de igual tamaño para la proporción de bosque alrededor del parche muestreado. La selección fue realizada con el apoyo de un mapa de coberturas derivado de una imagen satelital Landsat 7 ETM del 2000 (www.earthexplorer.usgs.gov) a una escala de resolución espacial de 30 m, usando la herramienta de clasificación supervisada de ArcMap 10.1 (ESRI ArcGIS 10). El mapa fue clasificado en 4 clases de cobertura: agua, cultivos, bosques y pastos. El mapa obtenido con los fragmentos seleccionados fue comparado con uno de bosques y no-bosques basado en imágenes del 2010 (IDEAM 2014), con el fin de corregir la clasificación de la cobertura de bosques y el tamaño de los parches. El buffer usado para la medición de las variables de paisaje utilizadas en este estudio (buffer de 1000 m de radio), se fundamentó en un análisis preliminar de múltiples escalas realizado para cada especie individualmente, en el cual las variables de paisaje, en un buffer de 1000 m de radio, fueron importantes para 2 de las especies estudiadas (Carretero-Pinzón *et al.* 2017).

Una vez en campo, los dueños de las fincas en las cuales se encuentran los fragmentos seleccionados aleatoriamente fueron contactados para los permisos correspondientes. Los parches de bosque para los que no se pudo obtener permisos de entrada, fueron reemplazados por otros de la misma categoría del que fue descartado. Un mínimo de 10 m de altura del dosel

fue considerado como criterio adicional para la inclusión de dichos fragmentos en campo. Parches de bosque con alturas de dosel inferiores a 10 m fueron considerados «bosques de regeneración» y no fueron incluidos en este estudio, para reducir la probabilidad de ausencia debido a hábitat inadecuado. Al menos 10 para cada categoría de la combinación de tamaño de fragmento y proporción de bosque fueron muestreados. Una selección de variables ecológicamente relevantes para las especies de estudio fueron escogidas, apoyado en la literatura primatológica (Tabla 1). Un mínimo de un transecto, de 1 km de longitud, fue ubicado aleatoriamente en cada parche de bosque. Hasta donde fue posible, los transectos fueron rectos; donde no se pudo, siguieron la forma del parche. Se muestrearon 83, uno por cada fragmento, excepto el más grande en el cual se muestrearon 3. Un mínimo de 3 km por transecto fue caminado para cada fragmento en la búsqueda de primates.

Selección de variables

Con base en la literatura primatológica, se seleccionaron variables predictivas para el número de especies de primates que se esperaba encontrar en las áreas muestreadas. Estas variables son una combinación de aquellas que predicen la riqueza de especies en general con las presencia y abundancia de especies individuales en primates. Se seleccionaron 8 variables a la escala de sitio, 4 a la escala de fragmento y 2 a la escala de paisaje. Las escogidas a la escala de sitio (transecto) están relacionadas con la disponibilidad de recursos (número de árboles de alimento para todas las especies de primates estudiadas; número de árboles con frutos, flores y hojas jóvenes) y la estructura del parche (altura del dosel, cobertura del dosel, área basal y número de tocones). Las variables a la escala de fragmento son medidas de los atributos (forma y tamaño) y del contexto (tipo de matriz y presencia de cercas vivas) del fragmento, mientras que las seleccionadas a la escala de paisaje están relacionadas con el cambio en el paisaje causado por procesos de fragmentación y pérdida de hábitat (Tabla 1).

Muestreo de primates

La presencia de las especies de primates fue registrada usando censos repetidos (3 - 6 por transectos) de al menos 3 km en cada parche de bosque. Fueron realiza-

Tabla 1. Resumen de las variables a la escala de sitio, fragmento y paisaje, seleccionadas de la literatura primatológica como posibles variables predictivas de la riqueza de especies.

Nombre de la variable	Descripción	Referencia
Escala de paisaje		
Densidad de fragmentos	Número de fragmentos presentes, dividido por el área del buffer de radio de 1000 m de distancia	McAlpine <i>et al.</i> 2006
Porcentaje de bosque	Porcentaje de bosque presente en el área del buffer de radio de 1000 m de distancia	Arroyo-Rodríguez <i>et al.</i> 2013b
Escala de fragmento		
Tamaño del fragmento	Tamaño en hectáreas de cada fragmento muestreado	Arroyo-Rodríguez <i>et al.</i> 2013b
Índice de la forma del fragmento	Índice de la complejidad de la forma del fragmento	Forman & Godron 1986; Arroyo-Rodríguez <i>et al.</i> 2013b
Tipo de matriz	Presencia de cultivos, plantaciones de palma de aceite africana y pastos rodeando el parche de bosque de muestreo. Medida del contexto del fragmento en el paisaje. Solo dos categorías fueron usadas en el análisis: pastos (exóticos o sabanas naturales) y plantaciones de palma de aceite africana (solas o combinadas con pastos exóticos)	Anderson <i>et al.</i> 2007; Blair & Melnick 2012
Presencia de cercas vivas	Presencia de cercas vivas	Carretero-Pinzón <i>et al.</i> 2010; 2009
Escala de sitio		
Promedio del porcentaje de cobertura del dosel	La cobertura del dosel fue calculada a partir de fotos de cada 200 m a 1 m de altura, en cada fragmento	Wieczkowski 2004
Promedio de la altura del dosel	La altura del dosel fue medida con un telémetro digital, cada 200 m en cada fragmento	Pozo-Montuy <i>et al.</i> 2008; Anzures-Dadda & Mason 2007
Número de tocones de árboles	Número de tocones de árboles cortados por humanos en el transecto	Chapman <i>et al.</i> 2007
Área basal por transecto	Área basal acumulativa de todas las plantas, medida en las 4 parcelas realizadas a lo largo de cada transecto	Chapman <i>et al.</i> 2006
Número de plantas de alimento para las 4 especies de primates por transecto	Número de todas las especies de plantas de las cuales se alimentan las 4 especies de primates estudiadas, encontradas en las 4 parcelas realizadas a lo largo de cada transecto	Chapman <i>et al.</i> 2006 ¹

¹La lista de especies de plantas de las cuales se alimentan las especies de primates de este estudio se basan en los siguientes trabajos: *Alouatta seniculus*: Escudero 2005, Beltrán 2005, Santamaría 2005, Ramos 2007; *Sapajus apella*: Torres 2005, Ramos 2007, Gómez-Posada 2012a, 2012b; *Saimiri cassiquiarensis albigena*: Carretero-Pinzón 2000, 2008; *Calliebus ornatus*: Ospina 2006.

dos de 6:00 a 11:00 y nuevamente de 13:30 a 16:30, en el mismo día y al día siguiente, entre julio del año 2013 y mayo del año 2014. Una especie fue considerada presente cuando un grupo o individuo de esta fue observado dentro de los censos, así como cuando fue escuchado y se pudo establecer que la vocalización provenía del parche de bosque de muestreo y no de los parches vecinos. En el caso de los monos aulladores (*A. seniculus*), la especie también fue considerada como presente cuando se encontraron sus heces frescas. Los censos se realizaron a una velocidad aproximada de 0,5 km/h. Una vez que se observaba un grupo de primates, se registró la hora, ubicación (punto de GPS), especie y, hasta donde fue posible, la composición del grupo. El equipo para esta actividad estaba conformado por 1 o 2 observadores con experiencia en la identificación de primates de la zona. El esfuerzo de muestreo varió entre fragmentos y esta

variación fue incorporada en los modelos (ver sección de Análisis estadístico).

Muestreos de vegetación

Cada 250 m a lo largo del transecto, fueron ubicadas 4 parcelas de 10 x 50 m. En cada parcela, todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (DBH) > 10 cm, fueron medidos e identificadas las especies. El número de tocones de árbol, cortados por humanos, encontrados en la parcela fueron contados y medidos. La identificación de las especies de plantas fue realizada con base en caracteres vegetativos y reproductivos usando la *Guía de frutos de La Macarena* (Stevenson *et al.* 2000), además, la identificación en campo fue hecha por un experto (Francisco Castro, botánico de la Universidad del Llano). La presencia de cercas vivas, definidas como

una línea de árboles nativos, sin sembrar, para la separación de potreros (Carretero-Pinzón *et al.* 2010) y la clasificación de la matriz se realizaron por observación directa en campo, para cada parche de bosque. La matriz de paisaje rodeando los fragmentos muestreados se dividió en 2 categorías: potreros (incluye pastos exóticos y sabanas naturales) y cultivos (incluye cultivos anuales, semianuales y plantaciones). Asimismo, cada 200 m del transecto se estimó la altura y cobertura del dosel. Esta última, fue medida por medio de una fotografía blanco y negro tomada a 1 m del suelo, con una cámara automática Coolpix P100 (Nikon, 26 x wide optical zoom 4.6 - 120 mm), ubicada en un plano horizontal (Wieczkowski 2010). El porcentaje fue calculado luego en Adobe Photoshop CS4 (Adobe Systems Incorporated 2008). La altura del dosel fue calculada usando un telémetro, Nikon 550 (Phoonjampa *et al.* 2011).

Análisis estadístico

Para modelar el número de especies se usó un modelo lineal generalizado con distribución Poisson (Zuur *et al.* 2009). La variación en el esfuerzo de muestreo fue incorporada como un *offset*. Se plantearon hipóte-

sis *a priori* basadas en la aproximación teórica de información (Anderson 2008). Se hipotetizó que el número de especies de primates presentes en los parches muestreados es determinado por alguno de los siguientes: 1) solo las variables de sitio, 2) solo las variables de fragmento, 3) solo las variables de paisaje, 4) variables de sitio y fragmento combinadas, 5) variables de sitio y paisaje combinadas, 6) variables de fragmento y paisaje combinadas, 7) todas las variables combinadas.

Todos los análisis fueron realizados usando el *software* R (www.r-project.org). Con el fin de seleccionar el mejor modelo, se clasificaron de acuerdo al Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) y se calculó el AIC sopesado (w_i) (Burnham & Anderson 2002). El grupo de modelos con el 95 % de confianza fue construido usando el AIC sopesado acumulativo para cada uno, empezando con el más alto y agregando el siguiente hasta que la suma acumulativa de los pesos exceda el 0,95 (Burnham & Anderson 2002). Adicionalmente, se calculó la influencia relativa de los grupos de variables (escala de sitio, escala de fragmento y escala de paisaje) para evaluar la magnitud del efecto de las mismas sobre la riqueza de especies de primates observadas.

RESULTADOS

Composición de especies en los fragmentos muestreados

El total de las especies de primates fueron encontradas en todas las categorías de combinación de tamaño de fragmento (1 - 50 ha, 51 - 100 ha y 101 - 1080 ha) y porcentaje de bosque alrededor (< 33 %, 34 - 66 %, > 66 %), pero con diferente abundancia. Las espe-

cies más comunes fueron los monos aulladores rojos (*A. seniculus*: 108 grupos y 2 individuos solitarios) y los monos maiceros (*S. a. fatuellus*: 80 grupos y un individuo solitario), menos comunes, aunque presentes en todas las categorías de parches de bosque muestreado son los monos zocay (*C. ornatus*: 70 grupos y 2 individuos solitarios) y los monos frailes o titis (*S. c. albigena*: 57 grupos, 1 grupo de solo machos y 2 individuos solitarios).

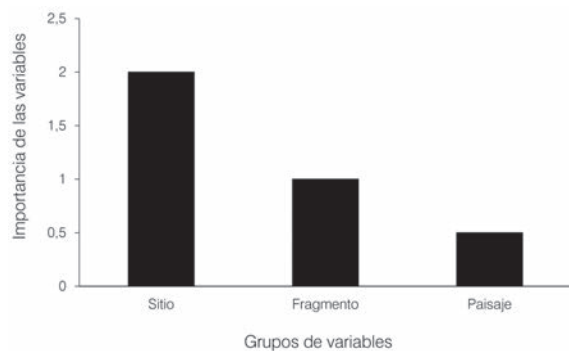


Figura 2. Importancia relativa de los grupos de variables usados en los modelos para predecir la riqueza de especies de primates.

Variables explicativas de la riqueza de especies

El modelo que mejor explica el número de especies de primates presente en los parches de bosque muestreados incluye una combinación de variables a la escala de sitio, fragmento y paisaje (AIC: 1675.39, $w_i = 1$). La importancia relativa de las variables a la escala del sitio (transecto de 1 km) es mayor que las de la escala de fragmento o paisaje (Figura 2).

La riqueza de especies para el área de estudio fue influenciada principalmente por dos variables del contexto del paisaje en el cual están los fragmentos muestreados: las plantaciones de palma africana, solas o combinadas con pastos exóticos, como contexto en el que se encuentran y la presencia de cercas vivas que lo conecten (Figura 3). Además, el porcentaje de bosque rodeando el parche de muestreo también influye en la riqueza de especies existentes en los fragmentos muestreados, seguida del número de tocones de árboles presentes en el mismo (una medida de disturbio del parche de bosque), la densidad de fragmentos, el

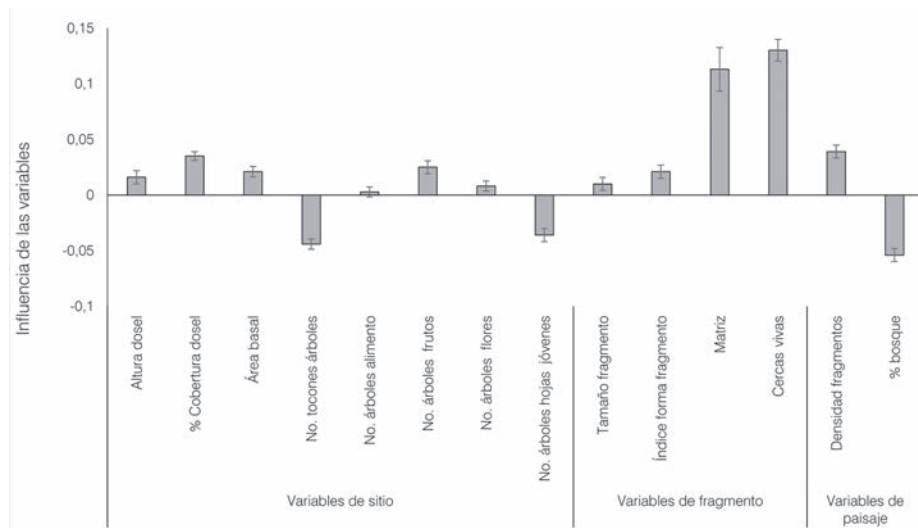


Figura 3. Influencia de las variables incluidas en el mejor modelo explicativo de la riqueza de especies de primates en los Llanos orientales colombianos.

porcentaje de cobertura del dosel, número de árboles con hojas jóvenes y frutos, y el área basal (Figura 3).

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio ponen de manifiesto la importancia de variables a la escala del sitio, contexto del fragmento y paisaje para la riqueza de especies en la zona del piedemonte del Llano colombiano. De igual manera, resaltan la influencia de variables que midan el contexto, la composición y configuración del paisaje en el cual están inmersos los parches en los que habitan estas especies. La riqueza de especies de primates ha sido asociada con el tamaño del fragmento (Harcourt & Doherty 2005; Gibbons & Harcourt 2009; Boyle & Smith 2010; Benchimol & Peres 2013), un atributo a escala del parche que para las especies presentes en la zona de estudio no es determinante. Este resultado es similar a lo encontrado por Pyritz *et al.* (2010), quien tampoco registró gran influencia del tamaño del fragmento en el número de especies para parches de bosque seco en Bolivia. La poca influencia del tamaño del fragmento en la riqueza de especies encontrada en este estudio puede ser explicada por la plasticidad y plasticidad ecológica (capacidad de un organismo a adaptarse a condiciones con recursos limitantes) de las especies estudiadas. Los aulladores rojos (*A. seniculus*) y monos maiceros (*S. a. fatuellus*) son altamente flexibles en términos de dieta y hábitat, encontrándose distribuidos en una gran variedad de tipos de bosque (Fragaszi *et al.* 2004a, b; Pozo-Montuy

& Serio-Silva 2007; Bicca-Marques *et al.* 2009; Defler 2010). Los monos zocay (*C. ornatus*) son primates que se adaptan fácilmente a los bosques secundarios (Defler 2010) y cuya preferencia por los bordes de los parches de bosque puede facilitar su supervivencia en zonas altamente fragmentadas (Carretero-Pinzón & Defler en prensa). En el caso de los monos titis o frailes (*S. c. albigena*), aunque poseen requerimientos de espacio altos, su habilidad para usar las cercas vivas como parte de su área vital, para la obtención de recursos y para su desplazamiento, les permite sobrevivir en paisajes altamente fragmentados (Carretero-Pinzón *et al.* 2009, 2010, 2013). Las especies de primates estudiadas, son un subgrupo de las que se encuentran en los Llanos de Colombia y Venezuela. Por lo tanto, es posible que para otras especies con mayor dependencia de áreas boscosas como los monos churucos (*Lagothrix lagothricha lugens*), las variables que determinen su presencia en la comunidad de primates de un determinado fragmento de bosque sean diferentes.

La mayor influencia de las variables combinadas a la escala de sitio, especialmente aquellas como el número de árboles con hojas jóvenes y frutos, así como el área basal, resalta la significación de la oferta de recursos en los parches de bosque para determinar la riqueza de es-

pecies (Stevenson 2001). La influencia de las variables de contexto en el cual se encuentra el fragmento de bosque muestreado (tipo de matriz y presencia/ausencia de cercas vivas), al igual que el porcentaje de bosque rodeando dicho fragmento, evidencian la relevancia de las investigaciones de primates en la escala de paisaje, para entender cómo la pérdida de hábitat y la fragmentación *per se* los está afectando (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013a; Arroyo-Rodríguez & Fahrig 2014; Carretero-Pinzón *et al.* 2015). La proporción de bosque que rodea los parches ocupados por especies de primates ha sido encontrada como determinante de la presencia y abundancia del aullador de manto (*A. palliata mexicana*) en paisajes con diferente grado de perturbación en México (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2008). Igualmente, es una variable determinante en la presencia y abundancia del mono zocay para esta misma zona (Carretero-Pinzón *et al.* 2017).

La influencia del tipo de matriz, en este caso plantaciones de palma africana, sobre el número de especies es interesante, ya que pone en evidencia la significación del contexto en el cual el fragmento está inmerso para determinar la riqueza de especies de primates. Esto también es influenciado por la habilidad de las especies para usar la matriz que rodea los fragmentos (Anderson *et al.* 2007; Bicca-Marques *et al.* 2009; Jack & Campos 2012; Pozo-Montuy *et al.* 2012). Carretero-Pinzón *et al.* (datos no publicados) encontraron que, para las especies incluidas en este estudio, individualmente, esta variable determinó un incremento (en el caso de los monos maiceros), o disminución (en el caso de los aulladores rojos y los monos titis), en la presencia de las mismas en parches de bosque de la zona. En conjunto, ambos resultados resaltan la importancia que, para las especies estudiadas en este trabajo, tiene el tipo de matriz en el cual está inmerso el fragmento de estudio. Existe solo una investigación en la que se evaluó el efecto de las plantaciones de palma de aceite sobre el flujo génico de una especie de primates (*Saimiri oerstedii*) en Centroamérica (Blair & Melnick 2012), en la que se encontró un efecto de barrera moderado de las plantaciones de palma de aceite africana en el flujo génico. Para las especies incluidas en este estudio, es considerable la evaluación del grado de permeabilidad que este tipo de matriz pueda tener, especialmente debido a que la zona ha tenido un incremento en el número y área de las plantaciones de palma (Fedepalma 2014; Carretero-Pinzón, observación personal), que puede determinar a mediano y largo plazo la supervivencia de estos primates en la zona.

En conclusión, los resultados encontrados resaltan la influencia de variables que describen el contexto de los fragmentos (tipo de matriz y presencia/ausencia de cercas vivas) en la riqueza de especies presente en paisajes fragmentados del piedemonte del Llano colombiano. Asimismo, la influencia de variables a la escala de sitio sigue siendo determinante y de gran relevancia para el número de especies en esta zona. Las estrategias de conservación para los primates de esta región, especialmente las especies endémicas *C. ornatus* y *S.c. albigena*, deben considerar a futuro medidas de manejo que permitan reducir el impacto de la pérdida de hábitat, incrementando la cantidad de bosque en el paisaje y la conectividad. Esta última puede ser incrementada a través de cercas vivas o tipos de matriz, que permitan una mayor dispersión de los animales reduciendo los riesgos de depredación y transmisión de enfermedades.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue posible gracias a las becas IPRS y UQCent de The University of Queensland, Australia, así como el financiamiento del Australian Research Council Centre of Excellence for Environmental Decisions. Este estudio cumple con las regulaciones de ética animal de The University of Queensland, Australia (AEC No. GPEM/096/13). También quiero agradecer a los dueños de las fincas y personas locales, que dieron los permisos de acceso y facilitaron la logística de los muestreos realizados.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson DR (2008) *Model Based Inference in the Life Sciences: A Primer on Evidence*. Springer. New York, USA. 184 pp.
- Anderson J, Rowcliffe JM & G Cowlshaw (2007) Does the matrix matter? A forest primate in a complex agricultural landscape. *Biological Conservation* 135:212-222.
- Anzures-Dadda A & RH Manson (2007) Patch and landscape-scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. *Animal Conservation* 10:69-76.
- Arroyo-Rodríguez V & L Fahrig (2014) Why is a Landscape perspective important in studies of primates? *American Journal of Primatology* 76(10):901-909.
- Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S & J Benitez-Malvido (2008) Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 70:69-77.
- Arroyo-Rodríguez V, Cuesta-del Moral E, Mandujano S, Chapman CA, Reyna-Hurtado R & L Fahrig (2013a) Assessing

- habitat fragmentation effects on primates: the importance of evaluating questions at the correct scale. En: Marsh LK & CA Chapman (eds.) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer Science+Business Media. New York, USA. Pp. 13-28.
- Arroyo-Rodríguez V, González-Perez IM, Garmendia A, Solá M & A Estrada (2013b) The relative impact of forest patch and landscape attributes on black howler populations in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Landscape Ecology* 28:1717-1727.
- Beltrán ML (2005) *Estrategias ecológicas e influencia de la dominancia social en la adquisición de alimento en monos aulladores (Alouatta seniculus) en San Martín (Meta- Colombia)*. Tesis de pregrado. Universidad de Los Andes. Bogotá, Colombia. 41 pp.
- Benchimol M & CA Peres (2013) Anthropogenic modulators of species-area relationships in Neotropical primates: a continental-scale analysis of fragmented forest landscapes. *Diversity and Distribution* 19:1339-1352.
- Bicca-Marques JC, Barboza-Muhle C, Mattjie Prates H, Garcia de Oliveira S & C Calegario-Marques (2009) Habitat impoverishment and egg predation by *Alouatta caraya*. *International Journal of Primatology* 30:743-748.
- Blair ME & DJ Melnick (2012) Scale-dependent effects of a heterogeneous landscape on genetic differentiation in the Central American squirrel monkey (*Saimiri oerstedii*). *PLoS ONE* 7(8):e43027.
- Boyle S & A Smith (2010) Can landscape and species characteristics predict primate presence in forest fragments in the Brazilian Amazon? *Biological Conservation* 143:1134-1143.
- Burnham KP & DR Anderson (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag. New York, USA. 488 pp.
- Carretero-Pinzón X (2000) *Un estudio ecológico de Saimiri sciureus y su asociación con Cebus apella, en la Macarena, Colombia*. Tesis de pregrado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 88 pp.
- Carretero-Pinzón X (2008) *Efecto de la disponibilidad de recursos sobre la ecología y comportamiento de Saimiri sciureus albigena en fragmentos de bosque de galería, San Martín (Meta - Colombia)*. Tesis de maestría. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 132 pp.
- Carretero-Pinzón X (2013) An eight-year life history of a primate community in fragments at Colombian Llanos. En: Marsh LK & CA Chapman (eds.) *Primates in Fragments: Complexity and Resilience, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer Science+Business Media. New York, USA. Pp. 159-182.
- Carretero-Pinzón X, Ruíz-García M & TR Defler (2009) The Taxonomy and Conservation Status of *Saimiri sciureus albigena*: A Squirrel Monkey Endemic to Colombia. *Primate Conservation* 24:1-6.
- Carretero-Pinzón X, Ruíz-García M & TR Defler (2010) Uso de cercas vivas como corredores biológicos por primates en los Llanos orientales. En: Pereira V, Stevenson PR, Bueno ML & F Nassar-Montoya (eds.) *Primatología en Colombia: Avances al principio del milenio*. Fundación Universitaria San Martín. Bogotá, Colombia. Pp. 91-98.
- Carretero-Pinzón X, M Ruíz-García & Defler TR (2013) Conservation of *Saimiri sciureus albigena*, a Colombian endemic subspecies of squirrel monkeys. En: Defler TR, Stevenson PR, Bueno ML & DC Guzmán Caro (eds.) *Primates colombianos en peligro de extinción*. Editorial Panamericana. Bogotá, Colombia. Pp. 243-252.
- Carretero-Pinzón X, Defler TR, McAlpine CA & JR Rhodes (2015) What do we know about the effect of patch size on primate species across life history traits? *Biodiversity and Conservation* 25:37-66.
- Carretero-Pinzón X, Defler TR, McAlpine CA & JR Rhodes (2017) The influence of landscape relative to site and patch variables on primate distributions in the Colombian Llanos. *Landscape Ecology* DOI: 10.1007/s10980-017-0493-z
- Carretero-Pinzón X & TR Defler (en prensa). Primates and flooded forest in the Colombian Llanos. En: Barnett AA, Matsuda I & K Nowak (eds.) *Primates in Flooded Habitats: Ecology and Conservation*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Chapman CA, Wasserman MD, Gillespie TR, Speirs ML, Lawes MJ, Saj TL & TE Ziegler (2006) Do food availability, parasitism and stress have synergistic effects on red colobus populations living in forest fragments? *American Journal of Physical Anthropology* 131:525-534.
- Chapman CA, Naughton-Treves L, Lawes MJ, Wasserman MD & TR Gillespie (2007) Population declines of colobus in western Uganda and conservation value of forest fragments. *International Journal of Primatology* 28:513-528.
- Defler TR (2010) *Historia natural de los primates colombianos*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 609 pp.
- Defler TR (2013) Species richness, densities and biomass of nine primate communities in eastern Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 37:253-262.
- Ecopetrol (2015) <http://www.ecopetrol.com.co/especiales/Sustainability-report-2014/espanol/principal/nuestra-cadena-de-valor/produccion>. (Consultado 22-X-2015).
- Escudero SP (2005) *Patrón de actividad, recorridos diarios y dieta de Alouatta seniculus en fragmentos de bosque de galería San Martín Meta*. Tesis de pregrado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 66 pp.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 34:487-515.
- Fedepalma (2014) *Anuario estadístico 2014: la agroindustria de la palma de aceite en Colombia y en el mundo: 2009-2013*. Javegraf. Bogotá, Colombia. 177 pp.
- Forman RTT & M Godron (1986) *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. New York, USA. 620 pp.
- Fragaszy DM, Visalberghi E & LM Fedigan (2004a). Behavioral ecology: How do capuchins make a living? En: Fragaszy DM, Visalberghi E & LM Fedigan (eds.) *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 36-54.
- Fragaszy D, Izar P, Visalberghi E, Ottoni EB & M Gomes de Oliveira (2004b) Wild capuchin monkeys (*Cebus libidino-*

- sus) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology* 64:359-366.
- Gibbons MA & AH Harcourt (2009) Biological correlates of extinction and persistence of primates in small fragments: a global analysis. *Tropical Conservation Science* 2(4):388-403.
- Gómez-Posada C (2012a) Dieta y comportamiento alimenticio de un grupo de mico maicero *Cebus apella* de acuerdo a la variación en la oferta de frutos y artrópodos, en la Amazonía colombiana. *Acta Amazonica* 43(3):363-372.
- Gómez-Posada C (2012b) Patrón de actividad y de alimentación de un grupo aprovisionado de *Cebus apella* en un bosque húmedo tropical (Meta, Colombia). *Boletín Científico Centro de Museos* 13(1):49-62.
- Harcourt AH & DA Doherty (2005) Species-area relationships of primates in tropical forest fragments: A global analysis. *Journal of Applied Ecology* 42(4):630-637.
- IDEAM (2014) *Mapa de cambio de bosque Colombia – Área continental (Escala Fina LANSAT) Periodo 2005-2010*. República de Colombia, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá, Colombia.
- 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.
- Marsh LK, Chapman CA, Arroyo-Rodríguez V, Cobden AK, Dunn JC, Gabriel D, Ghai R, Nijman V, Reyna-Hurtado R, Serio-Silva JC & MD Wasserman (2013) Primates in fragments 10 years later: once and future goals. En: Marsh LK & CA Chapman (eds.) *Primates in Fragments: Complexity and Resilience, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer Science+Business Media. New York, USA. Pp. 503-523.
- McAlpine CA, Rhodes JR, Callaghan JG, Bowen ME, Lunney D, Mitchell DL, Pullar DV & HP Possingham (2006) The importance of forest area and configuration relative to local habitat factors for conserving forest mammals: A case study of koalas in Queensland, Australia. *Biological Conservation* 132:153-165.
- Mittermeier RA & JJ Oates (1985) Primate Diversity: The World's Top Countries. *Primate Conservation* 5:41-48.
- Ospina MJ (2006) *Comparación de los patrones comportamentales de Callicebus cupreus ornatus durante dos épocas estacionales en un fragmento de bosque de galería, en San Martín (Meta)*. Tesis de pregrado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 51 pp.
- Phoonjampa R, Koenig A, Brockelman WY, Borries C, Gale GA, Carroll JP & T Savini (2011) Pileated Gibbon Density in Relation to Habitat Characteristics and Post-logging Forest Recovery. *Biotropica* 43(5):619-627.
- Pozo-Montuy G & JC Serio-Silva (2007) Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancán, Mexico. *Primates* 48:102-107.
- Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC, Bonilla-Sánchez YM, Bynum N & R Landgrave (2008) Current status of the habitat and population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Balancán, Tabasco, Mexico. *American Journal of Primatology* 70:1169-1176.
- Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC, Chapman CA & YM Bonilla-Sánchez (2012) 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.
- Pyritz LW, Büntgr ABS, Herzog SK & M Kessler (2010) Effects of Habitat Structure and Fragmentation on Diversity and Abundance of Primates in Tropical Deciduous Forests in Bolivia. *International Journal of Primatology* 31:796-812.
- Ramos J (2007) *Comparación de la cantidad y el tipo de semillas dispersadas por Cebus apella y Alouatta seniculus en un bosque fragmentado, San Martín, Meta*. Tesis de pregrado. Universidad de los Andes. Bogotá, Colombia. 36 pp.
- Rogerson PA (2010) *Statistical Methods for Geography. A Student's Guide*. SAGE Publications Ltd, 3rd Edition. London, UK. 368 pp.
- Rylands AB, Williamson EA, Hoffmann M & RA Mittermeier (2008) Primate surveys and conservation assessments. *Oryx* 42(3):313-314.
- Santamaria M (2005) *The effect of home range reduction on the ecology of red howler monkeys in Central Amazonia*. Tesis de doctorado. Cambridge University. Cambridge, UK. 215 pp.
- Schipper J, Chanson JS, Chiozza F, Cox NA, Hoffmann M, Katarinya V, Lamoreux J, Rodrigues AS, Stuart SN, Temple HJ, Baillie J, Boitani L, Lacher TE Jr., Mittermeier RA, Smith AT, Absolon D, Aguiar JM, Amori G, Bakkour N, Baldi R, Berridge RJ, Bielby J, Black PA, Blanc JJ, Brooks TM, Burton JA, Butynski TM, Catullo G, Chapman R, Cokeliss Z, Collen B, Conroy J, Cooke JG, da Fonseca GA, Derocher AE, Dublin HT, Duckworth JW, Emmons L, Emslie RH, Festa-Bianchet M, Foster M, Foster S, Garshelis DL, Gates C, Gimenez-Dixon M, Gonzalez S, Gonzalez-Maya JF, Good TC, Hammerson G, Hammond PS, Happold D, Happold M, Hare J, Harris RB, Hawkins CE, Haywood M, Heaney LR, Hedges S, Helgen KM, Hilton-Taylor C, Hussain SA, Ishii N, Jefferson TA, Jenkins RK, Johnston CH, Keith M, Kingdon J, Knox DH, Kovacs KM, Langhammer P, Leus K, Lewison R, Lichtenstein G, Lowry LF, Macavoy Z, Mace GM, Mallon DP, Masi M, McKnight MW, Medellín RA, Medici P, Mills G, Moehlman PD, Molur S, Mora A, Nowell K, Oates JF, Olech W, Oliver WR, Oprea M, Patterson BD, Perrin WF, Polidoro BA, Pollock C, Powel A, Protas Y, Racey P, Ragle J, Ramani P, Rathbun G, Reeves RR, Reilly SB, Reynolds JE 3rd, Rondinini C, Rosell-Ambal RG, Rulli M, Rylands AB, Savini S, Schank CJ, Sechrest W, Self-Sullivan C, Shoemaker A, Sillero-Zubiri C, De Silva N, Smith DE, Srinivasulu C, Stephenson PJ, van Strien N, Talukdar BK, Taylor BL, Timmins R, Tirira DG, Tognelli MF, Tsytulina K, Veiga LM, Vié JC, Williamson EA, Wyatt SA, Xie Y & BE Young. (2008) The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat and knowledge. *Science* 322:225-230.
- Stevenson PR, Quiñones MJ & MC Castellanos (2000) *Guía de los frutos de los bosques del Río Duda, La Macarena, Colombia*. Giro Editores. Bogotá, Colombia. 467 pp.
- Stevenson PR (2001) The relationship between fruit production and primate abundance in Neotropical communities. *Biological Journal of the Linnean Society* 72:161-178.

- Torres JA (2005) *Historia natural del maicero café (Cebus apella) y patrones de asociación interespecífica con el mono ardilla (Saimiri sciureus albigena) en un bosque fragmentado (San Martín, Meta)*. Tesis de pregrado. Universidad de los Andes. Bogotá, Colombia. 59 pp.
- Thornton DH, Branch LC & ME Sunkist (2011) The relative influence of habitat loss and fragmentation: Do tropical mammals meet the temperate paradigm? *Ecological Applications* 21(6):2324-2333.
- Villard MA & JP Metzger (2014) Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51:309-318.
- Wieczkowski J (2004) Ecological correlates of abundance in the Tana Mangabey (*Cercocebus galeritus*). *American Journal of Primatology* 63:125-138.
- Wieczkowski J (2010) Tana River Mangabey use of non-forest areas: functional connectivity in a fragmented landscape in Kenya. *Biotropica* 42(5):598-604.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA & GM Smith (2009) Zero-truncated and zero-inflated models for count data. En: Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA & GM Smith (eds.) *Mixed Effect Models and Extensions in Ecology with R*. Springer. New York, USA. Pp. 261-293.

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

Angela María Maldonado^{1,2}

¹Fundación Entropika, Calle 18 No. 7B-23, Leticia, Amazonas, Colombia.

²Asociación Primatológica Colombiana, Bogotá, Colombia

amaldonado@entropika.org

Resumen

El género *Aotus*, es uno de los menos conocidos en la Amazonia, debido a la dificultad para estudiar estos primates nocturnos. *Aotus nancymae* y *A. vociferans*, están clasificados por la UICN como «bajo riesgo» – «preocupación menor». No obstante no existe información que confirmen su presencia ni el estado de sus poblaciones. En este estudio se presenta información preliminar sobre el estado de conservación de estas especies en la frontera Amazónica colombo-peruana, donde las dos especies han sido altamente extraídas legal e ilegalmente por casi cuatro décadas para la investigación en malaria. La presente investigación se adelantó en diez sitios de estudio, arrojando resultados contrastantes sobre densidades poblacionales (Colombia: 46 ind/km² - Perú: 17 ind/km²). Esta investigación multidisciplinaria incluye además el uso de herramientas legales para erradicar el tráfico ilegal de *Aotus*. Se sugiere la implementación de una estrategia binacional que incluya un plan de manejo para el género *Aotus* y el seguimiento de la legislación CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres) en la frontera.

Abstract

Challenges for primate conservation at the border between Colombia and Peru: The case of the night monkeys (*Aotus* spp.)

The genus *Aotus* is one of the least known in the Amazon because of the difficulty studying these nocturnal primates. *Aotus nancymae* and *A. vociferans* are both classified by the IUCN as «Least Concern». However there is not information that confirms their presence and the status of their populations. This study presents preliminary information on the conservation status of these species at the Colombian-Peruvian Amazonia border, where both species have highly extracted legally and illegally for nearly four decades for malaria research. This research was conducted at ten sampling sites, and presents contrasting results on population densities (Colombia 46 ind/km² and Peru 17 ind/km²). This multidisciplinary research also includes the use of legal tools to eradicate the illegal trade of *Aotus*. It is suggested the implementation of a bi-national strategy that

Palabras clave Key words

Acción popular, Amazonia, malaria, tráfico.
Amazon, law suit, malaria, trade.

includes a management plan for the genus *Aotus*, and the follow up of CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) legislation at the border area.

INTRODUCCIÓN

Pese a los esfuerzos globales dirigidos a la creación de tecnologías y mecanismos innovadores que permiten el control y el seguimiento al tráfico ilegal de fauna, la magnitud actual del problema sugiere que el enfoque global que se le está dando a este tipo de tráfico está fracasando y los gobiernos no le están dando la prioridad que deberían a este problema (WWF-Delberg 2012). Se ha estimado por diferentes fuentes que el tráfico ilegal de fauna silvestre oscila alrededor de 7 - 23 billones de dólares por año, mientras que el tráfico no declarado ha sido estimado en un valor que fluctúa entre 7,8 - 10 billones de dólares al año (Nelleman *et al.* 2014). Es así como la demanda en los Estados Unidos de primates para ser usados en investigaciones de tipo farmacéutico y biomédico, sufrió un incremento al pasar de cerca de 57 000 en el año 2000 a 70 000 animales en el 2010 (Miller-Spiegel 2011). Aunque más del 80 % de estos animales fueron reportados como criados en cautiverio, investigaciones recientes han revelado que la mayoría de animales originarios de países tropicales, en especial del sureste asiático, fueron extraídos del medio natural (Eudey 2008).

La investigación llevada a cabo por WWF-Delberg (2012) sobre tráfico ilegal de fauna, reveló que la mayoría de representantes de los gobiernos que participaron en el estudio coincidieron con que la corrupción es un factor determinante y facilitador de estas actividades ilegales. La falta de transparencia y de mecanismos efectivos de rendición de cuentas en los sistemas judiciales, hacen que dentro de los países tropicales el tráfico ilegal de fauna silvestre sea imposible de rastrear y por ende de sancionar. Los factores mencionados, demuestran claramente que para poder ejercer un control efectivo del tráfico ilegal se hace necesario afrontar el problema desde diferentes frentes y perspectivas. Estrategias de tipo inter y multidisciplinarias son requeridas con urgencia para la conservación de la biodiversidad global al igual que la colaboración de autoridades ambientales, la sociedad civil, CITES y la policía de países involucrados en el tráfico en zonas fronterizas (INTERPOL 2013).

En este capítulo se presenta información de línea base sobre el estado de conservación del género *Aotus*

spp. en el sur de la Amazonia colombiana, frontera con Perú. Se describen las crecientes amenazas para la conservación de este género, el cual ha sido altamente extraído por casi cuatro décadas para satisfacer la demanda de la investigación en malaria. Adicionalmente, se enuncian las razones por las cuales *Aotus nancymae* y *A. vociferans*, ameritan una reevaluación de su clasificación por parte de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Esto teniendo en cuenta que este mecanismo puede ser de vital importancia para la conservación de especies en el ámbito internacional, en situaciones donde la falta de transparencia por parte de las autoridades ambientales y las cortes judiciales, no garantizan la conservación de especies y sus ecosistemas. Por último se presentan los resultados de dos casos judiciales iniciados en Colombia, cuyos resultados dejan claramente evidenciada la vulneración de derechos colectivos relacionados con el uso sostenible de los recursos naturales. Finalmente, se sugiere la importancia de implementar una estrategia binacional (Colombia-Perú) para la conservación del género *Aotus*.

La investigación de malaria en Colombia

Desde el comienzo de los años 80 un centro para investigaciones biomédicas localizado en la ciudad de Leticia, Amazonas en Colombia, Fundación Instituto de Inmunología de Colombia (FIDIC), ha adelantado investigaciones biomédicas encaminadas a la creación de una vacuna sintética contra la malaria la SPf66 (posteriormente denominada COLFAVAC), la cual ha sido probada en monos nocturnos (*Aotus* spp.). En 1987 FIDIC aseguró que la SPf66 había protegido 50 % de los monos nocturnos que habían sido inoculados con la vacuna. Esta vacuna fue luego donada a la Organización Mundial de la Salud (OMS). De acuerdo con Graves & Helband (2006) los ensayos de la SPf66 en África y en Asia arrojaron resultados de efectividad de un 2 % y un 6 % respectivamente, mientras que en sur América la eficacia de la vacuna fue del 28 %. Niños que recibie-

ron varias inoculaciones de la vacuna no presentaron mayor protección en contra del virus comparados con los niños que recibieron placebo (Holloway 1996). La controversia internacional y la falta de credibilidad en la efectividad de la vacuna creció cuando investigadores de todo el mundo no pudieron alcanzar los mismos resultados que los obtenidos por FIDIC, que argumentó que la diferencia de resultados se debió a que usaron un componente diferente. Esta vacuna recibió innumerables críticas de la comunidad científica internacional, no solo por la metodología que emplearon, sino por el hecho de haber realizado pruebas en humanos cuando la vacuna aún estaba en una fase muy inicial de desarrollo (Marshall 1996).

Hoy en día la SPf66 ha sido declarada como inactiva por la OMS, debido a sus bajos niveles de eficacia, lo que no la hace apta para promover su desarrollo (Graves & Helband 2006). FIDIC continuó realizando investigaciones para una nueva vacuna denominada COLFA-VAC (usando el mismo principio y métodos utilizados en la SPf66), y su representante afirmó que tenía un nivel de efectividad en monos nocturnos de un 80 a 90 %; sin embargo no existen publicaciones científicas que avalen esta afirmación.

Investigación en malaria y sus implicaciones sobre el género *Aotus*

Los monos del género *Aotus* se utilizan en la investigación de los principales tipos de malaria humana (*Plasmodium falciparum* y *Plasmodium vivax*), siendo modelos adecuados debido a su susceptibilidad a la infección, facilitando de este modo la evaluación de vacunas y medicamentos para el tratamiento y el control de esta enfermedad (López *et al.* 2014). Con el fin de llevar a cabo sus investigaciones, FIDIC ha recibido permisos para la captura de monos nocturnos en estado silvestre (*Aotus vociferans*) para ser usados como animales de experimentación en lugar de implementar un criadero en cautiverio siguiendo los estándares internacionales. Estos permisos han sido otorgados por la Autoridad Ambiental Regional del departamento del Amazonas en Colombia - Corpoamazonia. Estas licencias permiten que un número de indígenas que han sido registrados previamente por esta organización puedan capturar los monos, los cuales son extraídos en su mayoría de territorios indígenas. Las cuotas límites de extracción no fueron cal-

culadas teniendo en cuenta la capacidad poblacional de las especies y de su ecosistema, sino las necesidades de FIDIC. La legislación colombiana determina que para realizar cualquier tipo de extracción de recursos naturales, la Autoridad Ambiental tiene la obligación de evaluar el estado de la población que va a ser sujeto de la extracción, con el fin de determinar que la cuota de extracción no afectará las poblaciones silvestres (Decreto 1608 1978).

Los permisos de captura fueron inicialmente otorgados para recolectar un máximo de 200 monos al año y a finales de los años 90 la cuota fue ampliada a 800 monos por año. Los únicos ejemplares que pueden ser capturados con estos permisos corresponden a la especie *Aotus vociferans*, la cual se encuentra ampliamente distribuida en Colombia, Perú, Brasil y Ecuador. *Aotus vociferans* ha sido clasificada por la UICN como población en bajo riesgo (*Lower Risk–Least Concern*) (Morales-Jiménez *et al.* 2008). No obstante esta clasificación carece de información de campo y actualizada que corrobore el estado actual de la especie. FIDIC reportó en varias publicaciones el uso de *Aotus nancymaae* y *A. nigriceps*, distribuidas naturalmente en Brasil y Perú (López *et al.* 2014; Patarroyo *et al.* 2006). FIDIC no posee permisos de captura para dichas especies, por lo cual la experimentación con dichas especies constituye una infracción a la legislación colombiana y a la CITES (Maldonado *et al.* 2009). A lo anterior se suma el hecho que después de haber sido sujetos de investigación e inoculados con diferentes cepas de malaria, los monos nocturnos provenientes de Perú y Brasil han sido liberados en territorio colombiano. Estos procesos de liberación no cuentan con ningún tipo de protocolo o seguimiento (Maldonado & Peck 2014). Tampoco existe ningún tipo de seguimiento al impacto que causan estas liberaciones en las poblaciones residentes de *A. vociferans*, ya que al ser animales altamente territoriales, puede existir una alta competencia por recursos (Fernández-Duque 2007). Cuatro décadas de liberaciones de *Aotus nancymaae* crearon una población introducida en Colombia. Por otra parte, *A. vociferans* no ha sido registrado en los sitios de extracción y captura en los últimos estudios realizados (FIDIC 2007; Hernández & Díaz 2011; Roncancio 2013) sugiriendo una posible extirpación local de la especie.

Dos de las principales contravenciones que FIDIC ha cometido con relación a los permisos de captura de

Aotus son: i) el uso de especies no autorizadas (*Aotus nancymaae*) y ii) exceder la cuota anual de extracción asignada. Maldonado & Peck (2014) por medio de derechos de petición, obtuvieron registros oficiales de los monos que ingresaban y que eran liberados. Los datos muestran que FIDIC bajo la supervisión de Corpoamazonia, recibió 912 monos nocturnos durante el periodo marzo-mayo de 2012, a pesar de que la cuota anual era de 800 animales (Corpoamazonia 2012). Ninguna sanción fue impuesta por la autoridad competente.

Debido a las múltiples irregularidades e ilegalidades que estaban ocurriendo con los permisos de investigación de FIDIC, la fundación Entropika, ONG de conservación ubicada en Leticia, Colombia, inició una investigación de carácter multidisciplinario, adelantada por profesionales de diferentes disciplinas como

conservación, derecho ambiental, sociología y economía, dirigida a: i) evaluar el estado de la población de monos nocturnos en la frontera colombo-peruana, con el fin de comparar densidades (ind/km^2) en áreas expuestas a diferentes niveles de extracción y con diferentes niveles de protección; ii) denunciar las ilegalidades cometidas por medio del mecanismo jurídico de la Acción Popular con el fin de obligar a las autoridades competentes a llevar a cabo las acciones requeridas para hacer cumplir la legislación nacional y las regulaciones de CITES sobre el comercio internacional de *Aotus* spp., y el uso racional de recursos naturales, buscando que estas ilegalidades fueran objeto de penalización; iii) cuantificación del tráfico de *Aotus* en la frontera colombo-peruana (Maldonado *et al.*, 2009; Maldonado & Peck 2013,2014).

MÉTODOS

Sitios de muestreo

El trabajo de campo de los censos fue conducido en diez puntos de muestreo en la frontera amazónica entre Colombia y Perú, en bosques de *terra firme* y *varzea*. Los sitios fueron clasificados de acuerdo con los niveles de intensidad de las capturas (i.e «bajo», «moderado», «alto»), información proveniente del análisis etnográfico conducido por Maldonado *et al.* (2009) durante el cual se visitaron 11 comunidades con el fin de calcular el nivel de extracción en cada zona (Figura 1). El cálculo se realizó con los testimonios otorgados por recolectores y comerciantes de monos nocturnos. En Perú los sitios de muestreo incluyeron tres comunidades indígenas (Chineria, Vista Alegre y Yahuma) con altos niveles de extracción. En Colombia se incluyeron: i) sitios con extracción moderada: dos resguardos indígenas (Mocagua y San Martín), territorios que traslapan con el Parque Nacional Natural Amacayacu y donde la caza es para el consumo; ii) extracción baja: cuatro reservas privadas (Tanimboca, Otra Parte, Cerca Viva y Reserva Bueno) y la cuenca del río Calderón - reserva forestal de la nación, localidades donde se han reportado capturas esporádicas de *Aotus* para el consumo, pero no para suplir el mercado de investigación en malaria. Una descripción completa de cada sitio se puede encontrar en Maldonado (2011, 2013) y Maldonado *et al.* (2009).

Censos por transecto

Los censos se realizaron utilizando el método de observación directa, en transectos lineales (Buckland *et al.* 2001). Los censos nocturnos se llevaron a cabo de 18:00 – 21:00 y entre 3:00 – 6:00 horas siguiendo la metodología de Aquino & Encarnación (1994). Para ver una descripción detallada de los métodos referirse a Maldonado (2012). Los datos registrados fueron: condiciones climáticas, fecha, hora, especie, tamaño del grupo, distancia perpendicular (PD) al primer animal observado, altura a la que se encontró el grupo de animales, fase lunar y visibilidad de la luna. La velocidad de los censos fue 1,0 km/h. Los censos se llevaron a cabo por dos observadores, un coinvestigador indígena y un biólogo/ecólogo, quienes pararon cada 100 m para escuchar y mirar alrededor (Buckland *et al.* 2001; Marshall *et al.* 2008).

Uso de herramientas legales

Desde el año 2008 al 2011 se reunieron pruebas contundentes sobre el tráfico ilegal de monos nocturnos. Usando el recurso constitucional del «Derecho de Petición», con el cual cualquier ciudadano puede solicitar información de carácter público, se requirió a Corpoamazonia y al Ministerio de Medio Ambiente, información relevante a los permisos de captura de monos nocturnos adjudicados a FIDIC. La información solicitada incluyó: copia

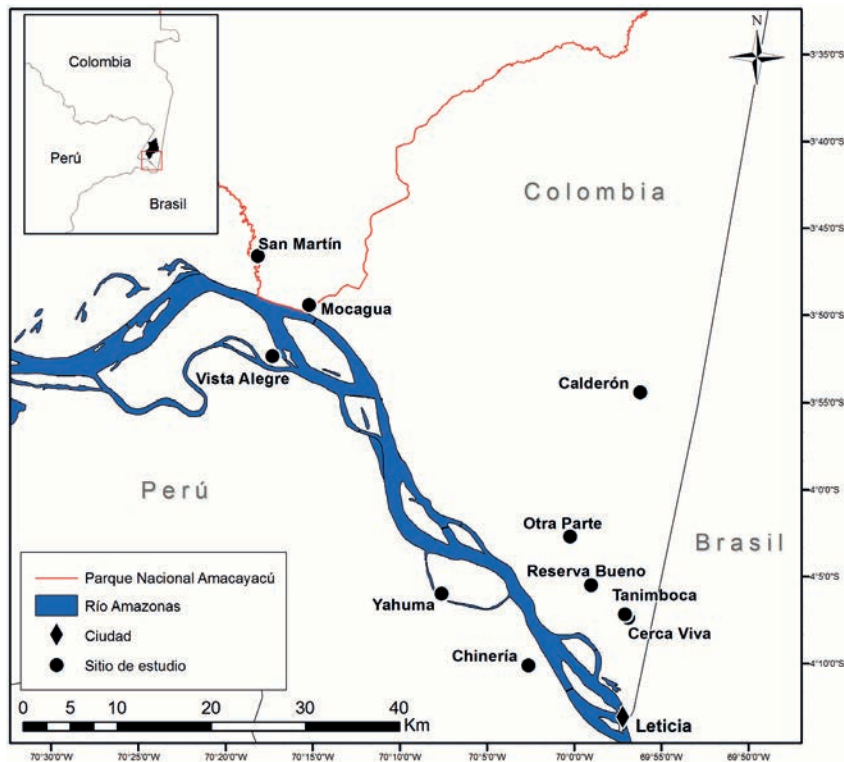


Figura 1. Localización de los diez sitios de muestreo donde se realizaron los censos de *Aotus* spp. en la frontera colombo-peruana.

de los permisos y cualquier proceso sancionatorio ambiental adelantado en contra de FIDIC, comunicaciones entre las dos entidades y la información que corroborara si FIDIC había cumplido con las obligaciones adquiridas dentro de los permisos de captura. Adicionalmente, se obtuvieron documentos que evidenciaban la negligencia de las autoridades ambientales en cuanto al control del comercio de los animales (Maldonado *et al.* 2009; Maldonado 2011, 2013). Esta evidencia fue presentada a las autoridades administrativas CITES de Colombia, Perú y Brasil, durante la reunión número 61 del Comité Permanente de CITES llevada a cabo en Ginebra, Suiza. En

abril de 2011, el Abogado Ambientalista Gabriel Vanegas y Angela Maldonado interpusieron una Acción Popular contra FIDIC, Corpoamazonia y el Ministerio del Medio Ambiente.

Uno de los requerimientos que incluía la demanda, hacía referencia a la obligación de las organizaciones demandadas a cumplir con la realización de una investigación demográfico y genético con el fin de determinar el estado de conservación del género *Aotus* en las áreas de recolección y posterior liberación. Dicha investigación tendría como fin cumplir con los requerimientos de la legislación colombiana para el otorgamiento de licencias para la extracción de recursos naturales. Fue así como Corpoamazonia y el Ministerio del Medio Ambiente, por medio de autoridades científicas CITES, tales como la Universidad Nacional (UNAL) y el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (SINCHI), llevaron

a cabo la primera fase de la investigación en cinco sitios utilizados por FIDIC de un total de 20. Cuatro de estos sitios de muestreo corresponden a lugares de captura y liberación (Naranjales, San Juan de Atacuari, Doce de Octubre y Santa Teresita), el quinto lugar corresponde al sitio control, donde los animales son capturados pero no liberados (Bloor *et al.*, 2012). Por medio de derechos de petición dirigidos al SINCHI y UNAL, también se obtuvo información sobre los resultados de dicha investigación, ya que hasta la fecha (julio 2016) no existe ninguna publicación científica. El seguimiento del caso legal incluyó continua presentación de evidencias a las Cortes.

RESULTADOS

Densidad poblacional de *Aotus* spp. en la frontera colombo-peruana

Se incluyeron únicamente detecciones visuales registradas en los transectos lineales. Los datos fueron analizados utilizando el programa DISTANCE 6.0, usando modelos mitad-normal y uniforme con ajustes al coseno en su mayoría (Thomas *et al.* 2010). En la mayo-

ría de los análisis las distancias perpendiculares se truncaron a los 20 m. Aunque esto disminuyó el tamaño de la muestra, se pudieron minimizar errores en la identificación de la especie, teniendo en cuenta que observadores han confundido los *Aotus* spp. con *Potos flavus*. Los sitios de muestreo fueron agrupados teniendo en cuenta similitud en las características topográficas y proximidad geográfica.

Tabla 1. Densidades poblaciones y de *Aotus* spp. en diez localidades en la frontera Amazónica entre Colombia y Perú agrupadas en 4 zonas de muestreo.

Sitio de estudio	Tamaño de grupo (\pm SE)	N	Grup/km ² (\pm SE)	Ind/km ² (\pm SE)	A.E. B (m)	%CV	CI	gl	AIC
Perú (Chinería, Vista Alegre y Yahuma)	2,0 \pm 0,1	65	7,8 \pm 1,9	17,0 \pm 4,2	11,56	24,85	10,17 – 28,53	17,4	372,5
Calderón - RFN	2,0 \pm 0,2	33	9,0 \pm 2,5	20,0 \pm 5,4	12,5	29,51	9,4 – 35,3	9,36	194,7
Reservas Privadas (Otra Parte, Cerca Viva, Reserva Bueno, Tanimboca)	3,5 \pm 1,1	47	9,0 \pm 1,2	29,5 \pm 4,2	12,8	14,27	22,15 – 39,22	46,26	277,6
PNNA- San Martin-Mocagua	2,7 \pm 0,4	32	17,9 \pm 3,6	46,6 \pm 9,6	10,42	20,67	30,86 – 70,38	43,78	180,2

N= número de grupos observados; A.E.B = Ancho Efectivo de Banda (metros); CV= Coeficiente de Variación; CI =Intervalo de confianza; gl= Grados de libertad; AIC = Criterio de Información de Akaike.

Las densidades reportadas para Colombia son presentadas como *Aotus* spp. ya que no existe claridad sobre la identificación genética de este género en la zona de muestreo. Esto teniendo en cuenta los resultados del estudio genético de la UNAL (Bloor *et al.* 2012), el cual describe la existencia de dos poblaciones de *Aotus nancymaae* en Colombia, una con linaje ancestral al extremo occidental de la frontera colombo-peruana, y otra de origen incierto, que puede ser producto de la actividad humana, en este caso, las continuas liberaciones de *A. nancymaae* capturados en Perú, y comercializados ilegalmente en Colombia (Maldonado & Peck 2013, 2014). Teniendo en cuenta que en las Reservas Tanimboca y Cerca Viva, Corpoamazonia (la autoridad ambiental) liberó irresponsablemente animales decomisados a traficantes peruanos, se mantiene la incertidumbre sobre la taxonomía de dichas poblaciones. Para Perú, asumimos que la especie es *Aotus nancymaae* (Figura 2). La Tabla 1 resume las densidades poblaciones en los diez sitios de muestreo.

Valoración de los impactos ambientales

De acuerdo con los resultados obtenidos por Maldonado *et al.* (2009), Maldonado (2011; 2013) y Maldonado & Peck (2014), se actualizaron los datos correspondientes a capturas y liberaciones de monos nocturnos, con el fin de incluir información desde julio del 2012 a noviembre del 2013, periodo en el cual FIDIC recibió en sus instalaciones el último grupo de monos, antes de que su permiso de investigación fuera revocado. Ejerciendo el derecho a la libre información (derecho de petición) obtuvimos los datos oficiales de Corpoamazo-

nia, consignados en los registros de ingresos y salidas (liberaciones) de monos nocturnos por parte de FIDIC. Información obtenida de estos registros incluye: i) fecha de ingreso/liberación de cada animal y número de tatuaje que lo identificaba; ii) el número de días que cada animal permaneció en el laboratorio; iii) Nombre del recolector y comunidad a la que pertenece; iv) número de animales vendidos por cada recolector y v) sexo de cada animal (Corpoamazonia 2012).

Aotus nancymaae en Colombia

Como fue reportado (Maldonado 2011, 2013; Maldonado & Peck 2013, 2014; Ruiz-García *et al.* 2013) la continua extracción de monos nocturnos para ser usados en la investigación contra la malaria han causado impactos considerables sobre las poblaciones silvestres en Perú y Colombia. Por ejemplo, el informe del proyecto piloto conducido por UNAL sugirió en el 2012, que con el fin de proteger la población endémica de *A. nancymaae*, se hace necesario que tanto la captura como la posterior liberación de los monos nocturnos utilizados en las investigaciones de FIDIC no se realicen en el extremo occidental de la frontera amazónica entre Colombia y Perú (Bloor *et al.* 2012). Pese a lo anterior FIDIC bajo la supervisión de Corpoamazonia, capturó 187 y liberó 743 animales en esta zona (Corpoamazonia 2012), desatendiendo las recomendaciones del informe y poniendo en riesgo a esta población que podría estar al borde de la extinción debido a la sobre explotación para investigación biomédica y a la contaminación genética que ha ocurrido por las liberaciones no controladas de animales de origen desconocido. A su vez, el estudio po-



Figura 2. *Aotus nancymae*. Foto: B. Wittemann – Fundación Entropika.

blacional del SINCHI calculó una densidad de *A. nancymae* de 23,9 ind/km² en Naranjales, uno de los sitios de muestreo donde los monos nocturnos han sido capturados y liberados por FIDIC. Sin embargo no fue posible determinar densidades para *A. vociferans*, ya que no se encontraron individuos de esta especie durante el periodo de la investigación (Roncancio, 2013).

La acción popular como herramienta para la conservación

Como se mencionó anteriormente, en abril de 2011 dos ciudadanos colombianos, en representación de la sociedad civil (G. Vanegas y A. Maldonado) interpusieron una acción popular para erradicar el tráfico insostenible e internacional de monos nocturnos en la frontera colombo-peruana extraídos del medio natural, para la investigación en malaria de FIDIC. En febrero de 2014, el magistrado Enrique Gil-Botero, de la Sección Tercera del Consejo de Estado, emitió un sentencia en segunda instancia el cual se adhirió a la sentencia en primera instancia proferida por el Tribunal Administrativo de Cundinamarca, el cual revocaba el permiso de captura de *Aotus* de FIDIC. Botero prote-

gió los derechos colectivos a la moralidad administrativa así como los derechos al uso sostenible de las especies animal y vegetal y ordenó a las autoridades ambientales a que regulen la tasa de repoblación, conforme lo establece la ley colombiana. El fallo además se adhiere a la solicitud de los demandantes a «que la investigación en malaria se adelante usando animales criados en cautiverio para evitar así la afectación a los monos y sus ecosistemas y para que la investigación se rija por los protocolos internacionales sobre el uso de primates no humanos». Esta decisión sentó un precedente jurídico para futuras demandas que soliciten la protección de los recursos naturales, viéndolo como un derecho colectivo. La FIDIC inició una campaña de desprestigio en Colombia en contra de los demandantes, la cual cesó después de que A. Maldonado demandara al laboratorio y personal involucrado en una denuncia penal por injuria y calumnia.

Vulneración de derechos colectivos: medio ambiente

En mayo de 2014, el representante legal de la FIDIC presentó una tutela contra la sección del Consejo

de Estado que revocó sus permisos de captura de *Aotus*, alegando que la sentencia «vulnera sus derechos fundamentales a la investigación biomédica» y solicitando la anulación inmediata de esta sentencia. La sección cuarta del Consejo de Estado falla a favor de FIDIC en un veredicto controversial y anticonstitucional, ya que accedió a otorgar a FIDIC la oportunidad de solicitar un fallo en tercera instancia, lo cual no está contemplado en la Constitución Política Colombiana. Por otro lado no respetó los términos constitucionales para fallar esta tutela, pues por ley el plazo máximo son diez días hábiles, y dicha sección se tomó ocho meses. Así mismo, no se aceptaron las impugnaciones de la Sección Tercera (demandada) ni la impugnación de Maldonado y Vanegas en su calidad de terceros, declarándolas extemporáneas, cuando dichas impugnaciones fueron recibidas en el término que estipula la ley. Esta irregularidad jurídica fue denunciada ante El Consejo Superior de la Judicatura, la cual fue trasladada a La Comisión de Investigación y Acusaciones del Congreso de la República, máxima ins-

tancia para sancionar magistrados. Cabe aclarar que en la historia de Colombia esta Comisión se ha caracterizado por absolver a los investigadores.

Por otra parte la sentencia del Tribunal solicita a Corpoamazonia que informe si FIDIC cumplió con sus obligaciones dentro de los permisos de captura. Corpoamazonia hace entrega de un informe que demuestra que la FIDIC cumplió «parcialmente» con sus obligaciones, entregando una lista de incumplimientos y sugiere que las capturas se deben suspender hasta que se continúe con la segunda fase del proyecto UNAL/SINCHI, para determinar el estado de las poblaciones de *Aotus*, en las zonas de extracción/liberación y así verificar si éstas pueden mantener la extracción para la investigación en malaria. El 22 de octubre de 2015 la misma Corte sanciona a Corpoamazonia por no permitir la captura inmediata de *Aotus*, en un proceso de desacato radicado por FIDIC, multando económicamente a la autoridad ambiental y obligándola a actuar en contra de la legislación ambiental vigente.

DISCUSIÓN

Los daños ambientales en los que ha incurrido FIDIC y el Estado colombiano al permitir la investigación en malaria de forma insostenible e ilegal al violar la legislación ambiental colombiana se pueden resumir así: i) Disminución crítica de las poblaciones de monos nocturnos en Perú con una densidad de tan solo 17 ind/km². Estas densidades contrastan con las poblaciones reportadas para el Parque Nacional Natural Amacayacu (Colombia), con densidad poblacional de 46.6 ind/km². ii) la posible extirpación local de *Aotus vociferans* en los sitios de captura y liberación usados por FIDIC por casi cuarenta años. El estudio adelantado por la UNAL/SINCHI demostró que para el año 2012, la especie solo fue reportada en el sitio control (San Pedro de Tipisca), con tan solo un individuo registrado (Bloor 2012). En este sitio se llevaron a cabo pocas capturas y no se realizaron liberaciones. iii) Contaminación genética de las poblaciones de *Aotus* spp. residentes en Colombia, por la continua liberación de animales provenientes principalmente de Perú. Si realmente existiera una población endémica de *A. nanacymaee* en Colombia, como lo reportan Bloor *et al.* (2012), las liberaciones representan un riesgo para dicha población. Sin embargo hasta que no se publiquen estos resultados, no se puede saber con cer-

teza la legitimidad de esta afirmación. iv) Como lo reportaron Maldonado & Peck (2014), los invasivos métodos de captura han dejado una deforestación asociada de 65.000 árboles con un DAP (Diámetro de Altura al Pecho), por la captura de 4.000 monos nocturnos. Actualmente, dicha deforestación continua, como lo reportó un ciudadano por medio de un derecho de petición, donde indígenas colectores deforestaron una parte de su predio rural, argumentando que tenían permiso para la captura de *Aotus*. A esto Corpoamazonia responde que informará a FIDIC, pero no se adelanta ninguna investigación por esta contravención y daño ambiental (Corpoamazonia 2016).

Las investigaciones recientes de la INTERPOL sobre las dinámicas del tráfico internacional de fauna han demostrado que la escala mundial de crimen contra el ambiente, tiene conexiones con el crimen internacional, e incluye otros tipos de delitos tales como la corrupción de las autoridades ambientales y los sistemas judiciales, el fraude, la evasión de impuestos, el lavado de activos y el asesinato (Nelleman *et al.* 2014). Este alarmante fenómeno toma mayor fuerza en países en desarrollo donde existen gobiernos débiles, netamente centralizados, con una alta biodiversidad, con deficientes sistemas de trans-

porte y comunicación, que limitan el control del sistema central sobre los gobiernos regionales (área fronteriza entre Brasil-Colombia-Perú). Por otra parte el limitado presupuesto destinado a la protección de la biodiversidad en estos países, cuyos gobiernos argumentan que existen otras prioridades como las guerras civiles, el tráfico de estupefacientes, de armas y la trata de blancas, fácilmente excusa a dichos gobiernos a ignorar la magnitud de los crímenes ambientales y su afectación en la economía nacional.

Estamos afrontando una crisis mundial de extirpaciones locales y extinciones de especies consideradas como emblemáticas y de alto valor como son los tigres, elefantes y rinocerontes (Challender & MacMillan 2014). Mientras otras especies menos carismáticas como el pangolín de China (*Manis pentadactyla*) cuya población silvestre ha disminuido en un 94 % por su explotación para el uso con fines medicinales fueron ignoradas y ahora afrontan su extinción inevitable (Challender & MacMillan 2014). Especies clasificadas por la IUCN como «bajo riesgo»- «preocupación menor» (LC) por su supuesta amplia distribución geográfica y de las cuales se carece de información sobre su estado actual de conservación, como los macacos cangrejeros (*Macaca fascicularis*) y los monos nocturnos (*A. vociferans*, y *A. nancymaae*) altamente explotados para la investigación biomédica (Eudey 2008; Maldonado *et al.* 2009), podrían desaparecer sin ni siquiera percatarnos, como está ocurriendo con el pangolín de China (Challender & MacMillan 2014). Pareciera que no tenemos memoria de los eventos recientes de extirpaciones locales y

extinciones, y mecanismos como la UICN y CITES no están siendo efectivos en su misión de conservación y control del comercio de especies (Challender *et al.* 2015). La UICN como mecanismo internacional podría ser más diligente y apoyar el trabajo de conservación de académicos y ONGs que están proporcionando información sobre el estado de poblaciones silvestres, y asistir en la presentación de estos resultados ante los gobiernos, influenciando la modificación de políticas nacionales para la conservación.

A pesar de la falta de transparencia del Poder Judicial colombiano y la influencia de infractores influyentes, este capítulo presenta que la intervención legal de la sociedad civil ha arrojado resultados sin precedentes para la conservación: (i) el mejoramiento de la legislación ambiental al promover la formulación de políticas ambientales, por ejemplo, en la creación de mecanismos y procedimientos para establecer la responsabilidad económica de los usuarios de los recursos naturales (tasas de compensación); (ii) requerimiento para que las autoridades CITES cumplan con sus responsabilidades en virtud de la legislación colombiana, en la realización de una investigación genética y demográfica de *Aotus* spp. como especies explotadas; (iii) la exposición pública de la corrupción de las autoridades ambientales y el sistema legal de Colombia; (iv) la primera sentencia en Colombia que establece la necesidad de la utilización sostenible de los recursos naturales, en particular, de los monos nocturnos y la responsabilidad del Estado y (v) se proporcionó al público una visión objetiva sobre el alcance real de la investigación en malaria en el país.

CONCLUSIÓN

Con el fin de conservar las poblaciones silvestres del género *Aotus* en la frontera colombo-peruana, es urgente que tanto las autoridades ambientales regionales como las autoridades CITES de los dos países implementen una estrategia bi-nacional que integre un plan de manejo que incluya: i) estudio genético que confirme las especies distribuidas a cada margen del río Amazonas. Es crítico que se publiquen en revistas indexadas los resultados del proyecto piloto de la UNAL/SINCHI, que a pesar de haberse terminado en el 2012, no existe una sola publicación y contó con un presupuesto de \$400.000 USD ii) estudio para determinar el estado de conservación de las poblaciones,

una vez determinadas las especies, por medio de censos a lo largo de la frontera iii) monitorear el comercio legal e ilegal de monos nocturnos, incluyendo una investigación de las dinámicas del comercio, los beneficios económicos que los pobladores locales perciben por esta actividad, e identificar alternativas sustentables que reemplacen en el largo plazo la extracción de estos primates iv) es crítico que el gobierno de Colombia, se adhiera tanto a la legislación nacional como a la CITES, y se exija el uso de animales criados en laboratorio para la investigación biomédica. Así se alcanzarán los parámetros mínimos internacionales para garantizar no solamente la protección de un género de prima-

tes altamente explotado, sino que además garantizará la calidad de la investigación al tener animales biológica y comportamentalmente aptos para este propósito. Esto evitará que el estrés que actualmente genera las capturas de animales silvestres altere los resultados de la investigación, y como ocurre actualmente, no se produzcan resultados que avancen en la elaboración de una vacuna sintética contra la malaria, que hasta la fecha no puede ser probada en humanos.

Lo que queda claro hasta el momento es que los gobiernos deben invertir en mejorar las economías y capacidades locales, que es realmente donde el tráfico inicia (Challender & MacMillan 2014). Comunidades amazónicas completamente abandonadas por sus gobiernos centrales en épocas de inundaciones, como ha sucedido recientemente en la frontera colombo-peruana, acuden al tráfico de fauna para poder suplir sus necesidades básicas. Entender las dinámicas del tráfico incluyendo la importancia del mismo para las económicas locales y los números de animales extraídos, es crítico para que CITES intervenga más allá de sus regulaciones y se enfoque en la demanda directamente, conservando así las especies más comercializadas y amenazadas (Challender *et al.* 2015).

AGRADECIMIENTOS

Gracias a las autoridades peruanas y colombianas por otorgar permisos de investigación (N° 428-2009-AG-DGFFSDGFFS y PIDB DTMA-011-11 respectivamente). A las comunidades peruanas y colombianas, y a las reservas privadas por permitirme adelantar esta investigación en sus territorios. A la Universidad de San Marcos (Lima), Asociación Colombiana de Primatología, a la IPPL y, Du Mond Conservancy por apoyo institucional. Al equipo de la Fundación Entropika y en especial a T. Lafon por la elaboración de mapas y manejo de las bases de datos. Gracias al Magistrado Enrique Gil-Botero por su valiosa contribución a mejorar la legislación colombiana para la protección de derechos colectivos relacionados con el uso sostenible de recursos naturales. A los financiadores: Rufford Small Grants, Whitley Fund for Nature, IPPL, Rainforest Concern, WWF y BUAV.

BIBLIOGRAFÍA

Aquino R & F Encarnación (1994) Owl Monkey Populations in Latin America: Field Work and Conservation. En: Baer JF,

Weller E & I Kakoma (eds.) *Aotus: The Owl Monkey*. Academic Press. San Diego, EE. UU. Pp. 59-95.

- Bloor P, Ibáñez C, Arciniegas S, Hoyos M, Hernández S & L Pedraza (2012) Informe Final del Convenio de Cooperación Científica y Tecnológica No. 10F del 15 de diciembre de 2011 entre el Fondo Nacional Ambiental – FONAM; la Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Genética – IGUN; el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas – SINCHI y la Corporación para el Desarrollo Sostenible del Sur de la Amazonia – CORPOAMAZONIA. IGUN - Instituto de Genética Universidad Nacional de Colombia. 62 pp.
- Buckland S, Anderson D, Burnham K & J Laake (2001) *Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Oxford University Press, Oxford, UK. 432 pp.
- Challender DWS & DC MacMillan (2014) Poaching is more than an enforcement problem, *Conservation Letters* 7(5):484-494.
- Challender DWS, Harro ST & DC McMillan (2015) Understanding markets to conserve trade-threatened species in CITES. *Biological Conservation* 187: 249- 259.
- Decreto 1608 (1978) Por el cual se reglamenta el Código Nacional de los Recursos Naturales Renovables y de Protección al Medio Ambiente y la Ley 23 de 1973 en materia de fauna silvestre. Bogotá, Colombia. 52 pp.
- CORPOAMAZONIA (2012) Actas de seguimiento de recepción de monos del 23 de marzo de 2012 al 11 de mayo de 2012. CORPOAMAZONIA, Dirección Territorial Amazonas, Leticia, Amazonas. 85 pp.
- CORPOAMAZONIA (2016) DTA0819: Respuesta a Derecho de Petición I-16-06-14-02 del 14/06/2016. Leticia, Amazonas, Colombia. 7 pp.
- Eudey AA (2008) The Crab-eating Macaque (*Macaca fascicularis*): Widespread and Rapidly Declining. *Primate Conservation*. 23:129-132.
- Fernández-Duque E (2007) Aotinae: Social Monogamy in the Only Nocturnal Haplorhines. In , CJ Campbell, A Fuentes, C MacKinnon, M Panger & S K Bearder (eds.) *Primates in Perspective*. Oxford University Press. New York, Oxford. Pp. 139-154.
- FIDIC (2007) *Estimación del estatus actual de las poblaciones naturales de micos del género Aotus en San Juan de Atacuari en el trapezio amazónico colombiano*. Fundación Instituto de Inmunología de Colombia, Leticia, Amazonas. 95 pp.
- Graves P & H Gelband (2006) Vaccines for preventing malaria (SPf66). *Cochrane Database of Systematic Reviews* 2 32 doi: 10.1002/14651858.CD005966.
- Hernández AF & AS Díaz (2011) *Estado preliminar poblacional del mono nocturno (Aotus sp. Humboldt 1812) en las comunidades indígenas Siete de Agosto y San Juan de Atacuari - Puerto Nariño, departamento de Amazonas, Colombia*. Tesis de pregrado. Universidad del Tolima. Ibagué, Colombia. 107 pp.
- Holloway M (1996) Profile: Manuel Elkin Patarroyo: The man who would conquer malaria. *Scientific American* 265 (6):52-56

- INTERPOL (2013) Environmental Compliance and Enforcement Committee: Meeting and Events – Final Report. INTERPOL General Secretariat, Nairobi, Kenya. 32 pp.
- López C, CF Suárez, LF Cadavid, ME Patarroyo & MA Patarroyo (2014) Characterising a Microsatellite for DRB Typing in *Aotus vociferans* and *Aotus nancymae* (Platyrrhini), *PLoS ONE* 9: 5: e96973.
- Maldonado AM (2011) Tráfico de monos nocturnos *Aotus* spp. en la frontera entre Colombia, Perú y Brasil: Efectos sobre sus poblaciones silvestres y violación de las regulaciones internacionales de comercio de fauna estipuladas por CITES. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 35(135): 237-254.
- Maldonado AM (2012) *Hunting by Tikunas in the Southern Colombian Amazon. Assessing the impact of subsistence hunting by Tikunas on game species in Amacayacu National Park, Colombian Amazon*. LAP Lambert Academic Publishing GmbH & Co. KG. Saarbrücken, Germany. 235 pp.
- Maldonado AM (2013) Diagnóstico sobre el comercio de monos nocturnos *Aotus* spp. en la frontera entre Colombia, Perú y Brasil. En Defler TR, Stevenson PR, Bueno ML & DC Guzmán-Caro (eds.) *Primates colombianos en peligro de extinción*. Asociación Primatológica Colombiana. Bogotá, Colombia. Pp. 39-67.
- Maldonado AM & MR Peck (2013) The role of primate conservation to fight the illegal trade in primates: The case of the owl monkeys in the Colombian-Peruvian Amazon. *Folia Primatologica* 84:299.
- Maldonado AM & MR Peck (2014) Research and in situ conservation of Owl monkeys enhances environmental law enforcement at the Colombian-Peruvian border. *American Journal of Primatology* 76:658-669.
- Maldonado AM, V Nijman & S K Bearder (2009) Trade in night monkeys *Aotus* spp. in the Brazil-Colombia-Peru tri-border area: international wildlife trade regulations are ineffectively enforced. *Endangered Species Research* 9(2):143-149.
- Marshall E (1996) Serious setback for Patarroyo vaccine. *Science* 273 (5282):1652
- Marshall AR, Lovett JC & PCL White (2008) Selection of line-transect methods for estimating the density of group-living animals: Lessons from the primates. *American Journal of Primatology* 70:1-11.
- Miller-Spiegel C (2011) Primates by the numbers: The use and importation of Non-Human primates for research and testing in the United States. America Anti Vivisection Society, Jenkintown, PA, EE. UU. 10 pp.
- Morales-Jiménez AL, Link A, Cornejo F & P Stevenson (2008) *Aotus vociferans*. En: *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2*. www.iucnredlist.org. (consultado el 8-VI 2013).
- Nellemann C, Henriksen R, Raxter P, Ash N & E Mrema (eds.) (2014) *The Environmental Crime Crisis – Threats to Sustainable Development from Illegal Exploitation and Trade in Wildlife and Forest Resources*. United Nations Environment Programme & GRID-Arendal, Nairobi and Arendal. 106 pp.
- Patarroyo ME, Cifuentes G & J Baquero (2006) Comparative molecular and three-dimensional analysis of the peptide-MHC II binding region in both human and *Aotus* MHC-DRB molecules confirms their usefulness in antimalarial vaccine development. *Immunogenetics* 58:598-606.
- Roncancio NJ (2013) Revisión de los protocolos de reincorporación de ejemplares del genero *Aotus* a la vida silvestre de la FIDIC con recomendaciones. SINCHI - Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas. 16 pp.
- Ruiz-García M, Vásquez C, Camargo E, Castellanos A, Gálvez H, Leguizamón N, Shostell JM (2013) Molecular Genetics Analysis of mtDNA COII Gene Sequences Shows Illegal Traffic of Night Monkeys (*Aotus*, Platyrrhini, Primates) in Colombia. *Journal of Primatology* 2 (107):2-9 DOI 10.4172/2167-6801.1000107.
- WWF/Dalberg (2012) Fighting illicit wildlife trafficking: A consultation with governments. WWF International. Gland, Switzerland. 32 pp.

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@hotmail.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 Mamíferos da Amazonia, Coordenação de Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, 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 Mölnådal, 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

markbowler@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 (PRO-NII), 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 Primatológica 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

coelhof@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@ficien.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.º 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, N° 91-55, oficina 202, Bogotá, Colombia.

de Thoisy, Benoit

benoit@kwata.net

Doctor in Veterinary 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 Physiology, Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Brazil. Address: Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Departamento de Fisiologia, Pós 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 N° 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 N° 7B-23, Leticia Amazonas, 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. Pós-doutorado em Environmental Science, Universidade de East Anglia, Reino Unido. Professora, UFPA, Brasil. Endereço: Laboratório 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 (UNI-NORTE), Brasil. Mestre em Diversidade Biológica, Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Brasil. Pesquisador, Projeto Sauimde-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, N° 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 (IEGEB-CONICET), Intendente Güiraldes 2160, Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4.º 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.º 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-Praga. 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 N° 3, Ciudad Flores, Petén, Guatemala. 17001.

Porter, Leila M.

lporter@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. Pós-doutor em Antropologia, University of Wisconsin-Madison, Estados Unidos. Professor Associado II, Instituto de BioCiências, Universidade Federal de Goiás - Regional Jataí, Brasil. Orientador de pós-graduação em três programas (UFG e UNEMAT), Brasil. Ex-Presidente da Sociedade Brasileira de Primatologia. Vice-presidente 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, N° 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 - Ecología, UNICAMP, Brasil. Endereço: Laboratorio de Ecología e Comportamento de Mamíferos (LAMA), Depto. Biología Animal, Instituto de Biología, 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 Elizabeth, 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 Citohistopatología, 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., Zoología, Universidade de Aberdeen, Escocia. M.Sc. (Dist) em Primatologia, Universidade de Roehampton, Reino Unido. Diploma de pos-graduação em Gestaçao Ecologia, Universidade de Manchester, 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, Muséum 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 (IEGEB-CONICET), Intendente Güiraldes 2160, Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4.º 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

valeriaci@ucimed.com
valeriaci@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.

sergiovarro@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. Pós-doutorado 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, N° 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

pyopez@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.



Con el auspicio de

