

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Majmuni Novog svijeta: rasprostranjenost i porijeklo majmuna Južne
Amerike

New World monkeys: distribution and origin of South American monkeys

Eugen Gujić
Preddiplomski studij biologije
Undergraduate study in biology

Mentor: prof. dr. sc. Ivančica Ternjej

Zagreb, 2018.

Sadržaj

1. Pregled razvoja i raznolikosti primata u svijetu.....	1
2. Majmuni Novog svijeta.....	5
2.1. Porijeklo.....	5
2.1.1. Vremenski aspekt.....	5
2.1.2. Prostorni (geografski) aspekt.....	7
2.2. Raznolikost i taksonomija.....	9
2.3. Rasprostranjenost.....	12
2.3.1. Geografija areala majmuna Novog svijeta.....	12
2.3.2. Ekološki aspekti.....	13
2.3.3. Povijesni aspekti (teorija refugija).....	19
2.4. Ugroženost i zaštita.....	20
3. Literatura.....	23
4. Sažetak.....	24
5. Summary.....	25
Prilog 1: Tablica s popisom vrsta i podacima o njima.....	26
Prilog 2: Geološka skala vremena.....	31
Prilog 3: Karta Južne Amerike.....	32
Prilog 4: Karta Srednje Amerike.....	33

1. PREGLED RAZVOJA I RAZNOLIKOSTI PRIMATA U SVIJETU

Primati (*Primates*) su red sisavaca. Možemo ih podijeliti u dvije neformalne skupine: antropoide (skupina majmuna kojoj, između ostalih, pripadaju i čovjek i *Platyrrhini*) i prosimije. Alternativno, mogu se podijeliti i na *Strepsirrhini* (lemuroidi i lorisoidi; grč. *strepēsi* = uvrnut) i *Haplorrhini* (tarzijeri i antropoidi; grč. *haplo* = jednostavan) (Pough i sur. 2010). Živući primati, ako izuzmemo čovjeka, mogu se naći gotovo isključivo na nekom od sljedeća četiri tropска područja: Južna i Srednja Amerika, Afrika, Madagaskar te južna i istočna Azija.

Prvi primatima slični sisavci bili su ***Plesiadapiformes*** (grč. *plesi* = blizu, *adapi* = zec i *form* = oblik), arborealni sisavci nalik na vjeverice koji su se pojavili u paleocenu, a izumrli u eocenu. Bili su rasprostranjeni po cijeloj sjevernoj hemisferi, a najveća raznolikost bila je u Sjevernoj Americi tijekom paleocena. Kao jedan od razloga izumiranja navodi se kompeticija s glodavcima koji su se tada pojavili.

Prvi pravi primati (*Euprimates*) poznati su iz ranog eocena Sjeverne Amerike, Euroazije i sjeverne Afrike. U usporedbi s *Plesiadapiformes* bili su veći, s dužim i vitkijim udovima i većim mozgovima. Ovi rani primati pripadali su skupini koja se tradicionalno naziva **prosimiji** (grč. *pro* = prije; lat. *simi* = majmun), a ona danas uključuje galagije (“*bush babies*”) iz Afrike, lemure s Madagaskara, te lorise, potoe i tarzijere iz jugoistočne Azije. Tadašnji, eocenski prosimiji bili su adapidi i omomiidi.

Lemuri, endemi Madagaskara, razvili su pet porodica. Prije samo nekoliko tisuća godina raznolikost lemura bila je mnogo veća i uključivala je i lemure veličine današnjih hominoida. Lemuri su u izolaciji od ostatka svijeta razvili svoju vlastitu verziju raznolikosti primata uključujući paralele s antropoidnim linijama (Pough i sur. 2010).

Moderno **antropoidi** generalno su veći od prosimija, imaju veće mozgove te su diurnalni frugivori ili folivori, za razliku od većinom nokturnalnih omnivornih i insektivornih prosimija. Postoje i značajne razlike u arborealnom kretanju, a majmuni pauci (*Ateles* sp.) i giboni razvili su specijalizirani način arborealnog kretanja, tzv. brahijaciju, pri kojemu viseći brzo prelaze s jedne grane na drugu, pri čemu se majmuni pauci koriste izrazito

dugačkim repom kao petim udom. Današnje raspodjele prosimija i antropoida ukazuju na dvije odvojene evolucijske prošlosti, a ne na obrazac odnosa predak-potomak (Pough i sur. 2010).

Današnje antropoide možemo podijeliti u ***Platyrrhini*** (grč. *platy* = širok, *rhin* = nos, "širokonosci") – majmune Novog svijeta, i ***Catarrhini*** (grč. *cata* = silazan; "uskonosci") – majmune Starog svijeta.

Platyrrhini, majmuni Novog svijeta ili ceboidi (*Cebidae*; grč. *cebus* = majmun), prvi put javljaju se u oligocenu u Južnoj Americi. Prepostavlja se da su njihovi preci stigli u Južnu Ameriku splavarenjem (eng. *rafting*) preko Atlantskog oceana iz Afrike. *Platyrrhini* su primitivniji od *Catarrhini* po zadržavanju tri pretkutnjaka u svakoj polovici čeljusti. Svi *Catarrhini* imaju samo dva pretkutnjaka. Također, postoje i druge razlike u anatomiji lubanje, posebice u području uha, te drugim značajkama.

Platyrrhini žive na području Srednje i Južne Amerike. Tradicionalno se dijele u **cebide** i **atelide** (ovo nije recentna podjela; Pough i sur. 2010). Cebidi uključuju cebine (kapucini, vjeveričasti majmuni i ostali), kalitrihine (marmozeti i tamarini) i aotine (sovasti ili noćni majmuni). Atelidi uključuju ateline (vunasti majmuni, urlikavci, majmuni pauci), kalicebine (titiji) i pitecine (uakariji i sakiji) (Pough i sur. 2010).

Cebidi (marmozeti i tamarini) su maleni majmuni nalik vjevericama koji imaju sekundarne kandžolike nokte na svim prstima osim na nožnom palcu, na kojemu imaju pravi nokat. Imaju simplificirane kutnjake. Hrane se smolom, voćem ili kukcima. Često rađaju blizance. Aotini (sovasti majmuni) jedini su noćni antropoidi.

Atelidi se mogu prepoznati po dugačkom prehenzilnom (lat. *prehens* = uhvaćen) repu i brahijaciji (Slika 1).

Radijacija cebida bila je paralelna radijaciji majmuna Starog svijeta do određenog razmjera, ali ne postoji terestrička radijacija koja bi bila istovjetna babunima i makakijima i nikada nije ni postojala cebidna radijacija istovjetna čovjekolikim majmunima.



Slika 1. Majmun pauk (*Ateles* sp.) (seancrane.com)

Radijacija cebida bila je paralelna radijaciji majmuna Starog svijeta do određenog razmjera, ali ne postoji terestrička radijacija koja bi bila istovjetna babunima i makakijima i nikada nije ni postojala cebidna radijacija istovjetna čovjekolikim majmunima (hominoidima; eng. *apes*). Nedostatak hominoida među cebidima iznenađujuća je kada se uzme u obzir da je postojala evolucijska radijacija hominoida (danас svi izumrli) među madagaskarskim lemurima. Moguće je da je ekstenzivna radijacija terestričkih ljenivaca u Južnoj Americi spriječila terestričku radijaciju među primatima. Iako, postoji upadljiva sličnost između majmuna pauka i gibona – obje vrste su specijalizirani brahijatori s izuzetno dugim rukama za njihanje na granama kroz krošnje i razvili su izvanrednu konvergenciju u modifikaciji ručnog zgloba koja omogućuje izuzetnu rotaciju ruke. Majmuni pauci mogu se razlikovati od gibona ponajviše po njihovoј upotrebi prehenzilnog repa kao petog uda pri kretanju (giboni, kao i svi hominoidi, nemaju repa uopće).

Catarrhini uključuju majmune Starog svijeta i hominoide (koji uključuju čovjeka). Mi, *Catarrhini*, imamo nosnice koje su blizu jedna drugoj. Postoji trend prema razvitku većeg

tijela. *Catarrhini* i čovjek najveći su živući primati i s njima se veličinom tijela mogu usporediti samo neki od izumrlih lemura. Prehenzilni rep nikada nije postojao u ove skupine. Skupina se sastoji od dvije klade: **majmuni Starog svijeta** ili **cerkopitekoidi** (*Cercopithecoidea*; grč. *cercos* = rep, *pithecus* = veliki majmun) i **hominoidi** (*Hominoidea*; lat. *homini* = čovjek).

Cercopithecoidea danas uključuje dvije skupine: **kolobine** (grč. *colobo* = skraćen) i cerkopitecine. Hominoidea danas uključuje **gibone** (*Hylobatidae*), **orangutana**, **čimpanze**, **gorilu** i **čovjeka**. Kolobini žive u Africi i Aziji, a uključuju kolobuse, langure, dugorepog nosana i zlatne majmune. Primarno su arborealne životinje, što reflektira dugačak rep (koji nije prehenzilni) i stražnje noge koje su duže od prednjih.

Cerkopitecini većinom žive u Africi, a rod *Macaca* javlja se i u Aziji (i na visokim geografskim širinama kao što su Japan i Tibet) i u Europi, na Gibraltaru, gdje su poznati kao berberski majmuni. Cerkopitecini uključuju makakije, mangabeje, babune, gvenone i patase. Primarno su terestrički, što reflektira njihov kratak rep i jednak dugački prednji i stražnji udovi.

Cerkopitekoidi su poznati od malo kasnijeg vremena nego prvi pravi hominoidi i zapravo su odvedeniji od hominoida u nekim pogledima (kao što su zubi, crijeva i prilagodbe na arborealnost). Zato što i mi sami pripadamo hominoidima, često mislimo da su majmuni (cerkopitekoidi) ranija, primitivnija antropoidna radijacija. Ipak, obratno je zapravo točno: hominoidi su originalno bili primitivniji, generalizirani oblici, unatoč tome što su živući oblici specijalizirani. Cerkopitekoidi su, na kraju krajeva, uspješniji i u smislu raznolikosti vrsta.

Današnji hominoidi uključuju mali broj skupina i vrsta - gibone (porodicu *Hylobatidae*, najmanji hominoidi) i orangutana iz jugoistočne Azije te čimpanze i gorilu iz tropskih šuma središnje Afrike. Svi veliki hominoidi kritično su ugroženi. Postoji 9 vrsta gibona i 1 vrsta orangutana te 2 ili 3 vrste čimpanze i 1 vrsta gorile.

2. MAJMUNI NOVOG SVIJETA

2.1. Porijeklo

2.1.1. Vremenski aspekt

Prema mnogim procjenama, odvajanje majmuna Novog svijeta od majmuna Starog svijeta dogodilo se prije oko 35 mil. godina. Vremenski razmak između odvajanja linija *Catarrhini* i *Platyrrhini* i odvajanja zadnjeg zajedničkog pretka recentnih *Platyrrhini* iznosi čak oko 20 mil. godina, tako da bi živući *Platyrrhini* bili potomci predaka koji su živjeli u ranom miocenu (prije 23 mil. godina) (Schrago 2007). Najstariji fosil koji se povezuje s majmunima Novog svijeta klasificiran je kao rod *Branisella* (Hoffstetter 1980). Nađen je na području današnje Bolivije i starost mu se procjenjuje na oko 26 mil. godina (kasni oligocen), ali njegova je filogenetska povezanost sa živućim majmunima Novog svijeta predmet rasprave. Diverzifikacija majmuna Novog svijeta generalno nije dobro dokumentirana u fosilima, ali na temelju dostupnih podataka pretpostavlja se da se temeljna diverzifikacija majmuna Novog svijeta dogodila u periodu između otprilike 20 i 12 mil. godina prije sadašnjosti (Slika 2) (Schrago 2007). Tablica 1 iznosi konkretnе podatke za porodice *Platyrrhini* (podjela nije recentna; Schrago 2007). Pri procjeni vremena diverzifikacije zadnjeg zajedničkog pretka svih *Platyrrhini* analiziran je slijed nukleotida gena za jedan tip histona zato što su geni koji kodiraju za histone izuzetno dobro konzervirani i stoga pogodni za procjenjivanje vremena najdaljih filogenetskih događaja. Paleontološki i geoklimatološki dokazi potvrđuju da je relativno nagla diverzifikacija majmuna Novog svijeta posljedica promjena u okolišu koje su se događale tijekom miocena (Schrago 2007).

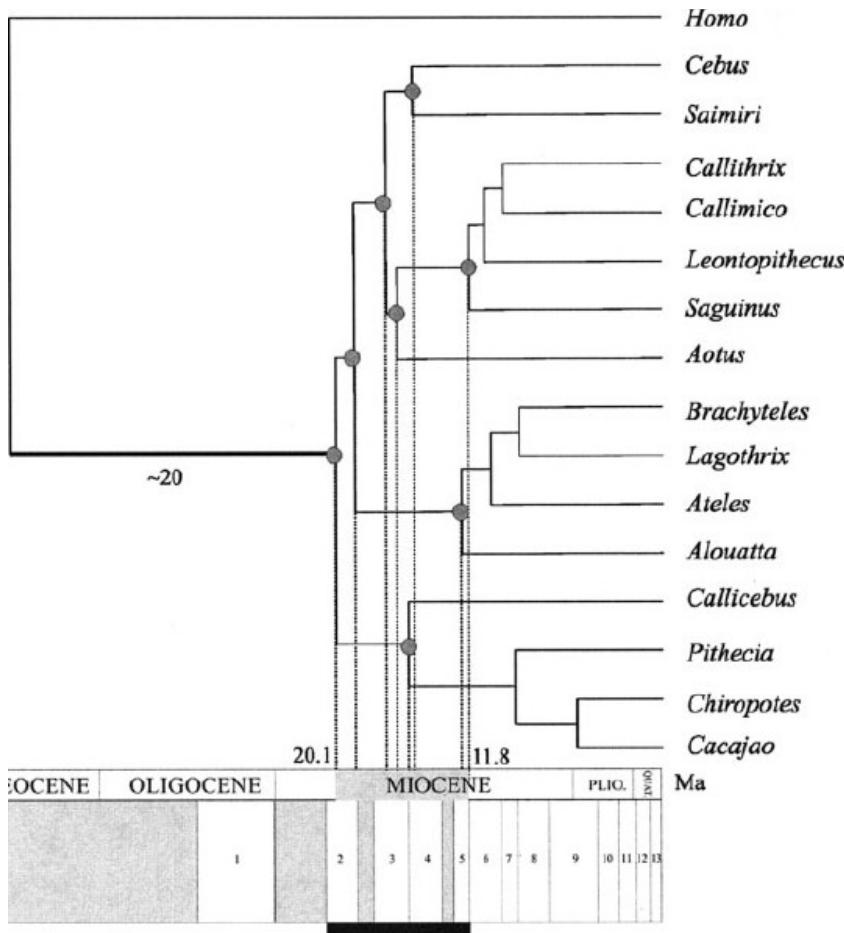


Fig. 5. Time scale of New World primate evolution, as inferred by two data sets used in this study (see Table 5). Chronological bar below tree displays South American mammal ages: 1, Deseadan; 2, Colhuehuapian; 3, Santacrucian; 4, Colloncuran; 5, Laventan; 6, Mayoan; 7, Chasicoan; 8, Huayquerian; 9, Montehermosan; 10, Chapadmalalan; 11, Uquian; 12, Ensenadan; 13, Lujanian. Black bar from Colhuehuapian to Laventan indicates period when majority of fossil diversity of platyrhines was recovered. Note huge interval of ca. 20 myr between Platyrhini/Catarrhini separation and last common ancestor of living NWP.

Slika 2. Vremenska skala evolucije primata Novog svijeta. Crna traka označava period iz kojega potječe većina fosilne raznolikosti majmuna Novog svijeta. Primijetite ogromni razmak (od otprilike 20 mil. godina) između odvajanja skupina *Platyrrhini* i *Catarrhini* i odvajanja zadnjeg zajedničkog pretka svih majmuna Novog svijeta. (preuzeto iz Schrago 2007)

Tablica 1. Pojava fosila zadnjih zajedničkih predaka porodica majmuna Novog svijeta (podjela u navedene tri porodice danas nije recentna) (Schrago 2007)

Porodica	Starost najstarijeg fosila zadnjeg zajedničkog pretka skupine (u milijunima godina)
<i>Cebidae</i>	16,9
<i>Pitheciidae</i>	15,6
<i>Atelidae</i>	12,4

2.1.2. Prostorni (geografski) aspekt

Fauna sisavaca Južne Amerike sastoji se od tri različita dijela:

- (1) od drevne skupine, koja je stigla u Južnu Ameriku u ranom paleocenu na nepoznati način i iz nepoznatog izvora;
- (2) od druge skupine, koja je stigla u Južnu Ameriku splavarenjem, u kasnom eocenu (prije 35 milijuna godina);
- (3) i od moderne skupine, koja je stigla u Južnu Ameriku iz Sjeverne i Srednje Amerike, kada je Panamska prevlaka formirana, krajem pliocena ili početkom pleistocena (Wood 1980).

Druga skupina uključuje glodavce iz skupine *Caviomorpha* i primate *Platyrrhini*. Postoji konsenzus da ove dvije skupine imaju zajedničko geografsko podrijetlo. Najsrodniji živući organizmi ovim skupinama sisavaca žive u Africi. I u Južnoj Americi i u Africi prvi glodavci i primati poznati su iz otprilike istog razdoblja u prošlosti, ranog oligocena, ~37 mil. godina prije sadašnjosti (Hoffstetter 1980). Postoje dvije hipoteze o tome odakle su pristigle ove dvije skupine sisavaca. Prva drži da su stigle iz Srednje Amerike, a druga da su stigle iz Afrike. Južna Amerika je u to doba (prije 35 mil. godina) bila izolirana od drugih kontinenata morima. Tako da su ove dvije skupine sisavaca mogle doći do Južne Amerike samo splavarenjem. Prva hipoteza je dugo smatrana dogmom, ali danas je druga hipoteza opće prihvaćena. Glavni problem mnogih istraživača u prošlosti u prihvaćanju hipoteze porijekla iz Afrike bilo je poricanje mogućnosti prelaska Atlantskog oceana splavarenjem. Atlantski ocean je u kasnom eocenu u svojem ekvatorijalnom dijelu i južnoj polovici bio značajno uži (Slika 3), a ono što je olakšavalo njegov prelazak splavarenjem bila je ekvatorijalna struja i pasati (Hoffstetter 1980). Smjer i ekvatorijalne struje i pasata je od istoka prema zapadu, budući da su oboje povezani s rotacijom Zemlje. O afričkom porijeklu majmuna Novog svijeta postoje paleobiogeografski, filogenetski, kariološki i biokemijski dokazi te dokazi temeljeni na dentalnoj, kranijalnoj i komparativnoj anatomiji fosilnih i živućih primata (Ciochon i Chiarelli 1980).

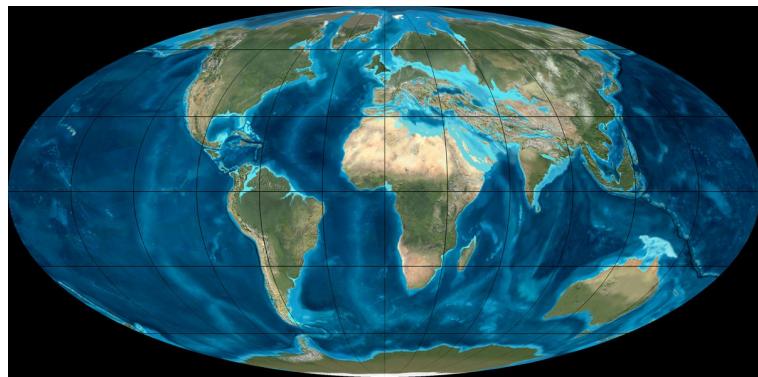
Afričko geografsko porijeklo implicira da *Platyrrhini* imaju i afričko filogenetsko porijeklo. Smatra se da su *Platyrrhini* sestrinska skupina majmunima Starog svijeta te da

potječu od *Parapithecidae*, izumrle porodice koja je živjela na području današnjeg Egipta i čiji su predstavnici imali po tri pretkutnjaka u svakoj polovici čeljusti i neka druga obilježja koja su danas prisutna samo na primatima Novog svijeta, što pokazuje da su to obilježja primitivnih primata i time podupire hipotezu afričkog porijekla majmuna Novog svijeta (Hoffstetter 1980).

Smatra se da su *Parapithecidae* bili značajno abundantnija porodica od ostalih porodica *Catarrhini* u to doba i da su zato samo oni prešli Atlantski ocean, stigli u Južnu Ameriku i uspjeli se održati kao porodica. Proširenje njihovog areala bilo je uspješno, ali je porodica za ~10 mil. godina izumrla u Africi (Hoffstetter 1980).

Južnoamerički majmuni, danas geografski ograničeni na tropske šume Južne i Srednje Amerike, bili su rasprostranjeni sve do Patagonije (50° južne geografske širine) krajem oligocena i početkom miocena (u doba njihove temeljne diverzifikacije), vjerojatno zahvaljujući privremenom klimatskom zatopljenju. Splavareći, stigli su do barem tri otoka, Kube, Hispaniole i Jamajke. Posljednje značajnije širenje omogućila je formacija Panamske prevlake, u kasnom pliocenu ili ranom pleistocenu, kada su majmuni kolonizirali tople šume Srednje Amerike, do otprilike 23° stupnja sjeverne geografske širine. (Hoffstetter 1980). Formiranje Panamske prevlake je više bilo proces nego događaj, koji se sastojao od naizmjencičnih perioda spojenih i odvojenih kontinenata, što se događalo zadnjih 18 milijuna godina, tako da su invazije iz Južne Amerike bile brojne (Lehman i sur. 2006).

Primati su u Novom svijetu doživjeli radijaciju kakva nije bila moguća u Starom svijetu i diverzificirali se u jedinstvenu, pretežno arborealnu skupinu primata. Prehenzilni rep prepoznatljiva je prilagoda na arborealni način života koja je prisutna u pet rodova majmuna Novog svijeta (*Ateles*, *Brachyteles*, *Lagothrix*, *Alouatta*, *Cebus*) (Hoffstetter 1980) (Slika 1).



Slika 3. Položaj kontinenata na Zemlji na početku oligocena, odnosno krajem eocena (prije 35 mil. godina) (americanroads.us)

2.2. Raznolikost i taksonomija

Prema bazi podataka Taxonomy na mrežnim stranicama NCBI-ja (*National Center for Biotechnology Information*), *Platyrrhini* predstavljaju “mali red” (eng. *parvorder*, od lat. *parvus* = malen i *ordo* = red; taksonomska kategorija ispod podreda i iznad natporodice), koji se sastoji od četiri porodice: *Aotidae*, *Atelidae*, *Cebidae* i *Pitheciidae*.

Broj vrsta i filogenetski odnosi između taksona predmet su revizija. U zadnjih 15 godina razni istraživači dijelili su majmune Novog svijeta i u dvije (*Cebidae* i *Atelidae*; *Cebidae* i *Callitrichidae*), tri (*Cebidae*, *Atelidae* i *Pitheciidae*), pet (*Cebidae*, *Atelidae*, *Pitheciidae*, *Aotidae*, *Callitrichidae*) i više porodica. Ove različite podjele odlučio sam ovdje navesti zbog njihove upotrebe pri procjeni raznolikosti vrsta i ostalih taksonomske kategorije za različita područja niže u tekstu.

Prema Rylands i Mittermeier (2009) red *Primates* čini otprilike 657 vrsta i podvrsta u 71 rodu i 16 porodica. U neotropisu nalazimo 5 porodica, 19 rodova i 199 vrsta i podvrsta (137 vrsta), odnosno 31% svih primata. Afrika ima 169 vrsta i podvrsta, Azija 186, a Madagaskar 100.

Lehman i sur. (2006) iznosi da broj živućih vrsta primata iznosi oko 348, od čega je 116

vrsta Novog svijeta (Tablica 2). Schrago (2007) navodi da broj vrsta majmuna Novog svijeta iznosi oko 110.

Tablica 2. Raznolikost primata po biogeografskim područjima (preuzeto iz Lehman i sur. 2006)

Region	Species	Genera	Families
Neotropics	116	18	5
Africa	83	21	4
Madagascar	59	14	5
Asia	90	16	4
Total	348	69	18

Ono što se može uočiti iz prve dvije navedene skupine podataka je visoka taksonomska raznolikost za Madagaskar. Ona je izvanredna zato što Madagaskar ima značajno manju površinu od svih ostalih navedenih područja i samo je 10-20% originalnog šumskog pokrova preostalo u ovoj zemlji. Također, na Madagaskaru postoji krajnje visoka razina endemičnosti (81-100%) za vaskularne biljke, gmazove i vodozemce.

Raznolikost majmuna Novog svijeta najveća je u zapadnoj Amazoniji i smanjuje se prema istoku (prema Gvajani, Surinamu i Francuskoj Gvajani) te posebno prema sjeveru, odnosno Srednjoj Americi. Gvajana ima 9 vrsta primata, što je jednako ukupnom broju vrsta primata cijele Srednje Amerike.

U Srednjoj Americi postoji 7-9 vrsta primata (s podvrstama do 22 taksona) (Tablica 3). One uključuju 1 vrstu tamarina, 1 vrstu vjeveričastog majmuna, 1 bjelolicog kapucina, 2 ili 3 vrste urlikavaca, i 1 ili 2 vrste majmuna pauka (Rylands i sur. 2005).

Raznolikost vrsta primata u Srednjoj Americi pada od juga prema sjeveru, odnosno od Paname prema Meksiku (Tablica 4) (Rylands i sur. 2005).

Tablica 3. Popis vrsta primata Srednje Amerike (Rylands i sur. 2005)

Latinsko ime vrste	Kolokvijalni naziv vrste
<i>Saguinus geoffroyi</i>	Geoffroyev tamarin
<i>Saimiri oerstedii</i>	srednjoamerički vjeveričasti majmun
<i>Cebus capucinus</i>	bjelolici kapucin
<i>Aotus zonalis</i>	panamski noćni majmun
<i>Alouatta palliata</i>	ogrnuti urlikavac
<i>Alouatta coibensis</i>	panamski urlikavac
<i>Alouatta pigra</i>	gvatemalski urlikavac
<i>Ateles geoffroyi</i>	Geoffroyev majmun pauk
<i>Ateles fusciceps</i>	crnoglavi majmun pauk

Tablica 4. Raznolikost vrsta primata u državama Srednje Amerike (Rylands i sur. 2005)

Država	Broj vrsta primata
Panama	8
Kostarika	4
Nikaragva	3
Honduras	3
Belize	2
Gvatemala	2
Meksiko	2
Salvador	1

2.3. Rasprostranjenost

Biogeografija je znanost o rasprostranjenosti i raznolikosti organizama u prostoru i vremenu. Dva su glavna pristupa u postavljanju i testiranju hipoteza o rasprostranjenosti i raznolikosti vrsta: (1) ekološka biogeografija i (2) povijesna biogeografija (Lehman i sur. 2006).

Ekološka biogeografija istražuje obrasce raspodjele i raznolikosti na temelju interakcija između organizma i njegovog fizičkog i biotičkog okoliša. Povijesna biogeografija određuje niz događaja koji su doveli do postanka, širenja i izumiranja taksona. Koristeći pristup povijesne biogeografije istraživači objašnjavaju biogeografiju biljaka i životinja kao rezultat pojave i nestanka barijera. Biogeografija mnogih organizama rezultat je kompleksnih odnosa između ekoloških i povijesnih čimbenika.

2.3.1. Geografija areala majmuna Novog svijeta

Staništa primata u neotropisu prostiru se kroz gotovo 60° geografske širine i 19 država, od Meksika do sumpropskih regija sjeverne Argentine i južnog Brazila (Lehman i sur. 2006). Planine i rijeke dominiraju staništima primata diljem neotropsa. Sjeverne planine Srednje Amerike produžetak su zapadnog planinskog lanca Sjeverne Amerike, dok su lanci u južnom dijelu Srednje Amerike produžeci Anda Južne Amerike. Središnji dio Srednje Amerike je aktivna zona vulkana i sadrži nikaragvansku depresiju, koja uključuje jezera Nikaragua i Managva. U Srednjoj Americi primati su rasprostranjeni u sumpropskim i tropskim šumama od $\sim 24^{\circ}$ sjeverne geografske širine u Tamaulipasu (Meksiko), preko obale Meksičkog zaljeva i unutrašnjosti Srednje Amerike do granice s Kolumbijom i Panamom (Rylands i sur. 2005). Šumska staništa variraju od obalnih suhih šuma na niskim nadmorskim visinama do središnjih "oblačnih šuma" (eng. *cloud forest*) na visokim nadmorskim visinama. Rijeke su važne biogeografske barijere u Južnoj Americi. Glavne rijeke Južne Amerike teku od izvora na zapadu prema ušću na istoku.

Najveća rijeka je Amazona, koja ima brojne pritoke, a slijede je Orinoko, Parana i Plata na jugu. Glavne rijeke Gvajanskog štita teku od juga prema sjeveru. Gvajanski štit predstavlja jedinstvenu biogeografsku regiju na obali Atlantskog oceana Južne Amerike. Definiran je rijekama Orinoko i Amazona te Atlantskim oceanom.

2.3.2. Ekološki aspekti

Odnos vrsta-okoliš

Čimbenici iz okoliša koji uvjetuju rasprostranjenost i raznolikost određene vrste (ako izuzmemmo interspecijske i intraspecijske odnose) su vrsta staništa (njegova veličina i tip vegetacije), dostupnost izvora hrane tokom većeg dijela godine, barijere (mora, planine i planinski lanci, široke tropске savane i posebice rijeke), gradijenti u okolišu (odnosno fiziologija vrste i njezine ekološke valencije; temperatura, vlaga, količina padalina, geografska širina, geološka svojstva, tip tla) te prirodna i antropogena uzinemiravanja. Ovi čimbenici daju rezultirajuću produktivnost biljaka, koja je vrlo važan čimbenik za populacije primata Novog svijeta i povezuje se s brojem hranidbenih niša (pozitivna korelacija). Također, rasprostranjenost ovisi i o sposobnosti širenja individualnih taksona preko barijera. Za sve navedene čimbenike nađene su jače ili slabije korelacije s rasprostranjenošću vrsta primata Novog svijeta.

Većina primata Novog svijeta živi u kišnim/vlažnim šumama (njih gotovo 92%), a brojne vrste (posebno iz porodice *Callitrichidae*), koriste sekundarna/rubna staništa (Tablica 5). Svaka treća vrsta koristi šumska staništa uz rijeke i potoke (eng. *riparian forests*; lat. *ripa* = nasip), a svaka peta močvarne šume. Za Južnu Ameriku nađena je snažna korelacija između broja vrsta primata i površine kišne šume (Lehman i sur. 2006).

Iako su rubovi šuma dinamične zone koje iz više razloga mogu predstavljati nepovoljna staništa brojnim vrstama, primatima koji se hrane lišćem to mogu biti omiljena staništa. Zbog izloženosti Sunčevoj svjetlosti, koncentracija proteina u lišću stabala na rubovima šuma je veća. Bolja kvaliteta lišća može objasniti veće stope viđenja urlikavaca zonama

poljoprivrede. Obilje kukaca u močvarnim (poplavnim) šumama može objasniti veću stopu viđenja zlatnorukih tamarina (*Saguinus midas*) u tim staništima, a obilje vrsta palmi u istim staništima može objasniti veliku stopu viđenja smedjih kapucina (*Sapajus apella*) (Lehman i sur. 2006). Dakle, vrsta staništa i tip vegetacije često su usko povezani s dostupnim izvorima hrane, ali i geografskom širinom i količinama padalina.

Svaka vrsta majmuna Novog svijeta hrani se barem jednom vrstom voća (Tablica 6). Među svim primatima u svijetu, *Platyrrhini* najmanje koriste lišće kao hranu, a relativno veliki broj vrsta koristi smole i izlučevine drveća te kukce i faunu. Majmuni pauci (*Ateles* sp.), bradati sakiji (*Chiropotes* sp.) i bjelolici sakiji (*Pithecia pithecia*) su među najfrugivornijima (Lehman i sur. 2006).

Ovisno o broju kategorija hrane koju određena vrsta koristi, ona se označava kao generalist ili specijalist. Prema hipotezi ekološke specijalizacije, vrste koje iskorištavaju širok spektar resursa (generalisti) su i široko rasprostranjene i lokalno abundantne, a vrste koje iskorištavaju uzak spektar resursa (specijalisti) imaju ograničeniji areal i lokalno stvaraju populacije manje gustoće. Razlog zbog kojega su primati generalisti često isključeni iz većih predjela koje bi mogli nastanjivati je interspecifičan – kompetitivna ekskluzija zbog prisustva kompetitivno superiornijeg specijalista (Lehman i sur. 2006).

Tablica 5. Postotak vrsta primata koji žive u osam glavnih tipova staništa u neotropisu, Africi, Madagaskaru i Aziji (preuzeto iz Lehman i sur. 2006)

Region	N species	% total recognized species	Wet/humid forests	Dry/deciduous forests	Woodland forests	Riparian forests	Spiny forests/scrub	Swamp forests	Montane forests	Edge/secondary forests
Neotropics	84	72.4	91.7	22.6	3.6	33.3	3.6	21.4	14.3	44.0
Africa	60	72.3	80.0	43.3	30.0	38.3	10.0	11.7	8.3	31.7
Madagascar	50	84.7	54.0	64.0	8.0	22.0	8.0	2.0	8.0	30.0
Asia	62	68.9	91.9	27.4	1.6	11.3	1.6	19.4	32.3	24.2
Total	256	73.6	81.6	36.7	10.2	27.0	5.5	14.8	16.0	33.6

Tablica 6. Postotak vrsta primata koji koriste sedam glavnih kategorija hrane u neotropisu, Africi, Madagaskaru i Aziji (preuzeto iz Lehman i sur. 2006)

Region	N species	% total recognized species	Fruit	Leaves	Exudate	Insects/fauna	Seeds	Flowers	Other
Neotropics	70	60.3	100.0	38.6	38.6	67.1	40.0	38.6	30.0
Africa	55	66.3	81.8	65.5	10.9	67.3	34.5	25.5	10.9
Madagascar	55	93.2	69.1	52.7	16.4	32.7	9.1	56.4	25.5
Asia	52	57.8	96.2	84.6	3.8	59.6	42.3	57.7	46.2
Total	232	66.7	89.8	60.2	19.5	58.8	32.7	45.1	28.8

U vrijeme kada su resursi hrane u okolišu oskudni, vrste drveća iz porodice *Moraceae* je mnogim majmunima Novog svijeta su od ključne važnosti. Primjerice, majmuni pauci (*Ateles* sp.) koriste rod *Ficus* (Lehman i sur. 2006).

Iako količina padalina doista ne bi trebala biti ograničavajući čimbenik u neotropisu, ona može utjecati na rasprostranjenost vrsta. Područja blizu ekvatora pokazuju povećane količine padalina i povećanu heterogenost staništa. Ali previše padalina negativno će se odraziti na raznolikost vrsta primata. Srednja godišnja količina padalina koja se povezuje s najvećom raznolikošću vrsta iznosi oko 2500 mm. Pri višim vrijednostima raznolikost pada, jer, pretpostavlja se, ispiranje tla padalinama iscrpljuje razine nutrijenata, a pokrov oblaka smanjuje količinu svjetlosti dostupne biljkama, što rezultira slabijom produktivnošću biljaka (Lehman i sur. 2006).

Rijeke se dugo smatraju važnim čimbenicima u biogeografiji tropskih taksona. One utječu na geografsku raspodjelu tropskih vrsta. Riječna teorija biogeografije drži da do diferencijacije tropske biote dolazi tako što se populacija mrežom rijeka podijeli u izolirane potpopulacije. Također, vijugave rijeke u kombinaciji s mozaičnim šumama značajno doprinose heterogenosti staništa, koja se povezuje s povećanim mogućnostima za specijalizaciju (većim brojem niša), adaptivnu radijaciju i izbjegavanje interspecifične kompeticije. Konstantni procesi erozije i taloženja mulja uzrokuju promjene u toku tropske rijeke. Kako rijeka mijenja svoj tok, tako se mijenjaju i šumska staništa uz nasipe rijeka (eng. *riparian forests*). Ali koliko je određena rijeka učinkovita barijera ovisi o

raznim čimbenicima – njezinoj širini, varijacijama u vodostaju, povijesti – ali i o sposobnosti samih vrsta da prijeđu rijeku. Težina i veličina tijela i ponašanje pri traganju za hranom pokazali su se čimbenicima koji uvjetuju sposobnost primata da prijeđu rijeku. Pri prelasku rijeke postoji i opasnost od predacije krokodila, a nakon prelaska rijeke slijedi suočavanje s raznolikošću vegetacijskih tipova nove regije, pri čemu generalisti imaju adaptivnu prednost (Lehman i sur. 2006).

Kao posljednji čimbenik u odnosu vrste i okoliša navodim prirodna i antropogena uzneniranja. U biogeografiji primata, uzneniranje je bilo koji ekološki ili antropogeni proces koji narušava strukturu ekosustava ili strukturu zajednice primata, a učinci mogu biti kratkotrajni i dugotrajni. Učinci antropogenih uzneniranja su više proučavana i stoga bolje poznata, a učinci prirodnih uzneniranja (režimi poplavljivanja, rušenje stabala) slabo su poznati. Poznato je da fragmentacija šuma ima izrazito negativan učinak na primate Novog svijeta, budući da su usko povezani s tropskim šumama. Postojeća istraživanja daju neke osnove za postojanje vrsno-specifičnih odgovora na prirodna uzneniranja staništa. Primjerice, majmuni pauci (*Ateles* sp.) i bradati sakiji (*Chiropotes* sp.) smatraju se osjetljivima na poplavljivanje (Lehman i sur. 2006). O antropogenim uzneniranjima više u poglavljju Ugroženost i zaštita.

Ekologija zajednice

Na rasprostranjenost vrste primata mogu utjecati interspecijski i intraspecijski odnosi. Vrste se mogu oslanjati jedna na drugu zbog različitih stvari (hrana, sklonište, detekcija predatora*, zaštita od parazita) i zato biogeografija jedne vrste može biti pozitivno korelirana rasprostranjenosti i gustoćom populacije druge vrste. Kada se jedinke ili grupe dviju ili više vrsta održavaju blizu jedna drugoj ili s namjerom koordiniraju aktivnosti, to nazivamo polispecijskom zajednicom (eng. *polyspecific association*). Polispecijske zajednice zamijećene su među brojnim životinjskim taksonima, uključujući

*Predatori majmuna u neotropisu su brojni, a glavne skupine bile bi zmije (npr. *Boa constrictor* – kraljevski udav), ptice grabljivice (npr. *Coragyps atratus* – američki crni strvinar), velike mačke (npr. *Puma concolor* – kuguar) krokodili (npr. *Crocodylus acutus* – američki krokodil). Najčešće su plijen mladi primati.

mnoge primate. S druge strane, prisustvo jedne vrste može sprječavati naseljavanje nekog područja od strane jedne ili više drugih vrsta, što se naziva kompetitivna isključivost. Ona se može dogoditi prirodno ili kao rezultat invazije, koja prisiljava domaću vrstu da se iseli iz svog staništa. Do kompeticije dolazi između vrsta koje zauzimaju slične ekološke niše (Lehman i sur. 2006).

U istraživanju u kojemu su proučavani odnosi između vrsta primata u Gvajani, češće su zamjećivane pozitivne zajednice, što je logično s obzirom da vrste nastoje izbjegavati kompeticiju. Živeći na stablima na različitim visinama i hraneći se drugačijom hranom, mnogi primati koegzistiraju. Primjerice, majmuni pauci i urlikavci preferiraju najviše dijelove šumskog pokrova, a marmozeti žive u najnižem sloju šume, blizu šumskog tla. Na visinama između majmuna pauka i marmozeta su titiji, kapucini i tamarini.

Vjeveričasti majmuni (*Saimiri* sp.) često formiraju polispecijske zajednice s brojnim vrstama; s kapucinima (*Cebus* sp.), urlikavcima (*Alouatta* sp.), nekim sakijima (*Pithecia pithecia*) i tamarinima (*Saguinus midas*). Dobro su poznate i polispecifične zajednice zajednice titija (*Callicebus* sp.) i tamarina, nekih urlikavaca (*Alouatta seniculus*) i nekih kapucina (*Cebus olivaceus*), majmuna pauka (*Ateles* sp.) i bradatih sakija (*Chiropotes* sp.), kao i mnoge druge.

Titiji pokazuju pozitivne interspecijske odnose s tamarinima (mutualizam) i negativne intraspecijske odnose (kompeticija). Titiji žive na višim mjestima pa znaju gdje pronaći najbolju hranu, koju onda dijele s tamarinima, a kako tamarini provode više vremena u nižim dijelovima šume, oni često prvi detektiraju predatore na tlu (zmije), o čemu upozoravaju titije. Također, tamarini pomažu titijima otjerati ptice grabljivice koje vrebaju mlade titije.

Tip instraspecijske kompeticije između jedinki titija bilo bi izravno natjecanje (eng. *contest*), pri kojemu neke jedinke štite određene resurse i ne dijele ih s drugim jedinkama iste populacije. Takav odnos posebno je uočljiv između obitelji titija koje imaju mlade. Teritorij s resursima brani se glasanjem, pri čemu majka i otac sinkroniziranim glasanjem prezentiraju snagu svoje veze rivalskoj obitelji.

Primjer kompetitivne isključivosti jest odnos klinokapog kapucina (*Cebus olivaceus*) i smeđeg kapucina (*Sapajus apella*; *Cebus apella* je sinonim). Ove dvije vrste rijetko žive jedna uz drugu, a ako se u nekom staništu nađu zajedno, gustoća populacije klinokapog kapucina je manja (Lehman i sur. 2006).

Sastav zajednica primata također može reflektirati evolucijsku dinamiku niše. Zajednica vrsta primata može predstavljati skup funkcionalnih grupa omnivora, frugivora i folivora. Vrste koje ulaze u zajednicu neposredno nakon izumiranja ili klimatskih promjena nastoje ispuniti adaptivne ili funkcionalne praznine. Ovi ciklusi dodavanja novih vrsta nastavljaju se sve dok se posljednja funkcionalna grupa ne zastupi određenom vrstom u zajednici (Lehman i sur. 2006).

Među populacijama primata u Gvajani zabilježen je i obrazac tzv. uklopljenosti (eng. *nestedness*). Različite zajednice životinjskog područja smatraju se uklopljenima ako je svaka vrsta u zajednici A, koju čini nekoliko vrsta, zastupljena u većoj zajednici B, koja sadrži više vrsta. Dakle, u uklopljenom obrascu, pojedina vrsta ima snažnu tendenciju biti prisutna u svim skupovima koji su (brojem vrsta) jednaki ili veći od najmanjeg skupa u kojem se ona pojavljuje. Uklopljena zajednica stoga će se značajno razlikovati od slučajnog skupa vrsta, koji se u istraživanjima generiraju različitim algoritmima. U utvrđivanju uklopljenosti, ključnu ulogu imaju veličina i izoliranost staništa. Jedno veliko stanište imat će više vrsta nego, recimo, tri malena staništa jednakih ukupne veličine zajedno (Lehman i sur. 2006).

Uklopljenost može biti rezultat kolonizacije ili lokalnih izumiranja. Obrasci uklopljenosti reflektiraju različite sposobnosti kolonizacije staništa različitih vrsta. S druge strane, obrasci uklopljenosti mogu biti rezultat lokalnih izumiranja (nestajanja vrste u određenom geografskom području). Primjerice, tijekom nepovoljnih uvjeta koji zahvaćaju veći broj zajednica, vrste u tim zajednicama mogu nestajati istim redoslijedom. Ti nepovoljni uvjeti mogu biti, na primjer, ledena doba. Modeli uklopljenosti stoga mogu pružiti važne informacije i o ekološkim i o povijesnim biogeografskim procesima (Lehman i sur. 2006).

Nerijetko je neka vrsta odsutna na području gdje je predviđena modelima uklopljenosti,

ili je neka vrsta prisutna ondje gdje nije predviđena. Razlozi ovakvih odstupanja neki su od četiri ekološka mehanizma: (1) postizolacijska imigracija novonastalih vrsta, (2) kompetitivna ekskluzija (primati generalisti isključeni iz većih predjela zbog kompetitivno superiornijeg specijalista), (3) bitno razdvajanje u povijesti evolucije strukture zajednice i (4) jedinstvene ekogeografske značajke, kao što su rijeke (Lehman i sur. 2006).

2.3.3. Povijesni aspekti (teorija refugija)

Povijesna biogeografija određuje niz događaja koji su doveli do postanka, širenja i izumiranja taksona. Koristeći pristup povijesne biogeografije istraživači objašnjavaju biogeografiju biljaka i životinja kao rezultat pojave i nestanka barijera (rijeka, širokih tropskih savana, mora, planina i planinskih lanaca i sl.).

Kao što je ranije spomenuto, južnoamerički majmuni bili su rasprostranjeni od $\sim 23^{\circ}$ sjeverne geografske širine do $\sim 50^{\circ}$ južne geografske širine, a stigli su i na otoke Karipskog otočja, zahvaljujući privremenom zatopljenju klime. To je bilo i doba njihove temeljne diverzifikacije (specijacije i subspecijacije). Razumijevanje povijesne biogeografije tropske flore i faune dovela je do formacije **teorije refugija**, posebno važne teorije koja naglašava važnost pleistocenskih refugija.

Teorija refugija sugerira da su postojeća genetička raznolikost i raznolikost vrsta oblikovane povijesnim promjenama u okolišu i da dugoročno očuvanje bioraznolikosti ovisi o refugijima. Refugij se definira kao područje koje ostaje relativno nepromijenjeno za vrijeme velikih, dugotrajnih klimatskih promjena (kao što su ledena doba), i koje stoga naseljavaju biljke i životinje kao jedino mjesto gdje mogu preživjeti. Refugij vremenom postaje središtem reliktnih oblika života od kojih nove specijacije i disperzije mogu započeti nakon stabilizacije klime.

Početkom kvartara klimatski uvjeti bili su naizmjenično vlažni i suhi te se smatra da je to rezultiralo specijacijom i subspecijacijom tropskih organizama. Tijekom suhih perioda,

šumska područja su se sužavala (i postajala refugijima za primate), a savane su se širile. Tijekom vlažnih perioda, šumski refugiji su se nanovo širili i međusobno spajali. U suženim izoliranim šumskim područjima životinjske populacije diferencirale su se na razini vrste ili podvrste prije nego što se geografska povezanost šumskih refugija ponovno uspostavila. Povijesne klimatske promjene i položaj refugija tako uvjetuju i rasprostranjenost populacija i raznolikost vrsta. Primjerice, rasprostranjenost dviju vrsta titija, *Callicebus moloch* i *Callicebus torquatus*, smatra se rezultatom toga što su ovi taksoni bili ograničeni na različite šumske refugije za vrijeme pleistocena (Lehman i sur. 2006).

Teoriju refugija ne podupiru istraživanja na majmunima paucima (*Ateles* sp.), koja su pokazala da je do najveće stope specijacija među majmunima u neotropisu došlo prije pleistocena. Postoje i istraživanja na čimpanzama u Africi koja također ovu teoriju ne podupiru (Lehman i sur. 2006).

2.4. Ugroženost i zaštita

Neotropis ima ukupno 33 vrste primata koje zahtijevaju neke od mjera zaštite (među kontinentima samo Azija ima više) (Tablica 7). U svijetu je 21 vrsta primata kritično ugrožena, a neotropis ih udomaćuje devetoro: *Ateles hybridus*, *Brachyteles hypoxanthus*, *Callicebus barbarabrownae*, *Callicebus coimbrai*, *Cebus xanthosternos*, *Leontopithecus caissara*, *Leontopithecus chrysopygus*, *Oreonax flavicauda*, *Saguinus bicolor*. U svijetu su 42 vrste primata označene kao osjetljive, a njih 14 (33.3%) živi u neotropisu.

Među primatima u svijetu prioritet pri zaštiti su lemuri. Brojna teorijska i empirijska istraživanja otkrila su da su filogenetski odnosi također važna mjeru za konzervacijsku biologiju, a najveću filogenetsku komponentu raznolikosti lemura čine vrste *Daubentonia madagascariensis*, *Allocebus trichostis*, *Lepilemur septentrionalis*, *Indri indri*, i *Mirza coquereli*. Nažalost, mnogi od ovih lemura jedni su od najslabije proučavanih primata (Lehman i sur. 2006).

Tablica 7. Broj vrsta primata u tri kategorije ugroženosti u neotropisu, Africi, Madagaskaru i Aziji (preuzeto iz Lehman i sur. 2006)

Region	No. critically endangered	No. endangered	No. vulnerable	Total	% total recognized species
Neotropics	9	10	14	33	28.4
Africa	2	13	7	22	26.5
Madagascar	4	7	10	21	35.6
Asia	6	21	11	38	42.2
Total	21	51	42	114	32.8

34 biogeografska područja, koja čine samo 2.3% Zemljine površine, sadrže oko 75% svih najugroženijih vrsta sisavaca, ptica i vodozemaca u svijetu. U zadnjih 2000 godina mnogim vrstama primata geografska raspodjela drastično se smanjila. Redukcije areala sisavaca često su neposredan rezultat ljudskih uzinemiravanja, ali globalno zatopljenje također može promijeniti strukturu staništa i raspodjele primata (Lehman i sur. 2006).

Evolucija primata usko je vezana s korištenjem tropskih šuma kao staništa. Raznolikost primata stoga je osjetljiva na fragmentaciju šume. Fragmentacija šume uzrokuje dramatičan porast u količini ruba staništa. Rubovi su dinamične zone koje karakterizira prodiranje abiotičkih čimbenika (vjetar, temperatura, vlaga, Sunčeve zračenje) u unutrašnjost šume. Prodiranje abiotičkih čimbenika u unutrašnjost šume rezultira promjenama vegetacijske strukture, mikroklima i izvora hrane. Primjerice, stabla na rubovima šuma sklonija su stvaranju "praznina u kupoli šume" (eng. "*canopy-gap formation*"), oštećenjima i većoj smrtnosti, zbog mikroklimatskih promjena i povećane turbulencije vjetra. Preferencija nekih taksona primata prema staništima na rubovima šuma može imati značajne negativne učinke na očuvanje tih vrsta jer su izloženi visokim lovačkim pritiscima. Važno je napomenuti i da su procjene minimalne površine koju zahtijevaju vrste primata nadilazile veličine većine šumskih fragmenata (Lehman i sur. 2006).

Majmuni se love i ubijaju zbog mesa, ali, u nekim kulturama, i zbog izrade lijekova. Nadalje, majmuni znaju zalaziti u sela i krasti voće i jaja, te ih se seljaci pokušavaju

riješiti ubijanjem. Također, krivolovci često ubijaju odrasle majmune tako da mogu uzeti njihove mlade, koje zatim prodaju kao kućne ljubimce za tisuće dolara (monkeyworlds.com).

Istraživanja na primatima u jugoistočnoj Aziji pokazala su da su značajke taksona koji su osjetljivi na izumiranje velika tjelesna masa, mala gustoća populacije, veliki godišnji raspon doma i niska maksimalna geografska širina. Na temelju analize ekoloških karakteristika izumrlih primata iz različitih kategorija ugroženosti, istraživači predviđaju najozbiljniju promjenu u ekološkoj raznolikosti (raznolikost ekoloških uloga zajednice primata) za Madagaskar, dok bi južnoamerička izumiranja više pogodila taksonomske nego ekološke aspekte raznolikosti (Lehman i sur. 2006).

3. LITERATURA

- Ciochon, R. and Chiarelli, A. (1980). *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*.
- Hoffstetter, R. (1980). In: R. Ciochon and A. Chiarelli, ed., *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. New York: Springer, pp.103-122.
- Lehman, S. and Fleagle, J. (2006). *Primate biogeography*. New York: Springer, pp.1-129.
- Pough, F., Janis, C. and Heiser, C. (2010). *Vertebrate life*. San Francisco [u.a.]: Cummings.
- Rylands, A. and Mittermeier, R. (2009). The Diversity of the New World Primates (Platyrrhini): An Annotated Taxonomy. In: P. Garber, A. Estrada, J. Bicca-Marques, E. Heymann and K. Strier, ed., *South American Primates*. New York: Springer, pp.23-26.
- Rylands, A., Groves, C., Mittermeier, R., Cortés-Ortiz, L. and Hines, J. (2005). Taxonomy and Distributions of Mesoamerican Primates. In: A. Estrada, P. Garber, M. Pavelka and L. Luecke, ed., *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behaviour, and Conservation*. New York: Springer, p.29-79
- Schrago, C. (2007). On the time scale of new world primate diversification. *American Journal of Physical Anthropology*, 132(3), pp.344-354.
- Wood, A. (1980). The Origin of the Caviomorph Rodents from a Source in Middle America: A Clue to the Area of Origin of the Platyrrhine Primates. In: R. Ciochon and A. Chiarelli, ed., *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. New York: Springer, pp.79-80.

americanroads.us

monkeyworlds.com

seancrane.com

worldmapsonline.com

world-maps.net

4. SAŽETAK

Majmuni Novog svijeta (*Platyrrhini*) primati su koji žive u tropskim šumama Južne i Srednje Amerike. Od majmuna Starog svijeta (*Catarrhini*) razlikuju se anatomijom i načinom života. Smatra se da su se ove dvije linije majmuna odvojile prije oko 35 mil. godina, kada su preci današnjih *Platyrrhini* splavarenjem stigli do Južne Amerike preko tada puno užeg južnog dijela Atlantskog oceana. Temeljna diverzifikacija (specijacija i subspecijacija) majmuna Novog svijeta dogodila se između 20 i 12 mil. godina prije sadašnjosti, a danas postoji oko 116 vrsta, iako ovaj broj ovisi o korištenoj taksonomiji. Baza podataka Taxonomy (NCBI) dijeli ih u 4 porodice. Raznolikost vrsta najveća je u Amazoniji, a pada prema istoku Južne Amerike te posebno prema Srednjoj Americi. U Srednjoj Americi postoji oko 9 vrsta primata. Današnja rasprostranjenost majmuna Novog svijeta uvjetovana je velikim brojem ekoloških čimbenika, među kojima su rijeke kao barijere, utjecaj pleistocenskih refugija, interspecifični odnosi, prirodna i antropogena uzinemiravanja, itd. Istraživanja u Gvajani pokazala su da zajednice primata pokazuju obrazac tzv. uklopljenosti, gdje vrste imaju tendenciju javljati se u svim zajednicama primata koje imaju jednak ili veći broj vrsta primata od najmanje (s najmanjim brojem vrsta) zajednice u kojoj se javljaju.

5. SUMMARY

New World monkeys (*Platyrrhini*) are primates which inhabit tropical forests of Central and South America. They differ from Old World monkeys (*Catarrhini*) in anatomical features and in their way of life in general. It is believed that these two lineages diverged about 35 million years ago, when the ancestors of *Platyrrhini* reached South America by rafting across South Atlantic ocean, which was considerably narrower at that time. Basal diversification (speciation and subspeciation) of New World monkeys is believed to have occurred somewhere between 20 and 12 million years ago, and today exists about 116 species, although this number depends on the taxonomy that is used. Taxonomy database (NCBI) splits *Platyrrhini* into four families. Species richness is highest in Amazonia and it decreases eastwards and, especially, northwards into Central America. In Central America there are about nine species of primates. Recent distribution of New World monkeys is influenced by many ecological factors, some of them being rivers as barriers, the effect of pleistocene refugia, interspecific associations, natural and anthropogenic disturbances, etc. Investigations of Guyanan primate communities indicate that primate communities exhibit strong patterns of nestedness, that is, individual species are present in all assemblages of equal or greater size than the smallest one in which they occur.

PRILOG 1. Popis vrsta primata Novog svijeta prema Lehman i sur. (2006) s podacima o korištenim staništima i kategorijama hrane te stupnjevima ugroženosti (preuzeto iz Lehman i sur. 2006)

WHF = kišne šume, DDF = listopadne (suhe) šume, WF = pošumljeni krajevi (eng. *woodland forests*), RF = šume uz nasipe riječka (eng. *riparian forests*), SSF = šume niskog raslinja i gmlja, SF = močvarne šume, MF = brdske/planinske šume, ESF = rubne/sekundarne šume (preuzeto iz Lehman i

sur. 2006);

Ugroženost prema IUCN (2005) kategorijama: CR = kritično ugrožena, EN = ugrožena, VU = osjetljiva, LR = voće, LE = liske, EX = izlučevne stabala, smola, SE = sjemenke, FL = cvijeće, O = ostalo.

PRILOG 1. (*Nastavak*)

PRILOG 1. (*Nastavak*)

Species ¹	Region	Habitat use ²						Diet ³						Threat ⁴		
		WHF	DDF	WF	RF	SSF	SF	MF	ESF	FR	LE	EX	I/F	FL	OT	
<i>Callimico geoffroyi</i>	Neotropics	+								+	+					
<i>Callithrix acariensis</i>	Neotropics			+						+	+					
<i>Callithrix argentata</i>	Neotropics									+	+++	+				EN
<i>Callithrix aurita</i>	Neotropics									+	+++	+				EN
<i>Callithrix flaviceps</i>	Neotropics									+	+++	+				VU
<i>Callithrix geoffroyi</i>	Neotropics									+	+++	+++				EN
<i>Callithrix humilis</i>	Neotropics									+	+++	++				
<i>Callithrix jacchus</i>	Neotropics												+++			
<i>Callithrix kuhlii</i>	Neotropics												+			
<i>Callithrix manicorensis</i>	Neotropics												+++			
<i>Callithrix maeusi</i>	Neotropics												+			
<i>Callithrix melanura</i>	Neotropics												+			
<i>Callithrix nigriceps</i>	Neotropics												+			
<i>Callithrix penicillata</i>	Neotropics												+			
<i>Callithrix pygmaea</i>	Neotropics												+			
<i>Callithrix saterei</i>	Neotropics												+			
<i>Cebus albifrons</i>	Neotropics												+			
<i>Cebus apella</i>	Neotropics												+			
<i>Cebus capucinus</i>	Neotropics												+			
<i>Cebus libidinosus</i>	Neotropics												+			
<i>Cebus nigritus</i>	Neotropics												+			
<i>Cebus olivaceus</i>	Neotropics												+			
<i>Cebus robustus</i>	Neotropics												+			
<i>Cebus xanthosternos</i>	Neotropics												+			
<i>Chiropotes albinasus</i>	Neotropics												+			
<i>Chiropotes satanas</i>	Neotropics												+			
<i>Lagothrix brunneus</i>	Neotropics												+			
<i>Lagothrix cana</i>	Neotropics												+			
<i>Lagothrix lagotricha</i>	Neotropics												+			

PRILOG 1. (*Nastavak*)

	VU	CR	EN	CR	EN		CR		CR
<i>Lagothrix lugens</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Lagothrix poeppigii</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Leontopithecus caissara</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Leontopithecus chrysopygus</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Leontopithecus rosalia</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Mico humeralifer</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Mico leucippe</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Mico melanurus</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Mico intermedius</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Mico emiliae</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Mico nigriceps</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Mico manzai</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Mico chrysoleucus</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Mico satrei</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Oreonax flavicanda</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Pithecia aquatorialis</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Pithecia albicans</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Pithecia irrorata</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Pithecia monachus</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Pithecia pithecia</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus martinsi</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus pileatus</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus tripartitus</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus nigricollis</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus mystax</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus midas</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus labiatus</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus inustus</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus imperator</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus bicolor</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus fuscicollis</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus geoffroyi</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				
<i>Saguinus griseus</i>	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics	Neotropics				

PRILOG 1. (*Nastavak*)

Species ¹	Region	Habitat use ²										Diet ³				
		WHF	DDF	WF	RF	SF	MF	ESF	FR	LE	EX	I/F	SE	FL	OT	Threat ⁴
<i>Saguinus leucopus</i>	Neotropics	+							+	+						VU
<i>Saguinus oedipus</i>	Neotropics	+							+	+						EN
<i>Saimiri ustus</i>	Neotropics	+							+	+						
<i>Saimiri vanzolinii</i>	Neotropics								+	+						VU
<i>Saimiri boliviensis</i>	Neotropics	+								+						
<i>Saimiri oerstedii</i>	Neotropics	+	+							+						EN
<i>Saimiri sciureus</i>	Neotropics	+				+				+						

¹ Species from Groves (2001), supplemented with information from Brandon-Jones *et al.* (2004) and Rylands *et al.* (2000).

² Habitat and diet data taken from Chapman *et al.* (1999), Sussman (1999), Rowe (1996), Ganzhorn *et al.* (1997), Garbut (1999), and Eeley and Foley (1999). WHF = wet/humid forests, DDF = deciduous/dry forests, WF = woodland forests, RF = riparian forests, SSF = spiny forests/scrub, SF = swamp forests, MF = montane forests, and ESF = Edge/secondary forests.

³ FR = fruits, LE = leaves, EX = exudate/gum, I/F = insects/fauna, SE = seeds, FL = flowers, OT = others (grasses, bark, fungi, buds).

⁴ Threat follows the IUCN (2005) categories; CR = critically endangered, EN = endangered, VU = vulnerable.

PRILOG 2. Geološka skala vremena (preuzeto iz Pough i sur. 2010)

Eon	Era	Period	Position of continents on the globe	Epoch	Approximate time since beginning of each interval in millions of years before the present	
PHANEROZOIC	MESOZOIC	QUATERNARY		Holocene (Recent) Pleistocene	0.01 1.8	
		TERTIARY		Neogene	Pliocene Miocene	5.3 23 34
		CRETACEOUS		Paleogene	Oligocene Eocene Paleocene	55 65.5
		JURASSIC		Subdivisions exist of all periods, at least into Early and Late portions, and sometimes with a Middle portion. Within these divisions there are further subdivisions, similar to the epochs of the Tertiary and Quaternary Periods. This level of detail is not shown here.		146
		TRIASSIC				200
		PERMIAN				251
		CARBONIFEROUS				299
		DEVONIAN				359
		SILURIAN				416
		ORDOVICIAN				444
		CAMBRIAN				488
		PROTEROZOIC				542
		ARCHEAN (INCLUDING LIAZIC AND				2,500
						4,527
PRE AMBRIAN						



PRILOG 4. Karta Srednje Amerike (maps-world.net)

