

---

## CAPÍTULO 6. EXPLORANDO AL ORDEN PRIMATES: LA PRIMATOLOGÍA COMO DISCIPLINA BIOANTROPOLÓGICA.

MARTÍN KOWALEWSKI<sup>1</sup>; BERNARDO URBANI<sup>2</sup>; MARCELO TEJEDOR<sup>3</sup>; LUCIANA OKLANDER<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Estación Biológica Corrientes-Museo Argentino de Cs. Naturales BR. Corrientes, Argentina. martinkow@gmail.com

<sup>2</sup> Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela. burbani@illinois.edu

<sup>3</sup> Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET), Puerto Madryn, Argentina. tejedor@cenpat-conicet.gob.ar

<sup>4</sup> Instituto de Biología Subtropical (IBS-CONICET), Misiones, Argentina. lulaok@gmail.com

*Primatus sum, nihil primatum mihi alienum puto (Yo soy un primate;  
Nada acerca de los primates me es extraño [Hooton, 1955]).*

*La primatología, como la antropología no tiene límites  
intelectuales, todo acerca de los primates está incluida en ella  
(Rodman, 1999).*

*Los antropólogos le han dado poca importancia a los Primates del  
Nuevo Mundo porque no están en la tendencia principal de estudio  
de la evolución de los homínidos. Sin embargo, los platirinos  
proveen ejemplos excelentes de paralelismos que ayudan a  
esclarecer principios generales para todos los primates (Kinzey,  
1997)*

## 1. INTRODUCCIÓN

¿Por qué es importante el estudio de la primatología como parte de la antropología biológica? La función de la primatología en la antropología es explorar e investigar los orígenes de los humanos y el origen de la naturaleza humana utilizando comparaciones morfológicas y comportamentales con primates vivientes, primates fósiles y los mismos humanos (Rodman, 1999; Silk y Boyd, 2005). De hecho, cuanto más se conoce acerca del comportamiento de los primates, más se comprende que los diferentes comportamientos de alimentación, de desplazamientos y sociales están interrelacionados y posiblemente dependen además de la estructura, composición y estacionalidad de los ambientes donde viven (Kinzey, 1997; Brokman y van Schaik, 2005). Más aún, el estudio de primates no humanos, se basa, además, en la idea de que la selección natural promueve la existencia de organismos similares en ambiente similares; por lo tanto, explorar los patrones diversos de comportamiento y morfología de los primates en relación con el ambiente donde viven, puede ayudarnos a comprender cómo posiblemente la evolución modeló adaptaciones en respuesta a diferentes presiones selectivas. Entre los primates, los platirrinos constituyen un interesante modelo instructivo para estudiar el comportamiento de los homínidos tempranos –en la búsqueda de homologías– (Kinzey, 1997). Los humanos y los primates no humanos comparten variados aspectos de la morfología, fisiología y desarrollo; además, tienen un sistema visual complejo, la habilidad de asir con manos y pies, y compartimos algunas características de historia de vida como un periodo juvenil extenso y grandes cerebros en relación al tamaño del cuerpo. Existen dos amplias ramas principales dentro de la primatología: (1) la paleoprimatología (Tejedor, este volumen) que explora e interpreta la evidencia fósil en la evolución de los primates, y (2) el estudio del comportamiento y la ecología de los primates vivientes. En este segundo punto y capítulo, se abordará en primer lugar los aspectos que definen a un primate y la morfología de los primeros primates del continente americano. En cuanto a la resolución de conflictos taxonómicos supraespecíficos para los primates platirrinos, hacemos notar se ha arribado a un consenso con la convergencia casi generalizada de los resultados entre estudios morfológicos y moleculares (Schneider y Rosenberger, 1996), con la sola excepción del género *Aotus*, que para las filogenias moleculares aparece vinculado a los Cebidae (ver Schneider, 2000), en tanto los aportes desde la morfología, ecología y comportamiento los relacionan cercanamente a los Pitheciidae (Rosenberger, 1979 et seq.). También, se explorará en torno al comportamiento de los primates y cómo y por qué se estudia; viajando desde aspectos evolutivos hasta los factores ecológicos y sociales que influyen su la estructura social. Finalmente, se destacan áreas noveles de estudio en primatología, como conservación, etnoprimatología, primatología molecular, y primatología cognitiva. Para ello, nos centraremos en los primates que habitan en los bosques del continente americano,

también llamados primates neotropicales, primates del Nuevo Mundo, o más específicamente platirrinos. En un primer lugar se presentará una clasificación de los primates no humanos vivientes, para luego concentrarnos en los primates neotropicales con los cuales se abordará en forma concisa temas principales del comportamiento y ecología de los primates. Se presentaran los sitios de estudios a largo plazo y su relevancia en nuestra región, y se finalizará con una guía rápida para hacer trabajos de campo con primates no humanos a modo de anexo.

## 2. CLASIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LOS PRIMATES VIVIENTES

La clasificación de los Primates, como la de cualquier organismo, debe estar sustentada en bases filogenéticas. Esto implica que las distintas categorías taxonómicas serán el reflejo de su evolución monofilética, esto es, descendientes de ancestros comunes. En tiempos pasados, los primates eran clasificados en lo que hoy informalmente se conocen como “prosimios” (lemuriformes, tarsiformes, y grupos relacionados), en comparación con los “verdaderos” monos y simios, que abarcaban el resto de los grupos gradísticamente más complejos. Hoy se entiende la clasificación del Orden Primates desde una órbita netamente filogenética (Ver Anexo I en Tejedor, este volumen), y así encontramos dos categorías subordinales, como son los Haplorhini y Strepsirrhini.

Pero antes de considerar las distintas categorías taxonómicas, cabe preguntarse qué es un primate y cuáles son sus características fundamentales. Para caracterizarlos, debemos hallar rasgos compartidos por todos los miembros del orden, y que a su vez se diferencien del resto de los órdenes de mamíferos. Entonces contamos las siguientes adaptaciones para definir a los primates de aspecto anatómicamente modernos, o Euprimates (=verdaderos primates), que incluyen precisamente haplorrinos y estrepsirrinos (ver Silcox, 2001):

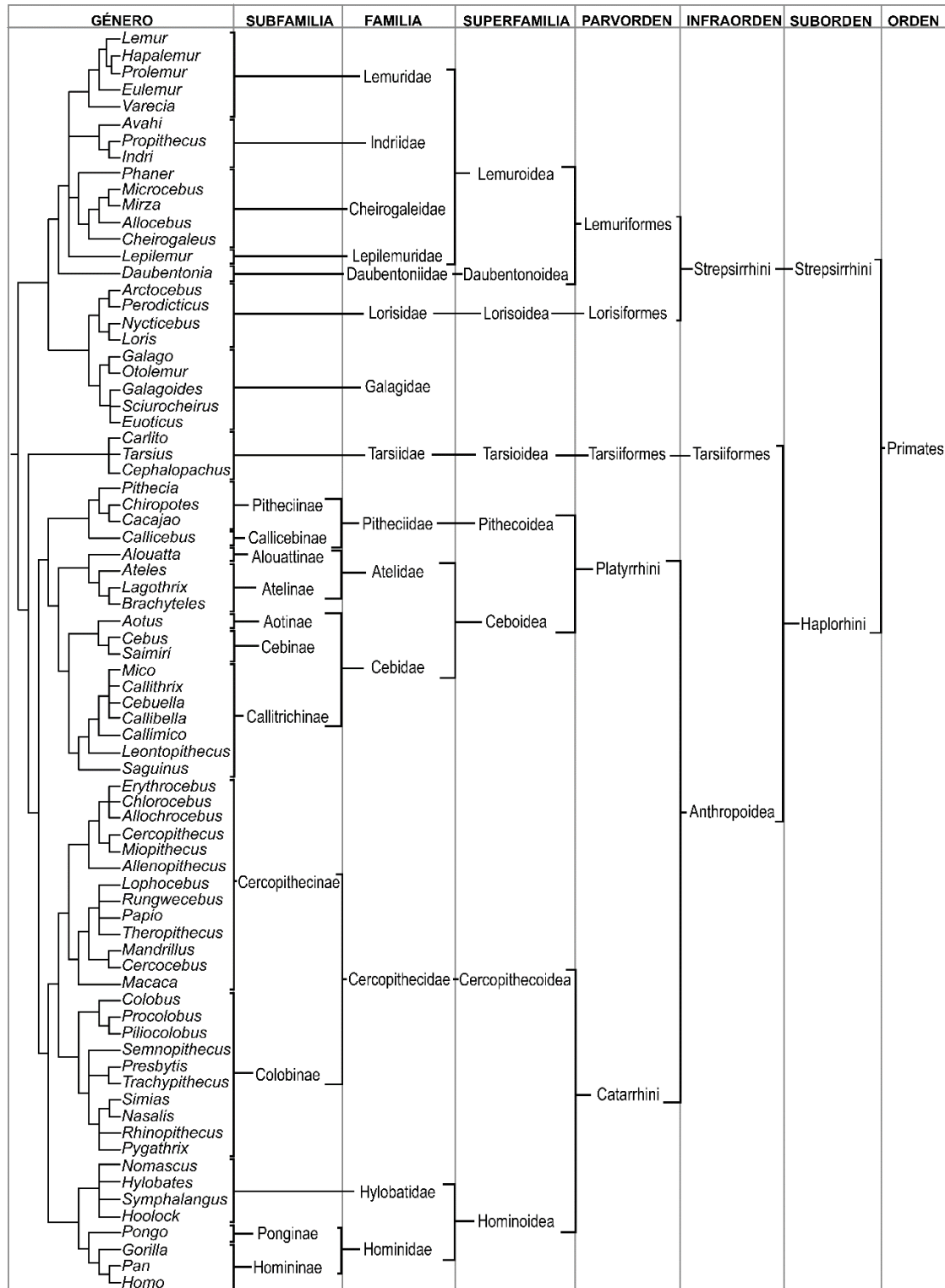
- 1) Alargamiento de las falanges de pies y manos, pulgares oponibles y presencia de uñas planas en lugar de garras. Estos caracteres forman un complejo adaptativo para la prensión.
- 2) Adaptaciones de los miembros posteriores para el salto, que implica el alargamiento de los mismos en relación a los miembros anteriores.
- 3) Mejoramiento del sistema visual, que involucra el agrandamiento de las órbitas y su tendencia a la frontalización, y la presencia de una barra postorbital que separa las cavidades orbitarias de las fosas temporales; esto último es una importante característica que definirá, en cierto modo, las direcciones evolutivas de estrepsirrinos y haplorrinos (ver más abajo). Estas adaptaciones estarían relacionadas directamente con el mayor tamaño y complejidad del cerebro de los

primates, que a su vez se vincula con la reducción del aparato olfatorio; cabe esperar que el último sea una consecuencia del uso óptimo de las adaptaciones visuales.

- 4) Adquisición de caracteres dentarios asociados con una dieta más herbívora o frugívora, en lugar de las primitivas adaptaciones más estrictamente insectívoras de los ancestros de los primates. Esto implica un desarrollo de dientes de aspecto más bunodonte, es decir, con coronas y cúspides más bajas, crestas menos filosas, y cuencas más amplias que facilitarían una mejor masticación sobre alimentos de origen vegetal.
- 5) La presencia de una bulla auditiva (cavidad que encierra a los pequeños huesos del oído medio) formada por la expansión del hueso petroso en el complejo temporal, en lugar del entotimpánico, este último característico de todos los mamíferos. Esto se ha considerado una característica -y quizás la única- exclusiva del orden Primates. No obstante, su valor adaptativo es puesto en duda.

Pero para explicar estas adaptaciones es necesario estimar el tiempo de divergencia del orden Primates respecto a otros mamíferos placentarios. En general, es aceptado que los primates divergen intraordinalmente antes del límite Cretácico-Terciario (aproximadamente 65 millones de años), y el momento de divergencia se estima cercano a los 80 millones de años (Springer et al., 2003), aunque los registros más antiguos que hoy poseemos (ver Tejedor, este libro), datan del límite Cretácico-Terciario o el Paleoceno más temprano. Es decir, debieron ocurrir una sucesión de eventos que quedan aún por develar, y de este modo, los grupos más antiguos de mamíferos con características primatoideas (por ej., Plesiadapiformes), podrían haber derivado de un stock común también a los Euprimates.

La caracterización de los primates vivientes está enmarcada, como se mencionara más arriba, en dos subórdenes: Strepsirrhini y Haplorhini (ver Figuras 1 y 2).



**Figura 1:** Cladograma que refleja las relaciones filogenéticas de los géneros de primates vivos (modificado de Fleagle, 2013). La posición de *Aotus*, no obstante, es controversial y difiere en los estudios morfológicos y moleculares; en el presente trabajo, se incluye dentro de los Pitheciidae.

### a. SUBORDEN STREPSIRRHINI

Los Strepsirrhini incluyen a los lemures, lorises, y galagos, y se caracterizan por tres adaptaciones exclusivas: 1) la presencia de un “peine dental” formado por los incisivos y caninos inferiores implantados horizontalmente, cuya utilidad se aplica al acicalamiento; 2) la faceta fibular expandida lateralmente en el astrágalo (hueso del pie); 3) la presencia de una garra de acicalamiento en el segundo dígito del pie.

El cráneo de los estrepisirrininos suele tener hocico alargado, órbitas relativamente frontalizadas, y presencia de una barra postorbital que, no obstante, no se extiende encerrando la órbita posteriormente. Entre los estrepisirrininos más populares hallamos al infrarorden Lemuriformes de Madagascar, que incluyen a los tradicionales lemures y al extraño aye-aye, género *Daubentonia*, quizás el primate adaptativamente más divergente que se conoce; posee grandes orejas y denso pelaje, una reducción drástica de los elementos dentarios (reducción a un incisivo, pérdida de los caninos, reducción a un premolar), los incisivos de aspecto rodentiforme y crecimiento prolongado, al modo de los roedores, y la inusual presencia del tercer dígito de las manos exageradamente alargado y grácil, que le permite capturar insectos en oquedades de los árboles. Las particularidades de Madagascar y su prolongado aislamiento respecto de África, lo transformaron en un escenario ideal para la amplia radiación de los lemuriformes, exclusivos de esta isla, que constituyen una de las principales radiaciones de primates vivientes con 15 géneros diferenciados (Fleagle, 2013).

El otro infraorden de estrepisirrininos lo constituyen los Lorisiformes, que agrupan lorises y galagos de África y Asia. Estos primates comparten las mencionadas características anatómicas de los estrepisirrininos, pero han radiado en zonas continentales y su distribución geográfica abarca regiones distantes y con ambientes heterogéneos que propiciaron su diversificación. Galagos y lorises poseen hábitos nocturnos, pero se diferencian fundamentalmente en su modo de locomoción, que condiciona la estructura diferencial de su esqueleto postcraneal; mientras los galagos son ágiles saltadores, los lorises poseen movimientos lentos con predominancia de hábitos trepadores. Más allá del carácter estrictamente africano de los galágidos y su diversidad de cinco géneros, los lorísidos se han diversificado y extendido geográficamente más que ningún otro estrepisirrinino viviente, habiéndose descrito tres géneros en África y dos en Asia (Fleagle, 2013).

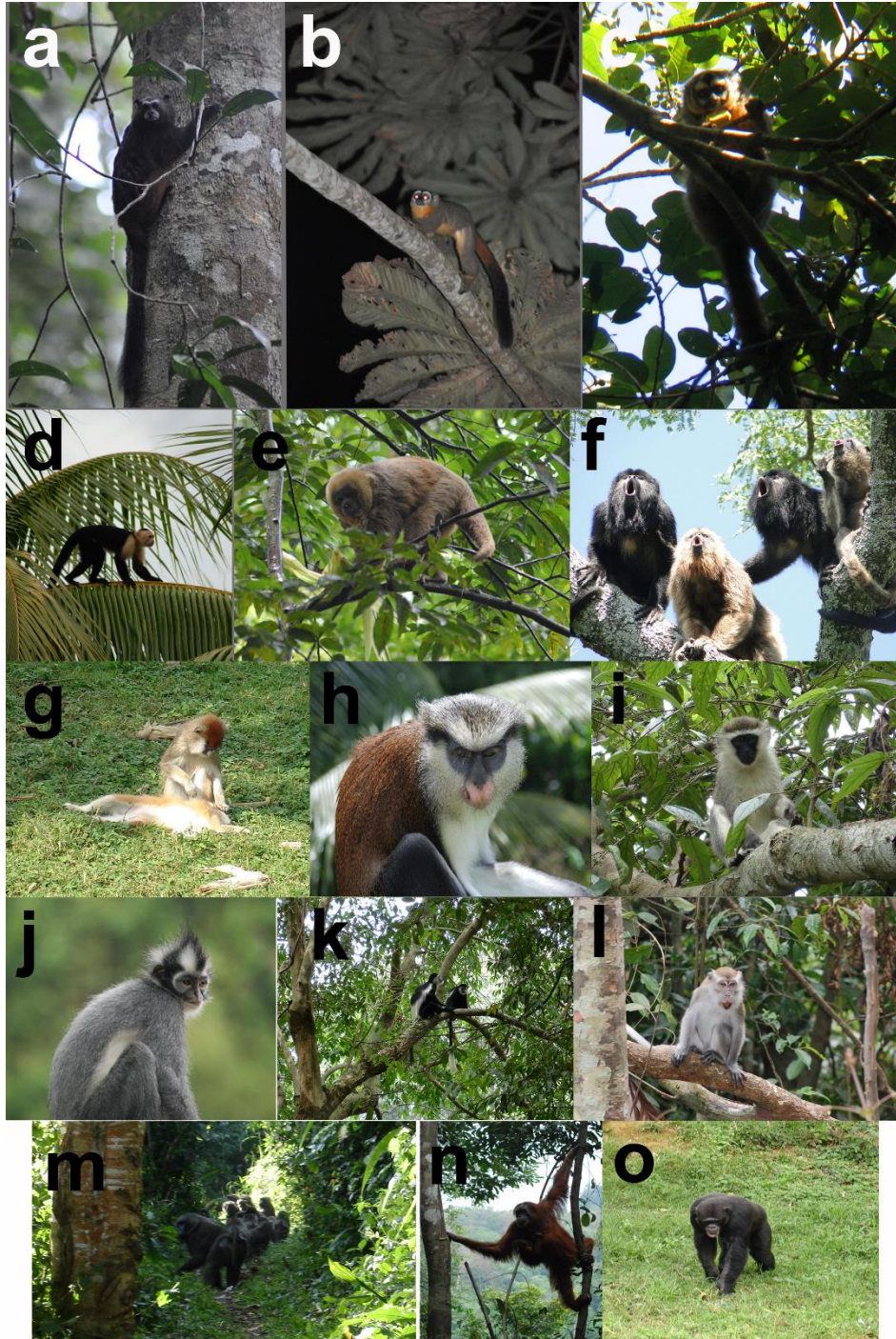
## b. SUBORDEN HAPLORHINI

Los haplorrinos nos incluyen a los humanos y sus inmediatos ancestros, y en términos generales, han recibido mayor atención que los estrepsirinos, pese a que las adaptaciones de ambos grupos sean tan igualmente diversas e inusuales en ciertos casos.

### INFRAORDEN TARSIFORMES

Pero más que nada, los últimos debates establecidos en torno a la filogenia y clasificación de los primates, se centraron en la posición del Infraorden Tarsiiformes, que incluye a los actuales társidos formados por los géneros *Tarsius*, *Carlito* y *Cephalopachus*, todos habitantes del sudeste asiático. Como se mencionó arriba, originalmente fueron considerados como “prosimios” junto con los estrepsirinos. Pero la carencia de “peine dental”, un carácter universalmente compartido por los estrepsirinos, el acortamiento del hocico y reducción del complejo nasal, así como el cierre posterior de las órbitas, hacen de los tarsiformes un grupo vinculado a los haplorrinos. Las similitudes con los estrepsirinos pueden interpretarse como caracteres primitivos retenidos y, por ende, sin valor en la construcción filogenética. Los társidos tienen particulares adaptaciones, incluyendo un muy pequeño tamaño corporal, con apenas más de 100 gramos de peso; enormes órbitas que en volumen supera su propio tamaño cerebral, y denotan sus hábitos nocturnos; gran desarrollo de pies y manos, con dígitos elongados y huesos tarsales del pie muy elongados; y unos dientes de coronas amplias y relieve cortante que refleja sus hábitos como depredadores de insectos y pequeños vertebrados.





**Figura 2:** Algunos representantes del orden Primates. A) *Saguinus fuscicollis*, b) *Aotus nigriceps*, c) *Aotus azarae*, d) *Cebus capucinus*, e) *Sapajus flavius*, f) *Alouatta caraya*, g) *Erythrocebus patas*, h) *Cercopithecus mona*, i) *Chlorocebus pygerythrus*, j) *Presbytis thomasi*, k) *Colobus guereza*, l) *Macaca fascicularis*, m) *Papio anubis*, n) *Pongo abelli*, o) *Pan troglodytes*.



## INFRAORDEN ANTHROPOIDEA

Este grupo incluye a los parvódenes Catarrhini y Platyrrhini, denominados respectivamente monos del Viejo Mundo y del Nuevo Mundo. En términos generales, ambos grupos se diferencian anatómicamente respecto de los estrepsirrinos y, en ciertos casos, de los tarsiformes. Los antropoideos poseen un hueso frontal fusionado, del mismo modo que la sínfisis mandibular (contrariamente a los “prosimios” que poseen un hueso frontal par con sutura metópica, y una sutura en la sínfisis mandibular); el tamaño del cerebro es definitivamente mayor; la cavidad orbitaria está completamente cerrada por la pared postorbitaria expandida a partir de la barra lateral; y hay ausencia de garra de acicalamiento y peine dental. La dentición de los antropoideos es distintiva al tener bien diferenciados los caninos respecto a los incisivos, los primeros nunca se proyectan horizontalmente y los segundos suelen ser de corona bien elevada sobre el plano oclusal, muchas veces con carácter dimórficos para machos y hembras. Los incisivos se implantan en posición más vertical, con mayor o menor procumbencia en ciertos casos. Incisivos y caninos constituyen los dientes anteriores encargados de la prensión de los alimentos, en tanto los dientes postcaninos (algunas veces puede considerarse el premolar más anterior como parte del complejo de dientes anteriores) desarrollan una estructura muy variada de acuerdo al amplio espectro adaptativo para la alimentación. Los antropoideos varían desde formas depredadoras sobre insectos, vertebrados, e incluso otros mamíferos, hasta formas herbívoras más estrictas, frugívoras u omnívoras. Estos hábitos determinan las particulares adaptaciones de los molares, con morfologías tan útiles para la clasificación.

### Parvorden Catarrhini.

Como “monos del Viejo Mundo”, antecede que su distribución geográfica actual abarca los continentes africano y asiático, con la excepción de una sola especie del género *Macaca* en el Peñón de Gibraltar, al extremo sudoccidental de Europa. El nombre catarrino (del griego *kata*, hacia abajo, y *rhinos*, nariz) indica la forma de la nariz, con aspecto estrecho y aberturas nasales hacia abajo. Los catarrinos pueden dividirse en las superfamilias Cercopithecoidea y Hominoidea. Los primeros incluyen a los “monos”, en tanto los últimos agrupan a los llamados “simios”, esto es, los actuales gorila, chimpancé, orangután, gibón y siamang, conjuntamente con los humanos. Los cercopitecoideos son muy exitosos y diversos, y pueden considerarse los más derivados entre los catarrinos, considerando algunos géneros con aspecto notoriamente divergente. Entre las características distintivas que los diferencian de hominoideos, encontramos la estructura bilofodonte de los molares, implicando un aspecto relativamente uniforme que escasamente se diferencia entre las distintas familias. Dos grandes agrupamientos se incluyen entre los cercopitecoideos: los cercopitecinos y los colobinos, diferenciados básicamente en sus hábitos alimentarios, siendo los primeros especialmente

frugívoros, en tanto los colobinos son más herbívoros, siendo esto último un condicionante para su complejo aparato digestivo similar a los rumiantes. En cuanto al modo locomotor, los colobinos suelen tener miembros posteriores más largos, mientras que los cercopitecinos son cuadrúpedos más generalizados con miembros de similar longitud.

Los hominoideos actualmente están formados por solo ocho géneros, *Pan*, *Gorilla*, *Pongo*, *Homo*, *Hylobates*, *Hoolock*, *Nomascus* y *Symphalangus*, y poseen adaptaciones variadas dentro de un espectro morfológico relativamente similar. Estos son los llamados “simios”, y entre los aspectos llamativos se halla la ausencia de cola en todos sus miembros. Los dientes, que son distintivos en los mencionados cercopitecoideos, toman en los hominoideos un aspecto diferencial, con una amplia cuenca de talónido y una disposición de cinco cúspides principales, con aspecto netamente bunodonte en lugar de bilofodonte. Gorilas y chimpancés habitan el continente africano, en tanto orangutanes, gibones actualmente se distribuyen en el sudeste asiático. Los únicos hominoideos cosmopolitas son los humanos.

Los gibones (*Hylobates*, *Symphalangus*, *Nomascus*, *Hoolock*) se agrupan en la Familia Hylobatidae, y son los hominoideos de menor tamaño corporal y presentan adaptaciones extremas a la braquiación - hábitos suspensores, con los miembros anteriores más largos que ningún otro primate viviente, en relación a los posteriores. Los Hominidae incluyen a los llamados “simios mayores” y a los humanos. Esta clasificación actual se sostiene sobre bases filogenéticas, considerando que los cuatro géneros de homínidos (*Pongo*, *Pan*, *Gorilla*, *Homo*) han compartido un antepasado común. El orangután (*Pongo*) es otro braquiador de mayor tamaño corporal y hábitos solitarios, mayormente un herbívoro, y el único homínido actual (a excepción de *Homo*) que se distribuye en Asia, en selvas del sudeste asiático, Sumatra y Borneo. Es sabido que la constitución genética acerca más a los chimpancés y gorilas con los humanos, en particular al chimpancé pigmeo (*Pan paniscus*), con más del 98% de similitudes. El genoma de los humanos básicamente difiere por un proceso de translocación robertsoniana, donde mediante una fusión del cromosoma 2 del chimpancé se produjo la reducción a 23 pares de cromosomas en humanos.

#### PARVORDEN PLATYRRHINI.

En el Nuevo Mundo hallamos a los platirrinos, hoy distribuidos en la Región Neotropical que abarca Centro y Sudamérica. Estos primates se consideran el grupo hermano de los catarrinos, con una posible divergencia a partir de ancestros africanos, por lo cual comparten numerosas características anatómicas. No obstante, los dientes de los platirrinos conservan un premolar adicional (tres premolares de cada lado de mandíbula y maxilar), y en general los molares presentan una estructura más conservadora de un patrón primitivo, con amplias cuencas de masticación, y para nada comparable a los bilofodontes cercopitecoideos

del Viejo Mundo. Los platirrininos se diversificaron considerablemente produciendo tres familias reconocidas actualmente. Los Pitheciidae (*Pithecia*, *Chiropotes*, *Cacajao*, *Callicebus*, *Aotus*) que se caracterizan por poseer ciertas adaptaciones al salto en sus formas avanzadas (*Pithecia*, *Chiropotes*, *Cacajao*), así como una peculiar y poderosa dentición, con incisivos procumbentes, enormes caninos, y molares extremadamente bajos y de escaso relieve oclusal, en respuesta a sus hábitos alimenticios como comedores de frutos duros y semillas. Los Atelidae incluyen a los platirrininos de mayor tamaño corporal, tales como los monos aulladores (*Alouatta*) y los muriquies (*Brachyteles*), e incluso formas especializadas para la braquiación, como el mono araña (*Ateles*), que incluso llega a reducir de modo extremo o perder el dedo pulgar de la mano. Los Cebidae están conformados por dos grupos algo divergentes en morfología y comportamiento, de modo que cabe destacar las correspondientes subfamilias. Por un lado, los Cebinae (*Cebus*, *Saimiri*) poseen el tamaño cerebral proporcionalmente mayor -en relación al peso corporal- entre todos los antropoideos. En la actualidad este género se propuso dividirlo en dos géneros nuevos, *Sapajus* y *Cebus*, siendo el primer grupo, los capuchinos “robustos” y el segundo, los “no-robustos”. Con nuevas evidencias desde la biogeografía, algunas pautas comportamentales y la genética molecular se ha estimado una divergencia evolutiva entre los capuchinos de la cuenca amazónica (*Cebus* sp.) y aquellos distribuidos en la mata atlántica (*Sapajus* sp.) (Lynch Alfaro et al., 2012a, 2012b, 2012c). Sin embargo todavía no existe un consenso absoluto entre los taxónomos (Rylands et al., 2012). Los Callitrichinae (*Callithrix*, *Cebuella*, *Leontopithecus*, *Saguinus*, *Callimico*) presentan un muy reducido tamaño corporal (son los platirrininos más pequeños) y ciertas características inusuales como dos crías por parto, presencia de garras en lugar de uñas planas, y pérdida del tercer molar (a excepción de *Callimico*, que tiene una cría y conserva el tercer molar).

### 3. LOS GRUPOS DE PRIMATES NEOTROPICALES Y ALGUNAS DE SUS CARACTERÍSTICAS

En general los primates están restringidos a áreas tropicales y subtropicales. Se encuentran en diversos hábitats que incluyen todos los tipos de bosques tropicales, sabanas, manglares, pastizales y bosques de altura. Algunas especies de platirrininos también se extienden hacia importantes altitudes demostrando una habilidad para enfrentar fluctuaciones intensas de condiciones ambientales. Por ejemplo, existen poblaciones de aulladores, *Alouatta seniculus*, que habitan en selvas a más 2000 m y 3200 m en Colombia entre otros primates andinos (Alberico et al., 2000; Morales-Jiménez, 2002; ver también el nuevo volumen sobre primates que habitan a altas altitudes de Grow et al., 2014). Los platirrininos poseen una importante variedad en tamaños del cuerpo, dieta y organización social (Digby et al., 2011; Di Fiore et al.,

2011; Fernández-Duque, 2011; Jack, 2011; Norconk, 2011; Fernández-Duque et al., 2012). Todas las especies son diurnas (salvo la mayoría de las especies del género *Aotus*, que también pueden ser catemerales), arbóreas y viven en áreas de bosques (ya sean remanentes o degradados por acción antrópica). La mayoría de las especies son cuadrúpedas, y en los atélidos, la cola es utilizada en forma prensil, en tanto algunas especies como los *Ateles* y *Brachyteles* se balancean entre los árboles (Di Fiore et al., 2011).

#### a. PITÉCIDOS: PRIMATES DEPREDADORES DE FRUTOS DUROS Y SEMILLAS

Hace poco tiempo fue publicado un libro sobre este grupo de primates que resume en forma concisa y establece el estado-del-arte de los estudios en este grupo: *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris* por Veiga et al. (2013). Hay tres géneros incluidos en este grupo también conocidos como sakis: *Pithecia*, *Chiropotes*, y *Cacajao*. Una característica de este grupo (junto a *Callicebus*) es que son monos pequeños con unos 3 kg aproximadamente, y una dentición adaptada a procesar frutas y semillas duras que son difíciles de obtener para otros primates (Kinzey y Norconk, 1993; Norconk y Veres, 2011; Bowler y Bodmer, 2011). Los sistemas sociales son diversos como en otros primates neotropicales, aunque la mayoría viven en sistemas fluidos tipo fusión-fisión o grandes grupos que se dividen en pequeñas unidades de alimentación (Norconk y Kinzey, 1994; Defler, 2003; Bowler and Bodmer, 2009). En el caso de los calicebinos, están en un extremo de un continuo y forman grupos cohesivos, pequeños, de parejas que parecerían representar el patrón monógamo clásico (van Schaik y Kappeler, 2002; Norconk, 2011). En general forman pares territoriales, los adultos son monomórficos y poseen mecanismos sociales y fisiológicos que promueven y refuerzan las relaciones entre parejas (Menzel, 1986; Mason y Mendoza, 1998; Schradin et al., 2003; Norconk, 2011). A pesar de ser principalmente arbóreos, presentan ciertas actividades en el suelo (ver Barnett et al., 2012)

#### b. AOTINOS: NOCTURNIDAD Y MONOGAMIA EN EL NEOTRÓPICO

Pertenecen a la misma familia que los anteriores (salvo discrepancias de algunas filogenias moleculares, que los colocan entre los cébidos), y son también conocidos como monos de noche (único género *Aotus*), únicos monos nocturnos del mundo, con una subespecie, *Aotus azarai azarai*, que vive en al extremo sur de la distribución del género y tiene patrones de actividad catemeral (Fernández-Duque y Eckert, 2006; Fernández-Duque et al., 2010; Fernández-Duque, 2011). Además del libro *Aotus: The owl monkey*, editado por Baer et al. (1994), una de las revisiones más importantes del género se encuentra en el libro *Primates in Perspective* de Campbell et al. (2011), en el capítulo sobre Aotinos de Fernández-Duque (2011). Extienden su rango de distribución desde Panamá hasta Argentina. Son de tamaño mediano, sin dimorfismo

sexual, tienen piernas relativamente largas así como también sus colas. A diferencia de otros primates neotropicales, tienen “almohadillas” en sus manos y pies, un pulgar apenas oponible, y una uña de acicalamiento tipo garra en el segundo dígito de cada pie. Una característica importante son las grandes órbitas oculares, posiblemente asociadas a su vida nocturna, se alimentan primariamente de frutos, y además incorporan hojas, flores e insectos (p. ej. Wright, 1986, 1994; Arditti y Placci, 1990; Arditti, 1992; Ganzhorn y Wright, 1994). Viven en general en grupos pequeños con áreas de acción que se superponen entre los grupos (ver revisión Fernández-Duque 2011) y son, por lo tanto, considerados monógamos sociales (Fuentes, 1999; Kinzey, 1997; Robinson et al., 1987). Una particularidad en este grupo es cómo los machos participan del cuidado de las crías, con un patrón similar al encontrado en *Callicebus* (Wright, 1984; Rotundo et al., 2002, 2005; Fernández-Duque, 2011; Huck y Fernández-Duque, 2013). Sin embargo, como sugiere Fernández-Duque (2011), la mejor descripción para el sistema de apareamiento en este grupo sería la de monogamia serial, con tasas altas de reemplazo de machos en la historia de una unidad social (Fernández-Duque et al. 2008).

### c. ATÉLIDOS: GRANDES PRIMATES DEL CONTINENTE AMERICANO

Este grupo tiene la mayor distribución dentro de Latinoamérica, desde Argentina hasta México (*Alouatta*) y está formado por géneros con cola prensil: *Alouatta* o monos aulladores, *Ateles* o monos arañas, *Brachyteles* o muriquis, y *Lagothrix* o monos lanudos. Recientemente se han editado libros donde se presentan estudios diversos y actuales en tres de estos géneros: *Spider Monkeys: The Biology, Behavior and Ecology of the Genus Ateles*, por Campbell (2008); *The Woolly Monkey: Behavior, Ecology, Systematics, and Captive Research*, por Defler y Stevenson (2014), así como *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics and Morphology*, por Kowalewski et al. (2015), y *Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation*, por Kowalewski et al. (2015). Además existe una completa revisión que incluye los cuatro géneros (Di Fiore et al., 2011). Son los primates neotropicales de mayor tamaño corporal, con individuos que llegan a pesar más de 15 kg. Y en el caso de *Alouatta*, los machos llegan a pesar un 25% más que las hembras, y dos especies, *A. caraya* y *A. guariba*, presentan dicromatismo sexual. Los monos lanudos también tienen dimorfismo sexual, mientras que los monos araña y los muriquies son monomórficos sexualmente. Dentro del grupo, *Alouatta* invierte un gran porcentaje de su tiempo alimentándose de hojas en comparación con los otros grupos. Sin embargo, al igual que las otras especies tienen una dieta variada conformada por diversos ítems alimenticios, y en varios casos y en momentos particulares del año, las frutas y flores son los alimentos más importantes. Los *Brachyteles* o muriquis también tienen una dieta donde las hojas a veces son importantes y poseen ciertas adaptaciones para procesarlas. En algunas poblaciones de

monos lanudos, se reportó el uso de insectos en algunos momentos del año, lo que llama la atención por su tamaño (Fleagle, 2013). Los muriquis, a diferencia de los aulladores y monos lanudos, y similar a los monos araña o *Ateles*, tienen extremidades largas y se movilizan muchas veces en el bosque mediante braquiación. Si bien todos los géneros poseen una variedad de sistemas de organización social, que van de estructura de parejas, harén y grupos multimacho-multihembra, los monos araña poseen un sistema de fisión-fusión que los caracteriza, similar al intensamente estudiado en chimpancés (Symington 1988, 1990; Asensio et al., 2008, 2009). Son grupos grandes, que generalmente durante un día o más se separan en pequeñas unidades de forrajeo, manteniendo contacto auditivo. Estas unidades están en general formadas por una o dos hembras y sus crías y grupos de machos. Similares a los *Brachyteles*, no hay diferencias en tamaño entre hembras y machos, e inclusive las hembras poseen un clítoris pendular que a veces se confunde con un pene. En el otro extremo, los aulladores forman unidades cohesivas que se pueden dividir por cortos periodos durante la sesiones de alimentación (Bezanson et al., 2008). Mientras que en los aulladores ambos sexos pueden dispersar (Crockett y Eisenberg, 1987; Kinzey, 1997; Rumiz, 1990), la dispersión parece ser facultativa en *Alouatta caraya*, en particular, en casos en que los costos de dispersión aumenten, el sexo dispersante es el macho y el filopátrico la hembra (Oklander et al., 2010). Di Fiore et al. (2011) considera que el sexo que dispersa más es la hembra, ya que dispersan más lejos y se mueven a mayores distancias que los machos, quienes al dispersar tratan de tomar otros grupos solos o en coaliciones y echar a los machos centrales (Gaulin y Gaulin, 1982; Crockett y Pope, 1993; Pope 1990; 2000). En el caso de los *Ateles*, las hembras constituyen el sexo dispersante (Symington, 1988, 1990; ver Aureli et al. 2013 para dispersión de machos), lo mismo que en *Lagothrix* (Nishimura, 1990, 2003; Stevenson et al., 1994; Stevenson, 2006) y *Brachyteles* (Strier, 1992a, 1992b, 1994, 1997).

#### d. CEBINOS: PRIMATES CON GRANDES CEREBROS EN RELACIÓN CON SU MASA CORPORAL

En este grupo vamos a describir a los capuchinos (*Cebus*, *Sapajus*) y los monos ardilla (*Saimiri*). Con respecto a estos géneros se han publicado libros y revisiones completas sobre sus características principales: *The Squirrel Monkey*, editado por Rosenblum y Cooper (1968), *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus*, de Fragazy et al. (2004), y el capítulo *The Cebines*, de Jack (2011), en el libro *Primates in Perspective* (Campbell et al., 2011). Los capuchinos están caracterizados por tener la mayor relación cerebro-tamaño de cuerpo, pulgares semioponibles, y en varios sitios se describió el uso de objetos (por ej., rocas para abrir nueces). *Sapajus* posee algunas adaptaciones en la dentición para abrir nueces. Son de mediano tamaño (hasta 3.5 Kg) y sexualmente dimórficos (machos con pesos de aproximadamente 25% más que las hembras), y en general presentan jerarquías lineales de dominancia importantes con

machos y hembras alfa. Tras los monos aulladores, *Cebus* es el género con mayor distribución en América Latina.

Los monos ardilla son primates pequeños (menos de 1 kg aproximadamente) y, como los capuchinos, incorporan insectos en la dieta, además de frutos y otros ítems variados del bosque; y poseen una relación importante de cerebro/tamaño del cuerpo. A diferencia de capuchinos que se encuentran en múltiples hábitats que van desde selvas húmedas y bosques secos a hábitats altamente disturbados, *Saimiri* es más común en bosques tropicales de baja altura y bosques secundarios (Boinski et al., 2002; ver Sussman, 2000 para una revisión completa del género). Pueden vivir en grupos multihembra-multimacho muy grandes, se han reportado grupos de hasta 300 individuos, aunque aparentemente constituían uniones temporarias de múltiples grupos (Boinski et al., 2005; Sussman, 2002).

Como el resto de los platirinos, estos géneros tampoco muestran signos evidentes de ovulación, y como otras especies también, existen copulas de hembras con múltiples machos y fuera del ciclo ovulatorio (Dixson, 1998; Di Fiore et al., 2011). En el caso de los *Saimiri*, y a diferencia de *Cebus*, se reproducen estacionalmente en un periodo aproximado de dos meses en el año, y aparentemente las hembras son sexualmente activas durante dos días en estos cortos periodos de apareamiento (Boinski, 1992; ver Jack, 2011). Una de las características más llamativa en *Saimiri*, previo al periodo de apareamiento con los machos, sufren cambios fisiológicos y morfológicos, incrementando su peso (aproximadamente un 20-25%) (Dumond y Hutchinson, 1967; Stone, 2014). Así los machos acumulan grasa, y aumentan su tamaño, característica asociada a una mayor atracción de las hembras en los restringidos periodos de apareamiento, y quizás a una mayor producción de semen, ya que también aumenta la testosterona circulante (Boinski, 1992; Schiml et al., 1996; 1999; Stone, 2014). Los machos experimentan altos costos relacionados con las interacciones agonísticas con otros machos, y tratando de conseguir una hembra reproductiva; el aumento de tamaño puede mitigar algunos de estos costos aunque posiblemente tenga costos fisiológicos (Stone, 2014).



### e. CALITRIQUINOS: ESPECIES CON CRÍA COOPERATIVA DE INFANTES

Son los primates más pequeños del Neotrópico, siendo *Cebuella* el mono más pequeño del mundo, con tan sólo 120 g. Hay varios géneros que lo componen: *Callimico*, tamarinos (*Saguinus* y *Leontopithecus*) y marmosetos (*Callithrix*, *Cebuella*, con algunos géneros descritos más recientemente, como *Mico* y *Callibella*, cuyo estatus taxonómico aún está en discusión). Recientemente se editó un libro que actualiza el estado de investigación en este grupo y el de los calimicos: *The Smallest Anthropoids: The Marmoset/Callimico Radiation* (Ford et al., 2009). Se alimentan fundamentalmente de frutas, resinas, gomas, sabia, néctar, insectos, pequeños vertebrados y, en el caso de *Callimico*, también de hongos (ver reporte para *Callithrix aurita* en Correa et al. 2000, para *Callimico*; Porter 2001, ver revisión en Digby et al., 2011). Por otro lado, tiene características llamativas tales como la supresión social de la reproducción, ovulación postparto, gemelos, ayuda cooperativa en la cría de los infantes, sistemas de apareamiento flexibles (Digby et al., 2011). Entre los calitriquinos hay algunas diferencias también en la organización social y tamaños de sus áreas de acción (Digby et al., 2011), pero suelen asociarse con diferentes formas de explotación de la comida. Por ejemplo, los marmosetos tienen adaptaciones especiales para explotar el exudado de las plantas (Ferrari, 1993), lo que le permite extenderse a hábitats con menor disponibilidad de frutas durante el año, donde los tamarinos parecieran no llegar. También se han reportado para estas especies la formación de grupos de especies mixtas que, por ejemplo, les permite aumentar el tamaño de grupo en general sin aumentar el tamaño de grupo de cada especie en particular, y entonces obtener los beneficios que trae el aumento en número de individuos de una unidad social (Pook y Pook, 1982; ver Heymann y Buchanan-

**Box 1. ¿Qué se necesita para ser un primatólogo?** Para ser un primatólogo, lo primero es asumir que el trabajo arduo de campo, observando primates, llevará tiempo, mucho tiempo. Para ello, se requerirá paciencia y voluntad para seguir a sujetos de estudio a veces elusivos. Sin embargo, resulta apasionante pensar que luego de proponer preguntas e hipótesis de estudio, pasar largas jornadas en el campo observando, digitalizar los datos de la libreta de campo, procesar y analizar esa información y finalmente publicar los resultados; podremos entender un poco más sobre el Orden al cual, nosotros, los seres humanos pertenecemos.

Smith, 2000; Porter, 2001). Similares a los monos aulladores, los calitriquinos son hábiles para vivir en ambientes marginales y moderadamente disturbados, y en algunos casos se transformaron en especies invasoras difíciles de manejar.

#### 4. LA PRIMATOLOGÍA COMO DISCIPLINA BIOANTROPOLÓGICA

A pesar que se tiende a pensar en modelos vivientes como los simios (chimpancés, bonobos, gorilas, orangutanes y gibones) con respecto a aquellos que estudian la evolución de los homínidos, cada vez más los primates del Nuevo Mundo son sujetos de estudio para entender la evolución de los miembros del Orden Primate (ver Box 1). Los platirrininos son excelentes modelos para estudiar paralelismos que nos ayudan a comprender principios aplicables a todos los primates (Kinzey, 1986). Por ejemplo, es posible que la variación ambiental haya tenido efectos importantes en los patrones comportamentales entre los homínidos tempranos. Por esto, los primates del Nuevo Mundo pueden constituir modelos instructivos para comprender el comportamiento de estos homínidos. En general, la existencia de diversas caracteres homólogos entre primates humanos y no humanos, y las consecuencias de una historia evolutiva en común, transforma a los primates no humanos en modelos y sujetos útiles para comprender las raíces evolutivas de la morfología humana y la comprensión de los orígenes de la naturaleza humana.

**Box 2. Guía (muy) rápida para realizar un trabajo de campo primatológico.** *Acá solo pretendemos dar unos pequeños pasos a seguir basado en nuestras experiencias de campo. Sabemos que hay múltiples maneras de encarar los trabajos en primatología y que seguramente cada persona construirá su propio camino. Entonces ahí vamos:*

- 1) *Leer, leer y seguir leyendo. Esto implica recolectar bibliografía sobre diferentes temáticas y entender el contexto y estado-del-arte del tema que queremos abordar.*
- 2) *Identificar cuáles son los sitios de trabajo con primates que existen en la actualidad ya sea de largo plazo o los que se estén iniciando estudios en diferentes lugares. La mejor forma de identificar estos lugares es a través de las publicaciones que realizan los grupos de trabajo, luego sus lugares de pertenencia (universidades e institutos de investigación), páginas de internet, y redes sociales. Otra forma de acceder a esta información es a través de las páginas web de la Sociedad Latinoamericana de Primatología (SLAPrim) y de las correspondientes asociaciones nacionales tales como a la Asociación Mexicana de Primatología, la Asociación Colombiana de Primatología, la Sociedad Brasileña de Primatología y la Asociación de Primatología Argentina.*
- 3) *El siguiente paso es entrar en contacto con el grupo en cuestión y explorar si existen programas de voluntariado o proyectos donde acepten estudiantes e investigadores. En este paso no queda otra manera que la presentación y el contacto personal ya sea en una reunión científica (altamente recomendado) o a través de un sencillo correo electrónico.*
- 4) *Una vez que se accede a esta oportunidad, se podrá sentir lo que es trabajar en el campo, esta es la única manera y la más acertada antes de comenzar un proyecto propio. Participar en otros proyectos, conocer otros investigadores, discutir y explorar las problemáticas in situ, es lo mejor que se puede hacer.*
- 5) *A partir de aquí y con estudios a cuestas queda por delante generar nuevas preguntas, formular propuestas y salir a compartir nuevos hallazgos primatológicos.*

## 5. ¿QUÉ HACEMOS CUANDO ESTUDIAMOS CON PRIMATES NO HUMANOS NEOTROPICALES?

Los temas y formas de estudio en torno a los primates no humanos son múltiples, y muchas veces se entrecruzan entre sí. Para este trabajo vamos a considerar una forma simple de cubrir los diversos temas en líneas amplias de investigación: ecología alimentaria, cognición espacial, depredación, presupuestos comportamentales, vida social, genética de la conservación, dinámica de enfermedades infecciosas y etnoprimateología (ver Box 2).

### a. ECOLOGÍA ALIMENTARIA

Si bien algunos grupos de platirrininos pueden ser diferenciados por algunas preferencias alimentarias o bien por ciertas adaptaciones que les permiten obtener determinado tipo de alimento, es probable que la mayoría de las especies tengan dietas más variadas de lo que hemos supuesto por muchos años (Righini, 2014; Fernández, 2014; Garber et al., 2014).

Básicamente la dieta de un primate debe en su composición satisfacer los requerimientos energéticos, proveer tipos específicos de nutrientes y minimizar la exposición a toxinas y compuestos secundarios. En cuanto a determinadas especializaciones, están las características de los calitriquininos, que poseen garras y dentición particular para extraer gomas (las cuales son fuentes ricas de carbohidratos) e insectos de las cortezas de los árboles (los cuales proveen fundamentalmente proteínas) (Garber, 1992). Por ejemplo, se ha reportado especies que invierten un poco más del 50% del tiempo de alimentación en insectos (ver Garber, 1998, *Saguinus oedipus*). En el caso particular de la especie *Callimico goeldii*, ésta se alimenta particularmente de hongos (Garber y Porter, 2010; Porter y Garber, 2010). A diferencia de algunas especies del Viejo Mundo, no hay primates estrictamente folívoros entre los platirrininos. Sí existen géneros que invierten gran parte de su tiempo alimentándose de hojas, como los monos aulladores y muriquis (Di Fiore et al. 2011), donde las adaptaciones a la folivoría (denticiones particulares y patrones comportamentales) evolucionaron en forma independiente (Lambert, 1998; Milton, 1998; 2006; Fernández Duque et al., 2012). Esto es particularmente notorio en especies de monos aulladores que viven en extremos de su distribución o zonas altas, donde se manifiesta más fuertemente la estacionalidad de recursos y por la tanto hay meses donde las hojas cumplen un papel importante o casi exclusivo en la dieta (Zunino 1989; Bravo y Sallenave, 2003; Kowalewski, 2007; Agostini et al., 2010; Garber et al., 2014). Sin embargo, estudios más recientes han dejado cada vez más claro que la dieta de los primates son heterogéneas y se recomienda, por ejemplo, considerar a los monos aulladores como primates folívoros-frugívoros-florívoros (Righini, 2014; Fernández, 2014;

Garber et al., 2014; Fernández et al., en prensa) y a los monos arañas como frugívoros-folívoros (Felton, 2008; Felton et al., 2008; Felton et al., 2009 a,b,c) ya que no existe una coincidencia en los índices que se utilizan para evaluar la alimentación, es decir, el tiempo invertido en alimentación parecería indicar que en muchos sitios los aulladores tienden a la folivoría pero un análisis exhaustivo de la biomasa ingerida los transforma en frugívoros (ver Gaulin y Gaulin, 1982; Garber et al., 2014; Fernández; 2014).

En general, se recomienda dejar de lado la clasificación o categorización de folívoros, frugívoros, faunívoros, florívoros, porque opacan las pequeñas diferencias que hay en la dieta de cada primate y los diferentes problemas que enfrentan para conseguir los nutrientes necesarios (Fleagle, 2013). Sin embargo, todavía está en discusión cómo se presentaron adaptaciones especiales para diferentes tipos de dieta (para procesar hojas, granos, néctar o gomas) (Garber, 1986; Roosmalen et al., 1988; Overdoff, 1992; Norconk et al., 2004; 2011). Más allá de estas caracterizaciones de la dieta de los primates, los alimentos pueden ser encontrados en pequeños parches que pueden alimentar a pocos animales, o en parches más grandes que contienen comida suficiente para saciar a más de un animal e inclusive a más de un grupo; además, la comida puede estar dispersa o estar densamente agrupada y su distribución espacial puede variar en el tiempo y espacio. Estas propiedades de la alimentación fueron asociadas a los patrones de agrupamiento, organización y estructura social y uso del espacio de primates en modelo tales como el sociológico (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Sterck et al., 1997; Janson, 2001; Janson y Clutton-Brock, 2012), o como el de restricción de tiempo (*time constraint*) (Chapman et al. 1995; 1998; Chapman y Chapman 2000; Snaith y Chapman 2007). Sin embargo, la influencia de la disponibilidad espacial y temporal de alimentos sobre la organización de los primates y como factor de presión selectiva sobre la organización de los individuos en un grupo está en discusión debido a lo efímero de la variación del recursos y su alta heterogeneidad en los bosques tropicales y subtropicales (ver Sussman y Garber 2004; 2011; Cheverud 2004; Sussman et al. 2005). Para finalizar, existen variadas estrategias de forrajeo que son las formas en que los primates obtienen sus alimentos. Son estrategias porque la obtención de un tipo de alimento como, por ejemplo, frutas pequeñas en la copa de un árbol resulta en un comportamiento cuya expresión incluye una combinación de factores ecológicos, sociales y abióticos que resultan en compromisos (*trade offs*) entre varios comportamientos cada uno con sus costos y beneficios.

## b. COGNICIÓN ESPACIAL

Una definición de cognición se puede enmarcar cómo los mecanismos internos de un organismo para integrar e incorporar información recientemente aprendida con aquella ya aprendida previamente, y de esa forma confrontar y comprender los retos del ambiente, que en caso del espacio implica saber dónde, cuándo, cómo y a cuál objetivo ir (p. ej. un árbol frutal) dentro de su ámbito hogareño (Tomasello y Call, 1997; Shettleworth, 1998; Urbani, 2009). Actualmente se conoce que los primates pueden ir, por ejemplo, de forma directa de un sitio de alimentación a otro, es decir, los primates mantienen una detallada representación espacial de la distribución de los recursos dentro de su espacio de vida. En el caso de los primates neotropicales, esta capacidad está presente desde aquellos de pequeño tamaño como los tamarinos (Garber, 2000), de mediano tamaño como los capuchinos (Jason, 1990; Jason y Di Bitteti, 1997; Urbani, 2009), hasta aquellos de gran tamaño como los monos aulladores y los monos lanudos (*Alouatta palliata*: Milton, 1980; *Lagothrix lagotricha*: Di Fiore y Suárez, 2004).

En la literatura biológica, los mapas mentales implican la capacidad de formar una representación interna del ámbito hogareño incorporando información sobre elementos particulares del espacio. Para ello, dos propuestas se han dado, si se utiliza un mapa topológico el forrajeador integrará, recordará y adquirirá segmentos de rutas integradas por hitos (*landmarks*) o nodos particulares del espacio (Byrne, 1982). Por otro lado, si se utiliza un mapa euclidiano se espera que el forrajeador codifique información en la forma de distancias y ángulos exactos con el fin de computar nuevas rutas para llegar a un objetivo (Byrne, 2009). Ante estas definiciones, Poucet (1993) sugirió que a pequeña escala espacial, los forrajeadores tenderán a utilizar representaciones euclidianas del espacio, mientras que en una escala mayor utilizarían una representación topológica. Esto pudiera ser el caso de los monos capuchinos silvestres, donde una combinación de ambas formas de representar el espacio parece estar en juego (Urbani, 2009).

## c. DEPRDACIÓN

Hay diferentes especies de vertebrados que han sido reportadas como depredadores de monos neotropicales, como boas, águilas harpías, pumas y jaguares (y en las zonas de interfaz con humanos se incluye a los perros domésticos). Dependiendo de las especies de primates existen diversas estrategias para disminuir el riesgo de depredación. La vida en unidades sociales es de las más importantes ya que por un lado permite evitar los depredadores en forma más eficiente (mejor detección), rechazarlos (defensa grupal) y generar el efecto de dilución (una disminución *per capita* de la probabilidad de depredación) (Cheney y Wrangham, 1987; Miller, 2002; Miller y Treves, 2011; Fitchel, 2012). Es posible que el tamaño de los primates tenga una influencia sobre las estrategias antidepredadoras a implementar. Por ejemplo, a animales más

pequeños como tamarinos, tities o monos ardillas le sería más favorable vivir en grupos pequeños y favorecer comportamientos crípticos. Mientras que a las especies de mayor tamaño como otros cébidos y los atélidos les sería más beneficiosos vivir en grupos más grandes, o bien debido a mayores tamaños de cuerpo relajar entonces el riesgo de depredación (Di Fiore, 2002). Sin embargo, éste es un campo pobremente explorado, y en especial en platirinos, y requiere ser también evaluado desde una dimensión humana y desde el punto de vista de la ecología del depredador (Urbani, 2005; véase sección de etnoprimatología en este capítulo).

#### d. PRESUPUESTOS COMPORTAMENTALES

Los platirinos son generalmente diurnos y arborícolas. Sólo un género mantiene actividades nocturnas, los monos de noche o *Aotus* (Fernández-Duque, 2011). La especie más sureña, *Aotus azarai*, es la única del género que no necesariamente concentra sus actividades en la noche. Esta especie que vive en Paraguay y Argentina, es además activa durante el día (ver citas más arriba). Diferentes hipótesis se han propuesto para explicar este corrimiento hacia actividades durante el día que incluyen: una relajación en la intensidad de depredación, condiciones climáticas más intensas con noches más frías hacia el sur de la distribución del género y estacionalidad en la oferta de recursos (Wright, 1989; Engqvist y Richard, 1991; Ganzhorn y Wright, 1994). ¿Pero por qué este género es nocturno, y más aún por qué una de sus especies tuvo un corrimiento secundario hacia actividades durante el día? Es una pregunta que resta investigar y un desafío para los primatólogos de este continente. Si bien, las especies neotropicales son arbóreas, se han reportado especies que bajan al suelo para realizar diversas actividades como desplazarse entre fragmentos de bosque, realizar exploraciones, persecuciones a conspecíficos, participar de juegos, escapar de depredadores, alimentarse de arcillas (geofagia), suelos, troncos caídos (cortezas e insectos), plantas flotantes, y beber de cuerpos de agua variados como lagos, lagunas, ríos, arroyos y charcos (Izawa, 1993; Bravo y Sallenave, 2003; Campbell et al., 2005; Pozo-Montuy y Serio Silva, 2006; Mourthe et al., 2007; Nadjafzadeh y Heymann, 2008; Fernández-Duque, 2009, Kowalewski y Garber, 2010; Link et al., 2011).

#### e. VIDA SOCIAL

A través de los años de estudio de los platirinos, nos hemos dado cuenta que es difícil encontrar un patrón particular de organización social, y que en realidad enfrentamos una gran variabilidad al momento de clasificar una especie. Sin embargo, hay características que los separan de otros grupos tales como el cuidado parental intensivo, el cuidado cooperativo de a las crías y la defensa cooperativa de parejas (Fernández-Duque et al., 2012). La diversidad de los sistemas sociales en primates ha sido estudiada por décadas (por ej. Eisenberg et al., 1972; van Schaik y van Hooff, 1983; Wrangham, 1987; Janson, 2000; Strier,

2000a). Para entender la evolución de los sistemas sociales necesitamos un armazón teórico que relacione los comportamientos ventajosos para el éxito reproductivo individual o eficacia biológica (*fitness*) con las características del sistema social. La dificultad consiste en que las definiciones y características de los sistemas sociales estudian los rasgos de los grupos y no de los individuos, los cuales son los objetivos de la selección natural y sexual (Goss-Custard et al., 1972; Rowell, 1993). El marco teórico más aceptado actualmente lo proporciona el modelo socio-ecológico (Crook, 1970; Emlen y Oring, 1977; Terborgh y Janson, 1986) que reconoce que los sistemas sociales representan propiedades emergentes del comportamiento y las interacciones de los individuos que forman los grupos, como resultado de las adaptaciones de los individuos a las condiciones del ambiente y restricciones filogenéticas (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Di Fiore y Rendall, 1994; Sterck et al., 1997; Chapman y Chapman, 2000; Isbell y Young, 2002). De este modo, se encuentran variaciones notables entre las distintas especies de primates, e incluso dentro de una misma especie, relacionadas con diferencias ecológicas, demográficas o sociales (Crockett, 1996; Janson, 1992; Sterck, 1999; Borries et al., 2001; Clutton Brock y Janson, 2012). El modelo socio-ecológico trata a machos y hembras por separado, ya que su eficacia biológica está limitada por diferentes factores relacionados a las diferencias sexuales en lo que respecta a reproducción (Clutton-Brock y Parker, 1992; 1995). El modelo supone que la distribución de hembras está principalmente determinada por la distribución de los riesgos y los recursos en el ambiente, mientras que los machos se distribuyen principalmente en respuesta a la distribución temporal y espacial de hembras receptivas. De este modo se determinan los tipos de relaciones sociales posibles así como la proporción de sexos, la que, a su vez influye en las estrategias reproductivas y la intensidad de la competencia por los apareamientos (Emlen y Oring 1977, Kvarnemo y Ahnesjö 1996, Sterck et al. 1997). Como vimos anteriormente existen numerosas críticas al modelo socio-ecológico (ver Janson 2000, Sussman y Garber 2004, Sussman et al. 2005; Clutton Brock y Janson 2012)

Se considera “sociedad” o unidad social a un grupo de individuos de la misma especie que interactúan regularmente entre sí, más que con los miembros de otros grupos sociales (Struhsaker, 1969). En este contexto, Kappeler y van Schaik (2002) proponen que el sistema social está compuesto por tres componentes: (1) la organización social, (2) los sistemas de apareamiento y (3) la estructura social. En forma sintética mencionaremos los tres componentes que caracterizan a las sociedades. La organización social (1) se describe en función al tamaño, composición sexual y el carácter espacio-temporal de cohesión de una sociedad. Se reconocen tres tipos básicos de organización social: (a) solitarios, descritos como animales cuya actividad general y desplazamientos espaciales no se encuentran sincronizados con los de otros individuos (Charles-Dominique, 1978), en contraste con los gregarios, en los cuales dos o más individuos



sincronizan sus actividades en tiempo y espacio (Boinski y Garber 2000). Esto no implica que no mantengan relaciones sociales pero éstas características se describen en los otros elementos del sistema social; (b) las parejas que se definen como asociaciones permanentes de un macho y una hembra adultos. En este caso no sólo coinciden sus áreas de acción, sino que también se encuentran sincronizados espacio-temporalmente (Fuentes, 2000; van Schaik y Dunbar, 1990); y (c) por último, los que viven en grupos con tres o más individuos adultos. En esta categoría encajan la mayoría de los primates y el criterio tradicional distinguía entre las distintas proporciones de machos y hembras agrupándolos en poliándricos, poliginicos, multi-macho o multi-hembra (Clutton-Brock y Harvey, 1977; Crook y Gartlan, 1966; Eisenberg et al., 1972).

Los sistemas de apareamiento (2) han sido usualmente descritos mediante datos observacionales, sin embargo, las técnicas moleculares pueden revelar patrones inesperados de transmisión génica como resultado de distintas estrategias comportamentales de los individuos. Por tal motivo, pueden reconocerse dos componente del sistema de apareamiento: uno social y otro genético (Kowalewski y Garber, 2010; Oklander et al., 2014). El componente social describe los mecanismos para obtención de parejas, el número de individuos con quienes se aparea, cuánto tiempo permanecen juntas las parejas y, en algunos casos, la distribución del cuidado parental (Huges 1998). Por otra parte, el componente genético describe que individuos se reproducen y con quien lo hacen, por lo tanto analiza únicamente las consecuencias reproductivas de las interacciones sexuales, y sólo puede determinarse mediante estudios genéticos. Los sistemas de apareamiento se suelen agrupar en: (a) monogamia, en la cual machos y hembras típicamente copulan con sólo un miembro del sexo opuesto y tienen aproximadamente iguales valores en éxito reproductivo (MacKinnon y MacKinnon, 1980; Robinson et al., 1987; Rutberg, 1983; Sommer y Reichard, 2000); (b) poliandria, en la cual una hembra copula con varios machos, pero los machos sólo con ella (Garber, 1997; Goldizen, 1987; Tardif y Garber, 1994); y (c) varias formas de poliginia donde un macho copula con varias hembras. La poliginia espacial ocurre en especies solitarias en las que machos agonísticamente poderosos defienden el acceso a varias hembras (Charles-Dominique, 1977). La poliginia por competencia indirecta ocurre cuando los machos vagan ampliamente en busca de hembras receptivas que abandonan poco después de copular en búsqueda de compañeras adicionales, en este caso ambos sexos suelen copular con distintos compañeros (Kappeler, 1997). Existen además varias formas de poliginia por defensa de hembras. En algunas especies, coaliciones de machos defienden un territorio que contiene varias hembras con las que la mayoría de los machos copula (Gerloff, et al. 1999; Watts, 1998). En otras los machos defienden directamente el grupo de hembras y no el territorio. La poliginia tipo harén ocurre cuando un solo macho defiende el acceso exclusivo a un grupo de hembras (Stammach, 1987). Cuando varios machos

defienden el grupos de hembras, todos los machos copulan (Altmann, 1997; Bercovitch, 1989; Brockman y Whitten, 1996; Paul et al., 1993; Sauther, 1991), aunque a menudo tiende a existir un sesgo de apareamientos con el macho de mayor rango (Cowlshaw y Dunbar, 1991; Paul, 1997; Johnstone, et al. 1999). Así, el sistema de apareamiento parece estar mayormente determinado por la capacidad de los machos de monopolizar el acceso a las hembras (Altmann, 1990; van Hooff y van Schaik, 1992; Nunn, 1999a). Sin embargo, las hembras también pueden influenciar el número de machos mediante selección de parejas o modificaciones en su distribución espacial o sincronía de sus estros (Nunn 1999b, van Schaik et al. 1999, van Noordwijk y van Schaik 2000, Zinner y Deschner 2000). Muchas estrategias reproductivas de las hembras parecen estar dirigidas hacia la confusión de la paternidad, disminuyendo así, el riesgo de infanticidio (van Noordwijk y van Schaik 2000). La estructura social (3) se refiere al modelo de interacciones sociales y el resultado las relaciones entre los miembros de una sociedad. Los patrones de interacción entre pares de individuos (interacciones diádicas) se pueden utilizar para la caracterización de la estructura social (Hinde, 1976). En este sentido, se estudian las variaciones en la frecuencia e intensidad de interacciones afiliativas o agonistas (de Waal, 1986, 1989), agrupándolas usualmente por sexos en relaciones entre hembras, relaciones entre hembras y relaciones intersexuales (Wrangham, 1987; Dunbar, 1988; van Schaik, 1996; Sterck et al., 1997). Las relaciones entre hembras han sido estudiadas en profundidad en el contexto del modelo socio-ecológico, categorizándolas mediante el análisis de 4 variables interrelacionadas: filopatría, nepotismo, tolerancia o despotismo (para revisión, ver Sterck et al., 1997). Las relaciones entre machos resultan de la selección intrasexual para obtener fertilizaciones. Por lo tanto, dichas relaciones están muchas veces caracterizadas por competencia y el establecimiento de relaciones de dominancia (Bercovitch, 1991; Cowlshaw y Dunbar, 1991; van Hooff y van Schaik, 1994; van Hooff, 2000). Sin embargo, en algunas especies donde los machos son filopátricos se observan relaciones afiliativas entre los mismos (Strier, 1994; van Hooff y van Schaik, 1992, 1994; van Hooff, 2000; Kowalewski y Garber, 2014). Las relaciones entre sexos se basan en la selección sexual y el conflicto sexual (Smuts, 1987; Smuts y Smuts, 1993; van Schaik, 1996). Además, están influenciadas por la duración de los machos en el grupo, el rango de dominancia en cada sexo, la certeza de paternidad, el riesgo de infanticidio y el grado de dimorfismo sexual (Takahata, 1982; van Noordwijk y van Schaik, 1988; Hamilton y Bulger, 1992; Watts, 1992; Manson, 1994; Sicotte, 1994; Perry 1997; Kappeler, 1999b; Paul et al., 2000; Weingrill, 2000).

Los tres elementos mencionados del sistema social son entidades discretas, pero interrelacionadas. Está claro, que al comprender la diversidad de estrategias reproductivas de los primates no humanos nos ayudan a comprender como fue la de nuestros ancestros ya que compartimos muchos componentes de la

fisiología reproductiva con otras especies de primates. Para comprender los sistemas de apareamiento de nuestros ancestros, debemos comprender las estrategias reproductivas de los primates vivos. En general, en los primates podemos reconocer diferentes estrategias en las hembras por un lado y en los machos por el otro, quienes en muchos casos tienen estrategias que compiten entre sí, al poseer diferentes intereses reproductivos. Entonces en las hembras se reconoce una importante inversión en las crías, comportamientos que aseguran la obtención de recursos suficientes para ellas y sus crías, y comportamientos que aseguran ser fertilizadas y obtener variabilidad entre sus crías. En el caso de los machos, en general compiten por el acceso a hembras, resultando en casos extremos en dimorfismos sexuales o bien, por ejemplo, en altos niveles de competencia espermática cuando las hembras copulan con múltiples machos en momentos en que a los machos les resulta difícil monopolizarlas (p. ej. períodos estrales sincronizadas). Entonces, ¿cuáles son tácticas que pueden implementar los machos? Invertir en cuidado parental por ejemplo, lo cual se asocia a parejas monógamas. Si se forman estructuras diferentes como unimacho o multimacho no siempre resulta el macho central o alfa en el progenitor de todos los casos. El éxito reproductivo de los machos varía a lo largo de su vida. Otra estrategia reproductiva presente en primates es el infanticidio (ver van Schaik y Crockett, 2000). En general, se asocia a una estrategia reproductiva en la cual el macho infanticida incrementa su probabilidad de éxito reproductivo al tener acceso a varias hembras reproductivas. Por lo tanto se asocia a cambios en el estado y membresía de los machos dentro de un grupo, acortamiento e intervalos entre nacimientos en las hembras, los infanticidas no matan sus crías, y matan crías lactantes. A su vez, las hembras desarrollan estrategias anti-infanticidio, que incluyen, por ejemplo, agruparse en un número mínimo de hembras en un grupo que no atraiga machos infanticidas; alejarse de potenciales infanticidas cuando se está con cría lactante o permanecer más tiempo junto al macho alfa o central. Si bien el infanticidio existe en varias especies de primates neotropicales (p. ej. *Alouatta caraya* [Zunino et al., 1985; Pave et al., 2012]; *Sapajus nigritus* [Izar et al., 2007; Ramirez-Llorens et al., 2008], *Ateles geoffroyi* [Campbell, 2000]; ver revisión en van Schaik 2000), se discute todavía si el mismo actúa como una fuerza modeladora de la organización social de los primates.

#### f. ¿POR QUÉ LOS PRIMATES VIVEN EN GRUPOS?

No cabe duda que, comparados con muchos otros mamíferos, los primates son animales particularmente sociales. El comportamiento social de los primates evolucionó por selección natural. Como otras adaptaciones, el comportamiento social es entendido como el resultado de una dinámica compleja que resulta del balance entre ventajas y desventajas adaptativas. Desde una perspectiva evolutiva, la eficacia biológica de un individuo es equivalente a su éxito reproductivo, o en palabras más simples, el número de

individuos que se reproducen exitosamente o que contribuye a la generación siguiente. Desde el punto de vista individual hay 5 ventajas posibles de la vida en grupo: (1) disminución *per capita* del riesgo de depredación; (2) mejora en el acceso a comida, (3) mejor acceso a parejas de apareamiento, (4) asistencia en el cuidado de crías, y (5) beneficios fisiológicos de las relaciones afiliativas. Todas estas ventajas deben compensar con algunas desventajas y en algún punto este equilibrio es seleccionado. Por ejemplo, a mayor tamaño de grupo se pueden atraer depredadores, se incrementa la competencia por alimento, parejas y asistencia en cuidado de las crías. Las adaptaciones comportamentales y fisiológicas presentes en los primates deberían maximizar su supervivencia y la de sus crías, y son conocidas como estrategias reproductivas. Los grupos de animales deberían poseer un rango de tamaños de grupo en los cuales se maximiza la eficacia biológica, y este rango no ser discreto.

#### g. GENÉTICA DE LA CONSERVACIÓN

La degradación y fragmentación de hábitats naturales como consecuencia de la creciente urbanización, industrialización y desmonte a gran escala para fines agropecuarios ha colocado en situación de riesgo a la diversidad biológica y el equilibrio de los ecosistemas a nivel mundial (Primack y Rodrigues, 2001). Dentro del marco de la Biología de la Conservación, la “Genética de la Conservación” es la aplicación de la genética para preservar las especies como entidades dinámicas capaces de enfrentar cambios ambientales. Esta disciplina abarca el estudio de las consecuencias genéticas de poblaciones pequeñas, la resolución de incertidumbres taxonómicas y la definición de unidades de manejo y conservación dentro de las especies (Frankel y Soulé 1981, Frankham et al., 2002; Mudry y Nieves, 2010; Mudry et al., 2014). Los primates son altamente vulnerables a la fragmentación de los bosques y a los efectos de las alteraciones antropogénicas de sus hábitats (Cowlishaw y Dunbar, 2000; Chapman y Peres, 2001, Oklander et al., 2011). Estos hechos provocan cambios en la demografía, organización social, flujo génico y estado sanitario de los individuos (Janson, 2000; Clarke et al., 2002; Marsh, 2003; Gómez-Marin et al., 2001, Amaral et al., 2005; Nunn y Altizer, 2006, Oklander et al., 2010). La extinción local de poblaciones está relacionada, principalmente, con la destrucción de sus hábitats naturales exponiendo a los individuos a la falta de recursos, enfermedades y depredación, entre otros (Crockett 1998, Gillespie y Chapman 2004, Stokstad 2004, Chapman et al. 2005). De este modo, la supervivencia y persistencia de primates depende en gran medida de su variabilidad en la dieta, su habilidad en utilizar la matriz de vegetación, así como de su variabilidad genética (Marsh 2003). La variabilidad genética de los individuos de una especie es esencial para su supervivencia a largo plazo. Cuando se reduce la diversidad genética de una población, su potencial adaptativo disminuye, es decir, se reduce su capacidad de responder ante futuros cambios ambientales

(Loeschcke et al. 1994). La dispersión es un carácter de historia de vida que tiene importantes efectos tanto en la dinámica como en la genética de las especies (Clobert et al. 2001). Existen evidencias que proponen que el patrón general de dispersión en primates es principalmente resultado de evitar la endogamia, es decir la reproducción entre individuos relacionados, y la competencia intrasexual (Pusey y Packer 1987, Field y Guatelli-Steinberg 2003). La mayoría de las especies del género *Alouatta* se caracterizan por la dispersión de ambos sexos desde sus grupos natales (Rumiz 1990, Pope 1992, Di Fiore y Campbell 2007).

El aislamiento y la fragmentación del hábitat pueden favorecer la permanencia de los individuos en su grupo natal al impedir su dispersión (Sterck, 1998), aumentando la probabilidad de endogamia (Heshel y Paige, 1995; Tomiuk et al., 1998; Oklander et al., 2010). La endogamia, a su vez, puede provocar la depresión de una serie de características relacionadas con la eficacia biológica (aumento de tasas de mortalidad, crecimiento lento, defectos congénitos y reducción de la fecundidad) como resultado de la expresión de alelos recesivos deletéreos (Wright, 1977; Keller et al. 1994, Heschel y Paige 1995, Hansson y Westerberg 2002, Keller y Waller 2002). Esto resalta la importancia de estudiar los niveles de variabilidad genética, tanto de especies en peligro, como de especies que enfrentan una intensa disminución del hábitat y/o cuellos de botella poblacionales. Los monos aulladores están expuestos tanto a disminución del hábitat como a cuellos de botellas provocados por los eventos recurrentes de fiebre amarilla. Las técnicas moleculares posibilitan obtener información sobre la variabilidad genética, el flujo génico, los sistemas de apareamiento y el éxito reproductivo de diversas especies a través de muestreos no invasivos (Altmann et al. 1996, Gagneux et al. 1999, Gerloff et al. 1999, Nievergelt et al. 2000, Constable et al. 2001, Vigilant et al., 2001, Goossens et al. 2005, Bergl y Vigilant 2007, Oklander et al., 2010, Oklander et al., 2014). En resumen, la relevancia de los datos genéticos consiste en su capacidad de permitir inferir patrones filogeográficos y establecer unidades subespecíficas de gran importancia para el manejo y la conservación de las especies, así como también estimar una aproximación al vórtice de extinción (O'Brien et al. 1985).

## h. DINÁMICA DE ENFERMEDADES INFECCIOSAS

Las enfermedades parasitarias tienen efectos importantes en la salud humana y las comunidades de animales y producen importantes costos sociales y económicos en comunidades locales, especialmente en países en vía de desarrollo. La exposición a, y la ingestión de parásitos (a través de la comida y/o agua) son importantes rutas de infección humana, especialmente en áreas rurales donde el incremento de la degradación y la fragmentación del hábitat y los cambios antropogénicos, sanidad limitada, falta de conocimiento público de la transmisión de muchas enfermedades infecciosas, y la presencia de zoonosis actúan en forma sinérgica para incrementar los riesgos de transmisión de enfermedades entre especies. La mayoría de las enfermedades infecciosas emergentes pueden cruzar los límites entre humanos, animales domésticos y animales salvajes (Chapman et al., 2005; Nunn y Altizer, 2006). Por ejemplo, Taylor et al. (2001) encontraron que el 61% de los patógenos humanos son compartidos con hospedadores animales. Sin embargo, es poco comprendido si la presencia de estos parásitos está relacionada a un incremento en el contacto con poblaciones humanas y/o animales domésticos y la dinámica de transmisión entre hospedadores. En varios taxones de primates que viven en áreas bajo intensa deforestación existe un incremento en infecciones parasitarias y un decrecimiento en la supervivencia de primates salvajes. No existe una relación estricta entre la densidad y la prevalencia de primates, pero la deforestación tiene entre otras la consecuencia de reducir cada vez más los fragmentos de bosque donde habitan los primates, produciendo un incremento en el contacto entre individuos y en el uso y re-uso del mismo hábitat (Freeland 1976; Kowalewski y Zunino, 2005; Vitazkova y Wade, 2006; 2007, Kowalewski et al., 2011). En este marco, es importante comprender estos procesos para delinear estrategias de conservación y prevenir la transmisión de enfermedades infecciosas de primates salvajes a humanos y viceversa. Existen revisiones sobre parasitosis en primate neotropicales que demuestran la potencial posibilidad de transmisión cruzada de parásitos entre primate salvajes, animales domésticos y humanos (ver Kowalewski y Gillespie, 2009; Martinez-Mota et. al 2015). En resumen, el aumento continuo de la alteración y modificación del hábitat no afecta solo potencialmente a la conservación de primates, también aumenta la probabilidad de la transmisión de enfermedades infecciosas entre primates humanos y no humanos (Brack 1987; Lilly et al., 2003; Wolfe et al. 1998) y es un área que esta escasamente estudiada.

## i. ETNOPRIMATOLOGÍA

El término “etnoprimatología” fue acuñado hace relativamente pocos años por L. Sponsel (1997). La etnoprimatología es el estudio de las relaciones entre los humanos y los primates no-humanos, no sólo desde un punto de vista biológico sino también desde una perspectiva social y cultural. Esta novedosa subdisciplina

primatológica es de particular relevancia ya que permite entender la interrelación entre nosotros y los aspectos humanos que inciden en los primates silvestres, desde su depredación hasta su utilización como mascotas, desde el conocimiento etnoecológico a la cosmología entorno a ellos. Por ejemplo, en este sentido, Cormier (2003) realizó un estudio etnoprimatológico donde entre otros hallazgos, sugiere un estrecho conocimiento de los Guajá del Pará brasileño de su etnobotánica y su vinculación con la ecología alimentaria de los primates de la región. Igualmente, Lizarralde (2002) nos indica que entre los Barí de Venezuela existe un tabú en el consumo de monos aulladores, ya que se consideran transmisores de una condición de letargo. Estos ejemplos nos indican que la comprensión social de los primates neotropicales es fundamental para entenderlos cabalmente y, ultimadamente, poder conservarlos.

## 6. ¿POR QUÉ SON IMPORTANTES LOS ESTUDIOS A LARGO PLAZO?

La idea de presentar sitios de estudio a largo plazo en América Latina y de promoverlos se debe a múltiples razones. Si bien los estudios puntuales y cortos sobre la ecología y el comportamiento de primates en varios lugares de Latinoamérica son claramente importantes ya que permiten conocer aspectos de biología básica de algunas especies generalmente poco conocidas, los estudios a largo plazo también ofrecen una cantidad de información inigualable para comprender patrones de comportamiento e historia de vida de los primates (Kappeler y Watts, 2012). Más aun, debido a que los primates viven más tiempo que otros mamíferos del mismo tamaño (Allman et al., 1993), los datos obtenidos en estudios a largo plazo y durante periodos prolongados, permiten detectar variaciones en caracteres de historia de vida dentro y entre especies fundamentales para comprender hacia dónde dirigir nuestros esfuerzos de conservación de especies en forma eficiente. Entre otras razones, comprender las historias de vida de diferentes especies es importante porque nos permite explorar como se han integrado diversas adaptaciones que resultan de la resolución de compromisos (*trade-offs*) de combinaciones determinadas de variables ecológicas, sociales y demográficas (Stearns, 2000). En resumen, la historia de vida provee información particular para comprender los procesos evolutivos y mecanismos determinantes de los comportamientos que observamos, entre otras cosas (Clutton-Brock y Sheldon, 2010). Si bien existen trabajos en cautiverio en Latinoamérica provenientes de zoológicos o santuarios donde los animales muchas veces son aprovisionados, nuestra revisión se concentrará en estudios de animales en vida silvestre. Fundamentalmente, basamos nuestra decisión en que la función adaptativa de los comportamientos sociales e historia de vida no puede ser determinada en condiciones de cautividad. Además de permitir comprender cuales son los agentes de selección en su hábitat natural, la cautividad puede inducir cambios comportamentales diferentes y variar aspectos de la historia de



vida. En resumen, los estudios en vida silvestre son necesarios para obtener medidas realísticas de tácticas comportamentales y temporalidad (*timing*) de los eventos de historia de vida, mientras estos ocurren en sus contextos ecológicos naturales donde evolucionaron (Clutton-Brock y Sheldon, 2010; Kappeler y Watts, 2012). Otra ventaja acerca del estudio de primates en sitios establecidos a largo plazo, es que muchas veces la formación de coaliciones o cambios de rango así como otros patrones comportamentales y tácticas individuales, y su posible relación con eficacia biológica pueden ser sólo interpretadas en el contexto de la historia social de los grupos en el tiempo (Suomi 1997). Hay además otras varias ventajas que justifican establecer y fortalecer sitios a largo plazo, como lo son captar la gran variabilidad comportamental tanto a nivel de grupos como entre grupos (Whiten et al., 1999; Whiten y van Schaik, 2007; Nakamura y Nishida 2012), comprender las interacciones dinámicas entre grupos de primates y cambios en el hábitat (Chapman et al., 2010a); explorar las asociaciones entre parientes, entre machos y hembras, estrategias reproductivas (Kowalewski y Garber, 2010, Oklander et al., 2014) y todo lo que lleva a generar redes sociales complejas (Silk et al., 2010; Sueur et al., 2011); comprender la influencia de factores raros que afectan la supervivencia de los primates como la depredación, infanticidio, inundaciones y otras catástrofes naturales (Pave et al., 2012; Behie y Pavelka, 2014); y finalmente poder analizar en forma detallada y sistemática las relaciones entre la composición del hábitat y variables abióticas con la variación comportamental y demográfica (Chapman et al., 2010b; Wright et al., 2012) (Tabla 1).

## 7. ALGUNAS PREGUNTAS QUE FALTAN POR RESPONDER

Hemos mencionado las características generales más sobresalientes sobre los géneros de primates no humanos de América Latina, y presentado algunos de los sitios a largo plazo existentes en la actualidad. Nuestra revisión no pretende ser exhaustiva, ya que como hemos mencionado existe a disposición libros que cubren la información sobre la mayor parte de los primates neotropicales. Sin embargo, podemos identificar algunos vacíos de investigación. Por ejemplo, todavía es necesario obtener datos de historia de vida en primates neotropicales; en los primeros intentos que se hicieron en Crockett y Eisenberg (1987), y en los últimos de Di Fiore et al. (2011), los datos se han incrementado pero pocos vienen de sitios a largo plazo donde efectivamente se siguieron poblaciones en el tiempo. La evolución de la sociabilidad y el comportamiento social sigue siendo descriptivo y hace poco se empezaron a publicar consistentemente trabajos donde se estudian mecanismos hormonales (Digby et al., 2011; ver revisión en van Belle 2015). Sin embargo, estamos en el comienzo de estas investigaciones, y la investigación futura debería concentrarse, por ejemplo, en evaluar cambios en las hormonas esteroideas y cambios comportamentales en sistemas de

apareamiento y los costos y beneficios de las relaciones entre y dentro de los grupos sociales de los primates. Datos provenientes de nuevos estudios sobre la ecología alimentaria de aulladores y monos araña donde se aplica el marco teórico de la ecología nutricional (Felton et al., 2008; Fernández, 2014; Righini, 2014) desafían las interpretaciones clásicas sobre las dietas de los primates y por lo tanto el rol del alimento como modelador de la organización social de los primates (Sussman y Garber, 2011). Igualmente, un aumento del corpus de información entorno a la cognición espacial de primates neotropicales es indispensable. También es un desafío comprender las variaciones comportamentales y sociales frente al aumento de la interfaz primates no humano-humano. Esto nos lleva a la falta de estudios para comprender la dinámica de enfermedades infecciosas y el rol de los primates no humanos (Kowalewski y Gillespie, 2009; Kowalewski et al., 2011; Martínez-Mota et al., 2014). Sólo comprendiendo éstas y otras preguntas sobre la evolución, ecología y comportamientos de los primates neotropicales, podremos plantear estrategias para conservarlos (Box 1, Box 2).

## AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer la invitación a participar a este volumen de los editores Víctor Acuña-Alonzo, Rolando González-José, y Lorena Madrigal Díaz. Además agradecemos a los revisores que aportaron ideas y mejoras al capítulo. También estamos agradecidos con los colegas que nos enviaron información acerca de los sitios de estudio a largo plazo en primate no humanos en Latinoamérica: Julio Cesar Bicca-Marques, Pedro Días y Gabriel Ramos-Fernández. MK agradece la paciencia de Mariana y Bruno durante la escritura del presente capítulo.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS. 2010. Are howler monkey species ecologically equivalent? Trophic niche overlap in syntopic *Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*. *Am J Primatol* 72:173-186.
- Alberico M, Hernández-Camacho J, Cadena A, Muñoz-Saba Y. 2000. Mamíferos (Sinapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1(1):43-75.
- Alfaro JW, Matthews L, Boyette AH, Macfarlan SJ, Phillips KA, Falotico T, Ottoni E, Verderane M, Izar P, Schulte M, Melin A, Fedigan L, Janson C, Alfaro ME. 2011. Anointing variation across wild capuchin populations: a review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in *Cebus* and *Sapajus*. *Am J Primatol* 73:1-16.
- Allman JM, McLaughlin T, Hakeem A. 1993 Brain structures and life span in primate species. *Proc Natl Acad Sci USA* 90:3559–3563.
- Altmann J. 1990. Primate males go where the females are. *Anim Behav* 39:193-195
- Altmann J. 1997. Mate choice and intrasexual reproductive competition: Contributions to reproduction that go beyond acquiring more mates. En: Gowaty PA, editor. *Feminism and Evolutionary Biology: Boundaries, Intersections, and Frontiers*. New York: Chapman & Hall. p 320-333.
- Altmann J, Alberts SC, Haines SA, Dubach J, Muruthi P, Coote T, Geffen E, Cheesman DJ, Mututua RS, Saiyalel SN, Wayne RK, Lacy RC, Bruford MW. 1996. Behavior predicts genetic structure in a wild primate group. *Proc Natl Acad Sci USA* 93:5797-5801.
- Amaral JMJ, Simoes AL, De Jong D. 2005. Allele frequencies and genetic diversity in two groups of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*) living in an urban forest fragment. *Genet Mol Res* 4:832-838.
- Arditi SI. 1992. Variaciones estacionales en la actividad y dieta de *Aotus azarae* y *Alouatta caraya* en Formosa, Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano* 3:11-30.
- Arditi SI, Placci GL. 1990. Hábitat y densidad de *Aotus azarae* y *Alouatta caraya* en Riacho Pilagá, Formosa. *Boletín Primatológico Latinoamericano* 2:29-47.
- Asensio N, Korstjens AH, Schaffner CM, Aureli F. 2008. Intragroup aggression, fission-fusion dynamics and feeding competition in spider monkeys. *Behaviour* 145:983-1001.
- Asensio N, Korstjens AH, Aureli F. 2009. Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys: a multi-level approach. *Behav Ecol Sociobiol* 63:649-659.
- Aureli F, Di Fiore A, Murillo-Chacon E, Kawamura S, Schaffner CM. 2013. Male philopatry in spider monkeys revisited. *Am J Phys Anthropol* 152:86-95.
- Avise JC. 2000. *Phylogeography. The history and formation of species*. Harvard University Press.

- Awise JC, Hamrick JL. 1996. Conservation genetics: Case histories from nature. New York: Chapman and Hall.
- Baer JF, Weller RE, Kakoma I. 1994. *Aotus: the Owl Monkey*. Elsevier Inc
- Barnett AA, Boyle SA, Norconk MM, Bowler M, Chism J, Di Fiore A, Fernandez-Duque E, Guimarães ACP, Harrison-Levine A, Haugaasen T, Lehman S, Palminteri S, Pinto L, Port-Carvalho M, Santos RR, Setz EZF, Rodrigues da Silva L, Silva S, Veiga LM, Vieira TM, Walker-Pacheco SE, Spironello WR, MacLarnon A, Ferrari SF. 2012. Terrestrial Activity in Pitheciines (*Cacajao*, *Chiropotes* and *Pithecia*). *Am J Primatol* 75:1-22.
- Behie A, Pavelka M. 2014. Fruit as a Key Factor in Howler Monkey Population Density: Conservation Implications. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology*. New York: Springer Press.
- Bercovitch FB. 1989. Body size, sperm competition, and determinants of reproductive success in male savanna baboons. *Evolution* 43:1507-1521.
- Bercovitch FB. 1991. Social stratification, social strategies, and reproductive success in primates. *Ethol Sociobiol* 12:315-333.
- Bergl RA, Vigilant L. 2007 Genetic analysis reveals population structure and recent migration within the highly fragmented range of the Cross River gorilla (*Gorilla gorilla diehli*). *Mol Ecol* 16:501-516.
- Bezanson M, Garber PA, Murphy JT, Premo LS. 2008. Patterns of subgrouping and spatial affiliation in a community of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Am J Primatol* 70: 282-293.
- Boinski S. 1992. Monkeys with inflated sex appeal. *Nat His* 101:42-49.
- Boinski S, Garber PA. 2000. *On The Move: How And Why Animals Travel in Groups*. Chicago: Univ Chicago Press.
- Boinski S, Kauffman L, Ehmke E, Schet S, Vreedzaam A. 2005. Dispersal patterns among three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis*, and *S. sciureus*): I. Divergent costs and benefits. *Behaviour* 142(5):525-632
- Boinski S, Sughrui K, Selvaggi L, Quatrone R, Henry M, Cropp S. 2002. An expanded test of the ecological model of primate social evolution: competitive regimes and female bonding in three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis*, and *S. sciureus*). *Behaviour* 139: 227-61.
- Borries C, Koenig A, Winkler P. 2001. Variation of life history traits and mating patterns in female langur monkeys (*Semnopithecus entellus*). *Behav Ecol Sociobiol* 50:391-402.
- Bowler M, Bodmer RE. 2009. Social behaviour in fission-fusion groups of Red Uakari Monkeys (*Cacajao calvus ucayalii*). *Am J Primatol* 71:976-987.
- Bowler M, Bodmer RE. 2011. Diet and food choice in Peruvian Red Uakaris (*Cacajao calvus ucayalii*): Selective or opportunistic seed predation? *Int J Primatol* 32:1109-1120.
- Brack M. 1987. *Agents Transmissible From Simians to Man*. New York: Springer-Verlag.

- Bravo SP, Sallenave A. 2003. Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern Argentinean flooded forest. *Int J Primatol* 24(4):825-846.
- Brockman DK, Whitten PL. 1996. Reproduction in free-ranging *Propithecus verreauxi*: Estrus and the relationship between multiple partner matings and fertilization. *Am J Phys Anthropol* 100(1):57-69.
- Brockman DK, van Schaik CP. 2005. Seasonality in Primates: Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates. New York: Cambridge University Press.
- Byrne RW. 1982. Geographical knowledge and orientation. En: Ellis A, editor. Normality and pathology of cognitive function. London: Academic Press. p 239-264.
- Byrne RW. 2009. How monkeys find their way: Leadership, coordination, and cognitive maps of African baboons. En: Garber PA, Boinski S, editors. On the move: How and why animals travel in groups. Chicago: University Chicago Press. p 491-518.
- Campbell CJ. 2008. Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus *Ateles*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Campbell CJ, Aureli F, Chapman CA, Ramos-Fernandez G, Matthews K, Russo SE, Suarez S, Vick L. 2005. Terrestrial behavior of *Ateles* sp. *Int J Primatol* 26:1039–1051.
- Campbell CJ, Fuentes AF, MacKinnon KC, Stumpf R, Bearder S. 2011. Primates in Perspective Second Edition. Oxford University Press.
- Carpenter CR. 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. *Comp Psychol Monogr* 10(2):1-168.
- Carpenter CR. 1935. Behavior of red spider monkeys in Panama. *J Mammal* 16:171-80.
- Carpenter CR. 1965. The howlers of Barro Colorado Island. En: DeVore I, editor. Primate Behavior. New York: Holt. p 250-91.
- Chapman CA, Wrangham R, Chapman LJ. 1995. Ecological constraints on group size: An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behav Ecol Sociobiol* 36(1):59-70.
- Chapman CA, Balcomb SR. 1998. Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *Int J Primatol* 19(3):385-403.
- Chapman CA, Chapman LJ. 2000. Determinants of group size in primates: The importance of travel costs. En: Boinski S, Garber PA, editores. How And Why Animals Travel In Groups. Chicago: University Chicago Press. p 24-42.
- Chapman CA, Peres CA. 2001. Primate conservation in the new millennium: the role of scientists. *Evol Anthropol* 10:16–33.
- Chapman CA, Gillespie TR, Goldberg TL. 2005. Primates and the ecology of their infectious diseases: how will anthropogenic change affect host-parasite interactions? *Evol Anthropol* 14(4):134- 144.
- Chapman CA, Chapman LJ, Ghai RR, Harter J, Jacob AL, Lwanga JS, Omeja PA, Rothman JM, Twinomugisha D. 2010a. Complex responses to climate and anthropogenic changes: An evaluation

- based on long-term data from Kibale National Park, Uganda. En: Plumptre AJ, editor. New York: Nova Science Publishers. p 70-87.
- Chapman CA, Struhsaker TT, Skorupa JP, Snaith TV, Rothman JM. 2010b. Understanding long-term primate community dynamics: implications of forest change. *Ecol Appl* 20(1):179-191.
- Charles-Dominique P. 1977. *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates: Prosimians of Equatorial West Africa*. New York: Columbia University Press.
- Charles-Dominique P. 1978. Solitary and gregarious prosimians: Evolution of social structures in primates. En: Chivers DJ, Joysey KA, editores. *Recent Advances in Primatology*. New York: Academic Press. p 139-149.
- Charlesworth D, Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 18:237-268.
- Cheney DL, Wrangham RW. 1987. Predation. En: Smuts B, Cheney D, Seyfarth R, Wrangham RW, Struhsaker T, editores. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 227-239.
- Cheverud J. 2004. 'Darwinian evolution by the natural selection of heritable variation: Definition of parameters and application to social behaviors', En: Sussman R, Chapman A, editores. *The origins and nature of sociality*. New York: Aldine Publishing. p 140-157.
- Clarke MR, Collins DA, Zucker EL. 2002. Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *Int J Primatol* 23(2):365-381.
- Clobert J, Nichols JD, Danchin E, Dhondt A. 2001. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press.
- Clutton-Brock TH, Harvey PH. 1977. Primate ecology and social organization. *J Zool* 183: 1-39.
- Clutton-Brock TH, Parker GA. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Q Rev Biol* 67: 437-455.
- Clutton-Brock TH, Parker GA. 1995. Punishment in animal societies. *Nature* 373:209- 216.
- Clutton-Brock TH, Sheldon BC. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol Evol* 25:562–573
- Clutton-Brock T, Janson C. 2012. Primate socioecology at the crossroads: past, present, and future. *Evol Anthropol* 21(4):136-50.
- Coltman DW, Pilkington JG, Smith JA, Pemberton JM. 1999. Parasite-mediated selection against inbred Soay sheep in a free-living, island population. *Evolution* 53(4):1259-1267.
- Constable JL, Ashley MV, Goodall J, Pusey AE. 2001. Noninvasive paternity assignment in Gombe chimpanzees. *Mol Ecol* 10(5):1279-1300.
- Cormier LA. 2003. *Kinship with monkeys. The Guajá foragers of Eastern Amazonia*. New York: Columbia University Press.

- Corrêa HKM, Coutinho PEG, Ferrari SF. 2000. Between-year differences in the feeding ecology of highland marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*) in south-eastern Brazil. *J Zool* 252:421-427.
- Cowlshaw G, Dunbar RIM. 1991. Dominance rank and mating success in male primates. *Animal Behav* 41:1045-1056.
- Cowlshaw G, Dunbar R. 2000. *Primate conservation biology*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Crnokrak P, Roff DA. 1999. Inbreeding depression in the wild. *Heredity* 83:260-270.
- Crockett CM. 1996. The relation between red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop size and population growth in two habitats. En: Norconk MA, Rosenberg AL, Garber PA, editores. *Adaptative radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press. p 489-510.
- Crockett CM. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *Int J Primatol* 19(3):549-578.
- Crockett CM, Eisenberg JF. 1987. Howlers: Variations in group size and demography. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT editors. *Primate Societies*. Chicago, University of Chicago Press. p 54-68.
- Crockett CM, Pope TR. 1993. Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys. In: Pereira ME, Fairbanks LA, editores. *Juvenile Primates: Life History, Development, and Behavior*. New York: Oxford University Press. p 104-118.
- Crook JH, Gartlan JS. 1966. Evolution of primate societies. *Nature* 210:1200-1203.
- Crook JH. 1970. The socio-ecology of primates. En: Crook JH, editor. *Social Behaviour in Birds and Mammals*. London: Academic Press Inc. p 103-166.
- Crow JF, Kimura MA. 1970. *An introduction to population genetics theory*. London: Harper y Row.
- Dawson KJ, Belkhir K. 2001. A bayesian approach to the identification of panmictic populations and the assignment of individuals. *Genet Res* 78:59-73.
- de Waal FBM. 1986. The integration of dominance and social bonding in primates. *Q Rev Biol* 61(4):459-479.
- de Waal FBM. 1989. Dominance style and primate social organization. En : Standen V, Foley RA, editores. *Comparative Socioecology: the Behavioural Ecology of Humans and other Mammals*. Oxford, Blackwell Scientific Publications. p 243-263.
- Defler TR. 2003. *Primates de Colombia*. Bogotá: Conservation International de Colombia.
- Defler T, Stevenson P. 2014 .*The Woolly Monkey: Behavior, Ecology, Systematics, and Captive Research*. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. New York: Springer Press.
- Di Fiore A. 2002. Predator sensitive foraging in ateline primates. En: Miller LE, editor. *Eat or Be Eaten: Predator Sensitive Foraging among Primates*. Cambridge: Cambridge University Press. p 242-267.



- Di Fiore A, Rendall D. 1994. Evolution of social organization: A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proc Natl Acad Sci USA* 91:9941- 9945.
- Di Fiore A, Suárez S. 2004. Route-based travel and shared routes in sympatric spider and woolly monkeys. *Folia Primatol* 75(suppl. 1):97-98.
- Di Fiore A, Link A, Campbell CJ. 2011. The atelines: Behavioral and socioecological diversity in a New World radiation. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. *Primates in Perspective*, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 155-188.
- Digby LJ, Ferrari SF, Saltzman W. 2011. Callitrichines: The Role of Competition in Cooperatively Breeding Species. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. *Primates in Perspective*, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 85-106.
- Dixson AF. 1998. *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes and Human Beings*. Oxford University Press.
- Dobzhansky T, Ayala FJ, Stebbins GL, Valentine JW. 1977. *Evolution*. San Francisco: Freeman y Co.
- Dumond FV, Hutchinson TC. 1967. Squirrel monkey reproduction: The "fatted" male phenomenon and seasonal spermatogenesis. *Science* 158: 1067-1070.
- Dunbar RIM. 1988. *Primate social systems*. New York: Cornell University Press.
- Ehrenfeld DW. 1970. *Biological Conservation*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Eisenberg JF, Muckenhirn NA, Rudran R. 1972. The relation between ecology and social structure in primates. *Science* 176:863-874.
- Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Engqvist A, Richard A. 1991. Diet as a possible determinant of cathemeral activity patterns in primates. *Folia Primatol* 57:169-172.
- Falconer DS, Mackay TFC. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman, London. 4ta edición.
- Felton AM. 2008. The nutritional ecology of spider monkeys (*Ateles chamek*) in the context of reduced-impact logging. Australian National University. Ph.D. dissertation.
- Felton AM, Felton A, Wood JT, Lindenmayer DB. 2008. Diet and feeding ecology of *Ateles chamek* in a bolivian semihumid forest: the importance of *Ficus* as a staple food resource. *Int J Primatol* 29:379-403.
- Felton AM, Felton A, Lindenmayer DB, Foley WJ. 2009a. Nutritional goals of wild primates. *Funct Ecol* 23:70-78.
- Felton AM, Felton A, Raubenheimer D, Simpsons SS, Foley WJ, Wooda JT, Wallisf IR, Lindenmayer DB. 2009b. Protein content of diets dictates the daily energy intake of a free-ranging primate. *Behav Ecol* 20:685-690.

- Felton AM, Felton A, Wood JT, Foley WJ, Raubenheimer D, Wallis IR, Lindenmayer D. 2009c. Nutritional Ecology of *Ateles chamek* in lowland Bolivia: How Macronutrient Balancing Influences Food Choices. *Int J Primatol* 30:675-696.
- Fernandez V. 2014. Ecología nutricional del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) en el límite sur de su distribución. Universidad de Buenos Aires, Argentina. Ph. D. Dissertation.
- Fernández VA, Righini N, Rothman JM. 2014. Diet and nutritional ecology of primates in Argentina: Current knowledge and new directions. En: Kowaleski MM, Oklander LI, editores. *Primateology In Argentina*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Mastozoología.
- Fernandez-Duque E. 2009. Natal dispersal in monogamous owl monkeys (*Aotus azarae*) of the Argentinean Chaco. *Behaviour* 146:583-606.
- Fernandez-Duque E. 2011. Aotinae: Social Monogamy in the Only Nocturnal Anthropoids. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. *Primates in Perspective*, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 140-154.
- Fernández-Duque E, Erkert H. 2006. Cathemerality and lunar periodicity of activity rhythms in owl monkeys of the Argentinian Chaco. *Folia Primatol* 77:123-138
- Fernández-Duque E, Juárez C, Di Fiore A. 2008. 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, De la Iglesia H, Erkert HG. 2010. Moonstruck primates: owl monkeys (*Aotus*) need moonlight for nocturnal activity in their natural environment. *PLoS ONE* 5(9): e12572.
- Fernández-Duque E, Di Fiore A, Huck M. 2012. The behavior, ecology, and social evolution of New World monkeys En: Mitani JC, Call J, Kappeler P, Palombit R, Silk J, editores. *The evolution of primate societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 43-54.
- Ferrari S. 1993. Ecological differentiation in the Callitrichidae. En: Rylandes AB, editor. *Marmosets and tamarins: systematics, behaviour and ecology*. Oxford: Oxford University Press. p 314-328.
- Fichtel C. 2012. Predation. En: Mitani JC, Call J, Kappeler P, Palombit R, Silk J, editores. *The evolution of primate societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 169-194.
- Field M, Guatelli-Steinberg D. 2003. Dispersal and the inbreeding avoidance hypothesis. *Primate Report* 67:7-60.
- Fisher RA. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon, Oxford.
- Fleagle J. 2013. *Primate adaptation and evolution*. 3rd Edition. Academic Press
- Fragaszy DM, Visalberghi E, Fedigan LM 2004. *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Frankel OH, Soulé ME. 1981. *Conservation and Evolution*. Cambridge University Press.
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Freeland WJ. 1976. Pathogens and the evolution of primate sociality. *Biotropica* 8:12–24.
- Fuentes A. 1999. Re-evaluating primate monogamy. *Am Anthropol* 100:890–907
- Fuentes A. 2000. Hylobatid communities: Changing views on pair bonding and social organization in Hominoids. *Yearb Phys Anthropol* 43: 33-60.
- Gagneux P, Boesch C, Woodruff D. 1999. Female reproductive strategies, paternity, and community structure in wild West African chimpanzees. *Animal Behav* 57:19-32.
- Ganzhorn JU, Wright PC. 1994. Temporal patterns in primate leaf eating: The possible role of leaf chemistry. *Folia Primatol* 63:203-208.
- Garber PA. 1986 The ecology of seed dispersal in two species of callitrichid primates (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*). *Am J Primatol* 10: 155-170
- Garber PA. 1992. Feeding adaptations in New World primates: An evolutionary perspective. *Am J Phys Anthropol* 88:411-414.
- Garber PA. 1997. One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a Tamarin reproductive strategy. *Evol Anthropol* 5:187-199.
- Garber PA. 1998. Within-and Between-Site variability in moustached tamarin (*Saguinus mystax*): Positional behavior during food procurement. En: Strasser E, Fleagle J, Rosenberger A, McHenry H, editores. *Primate locomotion: recent advances*. New York: Plenum Press. p 61-78.
- Garber PA. 2000. Evidence for the use of spatial, temporal, and social information by primate foragers. En: Garber PA, Boinski S, editores. *On the move: How and why animals travel in groups*. Chicago: University Chicago Press. p 261-298.
- Garber PA, Porter LM. 2010. The ecology of exudate production and exudate feeding in *Saguinus* and *Callimico*. En: Burrows AM, Nash LT, editores. *The Evolution of Exudativory in Primates*. New York: Springer Press. p 89-108.
- Garber PA, Righini N, Kowalewski MM. 2014. Evidence of Alternative Dietary Syndromes and Nutritional Goals in the Genus *Alouatta*. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. *Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation*. New York: Springer Press
- Gaulin SJC, Gaulin CK. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *Int J Primatol* 3(1):1-32.
- Gerloff U, Hartung B, Fruth B, Hohmann G, Tautz, D. 1999. Intracommunity relationships, dispersal pattern and paternity success in a wild living community of bonobos (*Pan paniscus*) determined from DNA analysis of faecal samples. *Proc R Soc London B* 266:1189-1195.
- Gillespie TR, CA Chapman. 2004. Forest fragmentation alters primate parasite dynamics: implications for primate health and conservation. *Folia Primatol* 75(1):267.

- Goldizen AW. 1987. Dynamics and causes of facultative polyandry in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). Diss Abstr Int B48(6):1616.
- Gómez-Marin F, Veá JJ, Rodríguez-Luna E, García-Orduna F, Canales-Espinosa D, Escobar M, Asensio N. 2001. Food resources and the survival of a group of howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in disturbed and restricted habitat at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Neotrop Primates* 9(2):60-67.
- Goossens B, Chikhi L, Jalil MF, Ancrenaz M, Lackman-Ancrenaz I, Mohamed M, Andau P, Bruford MW. 2005. Patterns of genetic diversity and migration in increasingly fragmented and declining orangutan (*Pongo pygmaeus*) populations from Sabah, Malaysia. *Mol Ecol* 14(2):441-456.
- Goss-Custard J, Dunbar R, Aldrich-Blake F. 1972. Survival, mating, and rearing in the evolution of primate social structure. *Folia Primatol* 17:1-19.
- Grow NB, Gursky-Doyen S, Krzton A. 2014. High Altitude Primates. Series: Developments in Primatology: Progress and Prospects. New York: Springer Press.
- Haldane JBS. 1924. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part I. *Trans Camb Phil Soc* 23:19-41.
- Hamilton W, Bulger J. 1992. Facultative expression of behavioral differences between one-male and multimale savanna baboon groups. *Am J Primatol* 28:61-71.
- Hansson B, Westerberg L. 2002. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Mol Ecol* 11:2467-2474.
- Hedrick PW, Kim TJ, Parker KM. 2001. Parasite resistance and genetic variation in the endangered Gila topminnow. *Anim Conserv* 4(2):103-109.
- Heshel MS, Paige KN. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conserv Biol* 9:126-133.
- Heymann EW, Buchanan-Smith HM. 2000. The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. *Biol Rev* 75:169-190.
- Hinde RA. 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man* 11:1-17.
- Hooton EA. 1955. The importance of primate studies in anthropology. En: Gavan JA, editor. *The Non-Human primates and Human Evolution*. Detroit: Wayne University Press. p 1-10.
- Huck MA, Fernandez-Duque E. 2013. When Dads Help: male behavioral care during primate infant development. En: Clancy K, Hinde K, Rutherford J, editores. *Building Babies: Primate Development in Proximate and Ultimate Perspective*. New York: Springer Press. p 361-385.
- Hughes C. 1998. Integrating molecular technologies with field methods in studies of social behavior: A revolution results. *Ecology* 79(2):383-399.
- Isbell LA, Young TP. 2002. Ecological models of female social relationships in primates: Similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour* 139:177-202.

- Izawa K. 1993. Soil-eating by *Alouatta* and *Ateles*. *Int J Primatol* 14:229-242.
- Jack KM. 2011. The cebines: Toward an explanation of variable social structure. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK and Stumpf RM. *Primates in perspective*. New York: Oxford University Press. p 108-121.
- Janson CH. 1990. Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Anim Behavior* 40: 910-921.
- Janson CH. 1992. Evolutionary ecology of primate social structure. En: Smith EA, Winterhalder B, editores. *Evolutionary Ecology and Human Behavior*. New York. De Gruyter. p 95-130.
- Janson C. 2001. Primate socio-ecology: The end of a golden age. *Evol Anthropol* 9(2): 73-86.
- Janson CH 2000. Primate socio-ecology: The end of a golden age. *Evol Anthropol* 9(2):73-86.
- Janson CH, Di Bitetti MS. 1997. Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: Effects of distance, travel speed, and resource size. *Behav Ecol Sociobiol* 41:17-24.
- Johnstone RA, Woodroffe R, Cant M, Wright J. 1999. Reproductive skew in multimember groups. *Am Nat* 153: 315-331.
- Kappeler PM. 1997. Intrasexual selection in *Mirza coquereli*: Evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. *Behav Ecol Sociobiol* 41:115-128.
- Kappeler PM. 1999a. Primate socioecology: New insights from males. *Naturwissenschaften*, 86:18-29.
- Kappeler PM. 1999b. Convergence and nonconvergence in primate social systems. En: Fleagle JG, Janson CH, Reed KA, editores. *Primate Communities*. Cambridge: Cambridge University Press. p 158-170.
- Kappeler PM, van Schaik CP. 2002. Evolution of primate social systems. *Int J Primatol* 23(4):707-740.
- Kappeler PM, Watts DP. 2012. *Long-Term Field Studies of Primates*. New York: Springer Press.
- Keller LF, Arcese P, Smith JMN, Hochachka WM, Stearns SC. 1994. Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature* 372:356-357.
- Keller LF, Waller DM. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol Evol* 17(5):230-241.
- Kimura, M. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge University Press.
- Kinzey WG. 1986. New world primate field studies: what's in it for anthropology? *Annu Rev Anthropol* 15:121-148
- Kinzey WG. 1997. *New World Monkeys: Ecology, Evolution and Behavior*. New York: Aldine de Gruyter.
- Kinzey WG, Norconk MA. 1993. Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. *Int J Primatol* 14(2):207-227.

- Kowalewski MM. 2007. Patterns of Affiliation and Co-operation in Howler Monkeys: An Alternative Model to Explain Social Organization in Non-human Primates. Tesis doctoral. University of Illinois at Urbana-Champaign. EE.UU.
- Kowalewski MM, Zunino GE. 2005. Testing the parasite avoidance behavior hypothesis with *Alouatta caraya*. *Neotrop Primates* 13(1):22–26.
- Kowalewski MM, Gillespie TR. 2009. Ecological and anthropogenic influences on patterns of parasitism in free-ranging primates: a meta-analysis of the Genus *Alouatta*. En: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB, editores. *South American primates. Comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. New York: Springer Press. p 433-461.
- Kowalewski MM, Garber PA. 2010. Mating promiscuity and reproductive tactics in female black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting an island on the Parana River, Argentina. *Am J Primatol* 72: 734–748.
- Kowalewski MM, Salzer JS, Deutsch JC, Raño M, Kuhlenschmidt MS, Gillespie TR. 2011. Black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) as sentinels of ecosystem health: patterns of zoonotic protozoa infection relative to degree of human-primate contact. *Am J Primatol* 73:75–83.
- Kowalewski MM, Garber PA. 2014. Solving the Collective Action Problem During Intergroup Encounters: The Case of Black and Gold Howler Monkeys. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. *Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation*. New York: Springer Press.
- Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D. 2015a. Howler monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. New York: Springer Press.
- Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D. 2015b. Howler monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. New York: Springer Press.
- Kvarnemo C, Ahnesjö I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends Ecol Evol* 11:404-408.
- Lambert JE. 1998. Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology and feeding ecology. *Evol Anthropol* 7:8-20.
- Lilly AA, Mehlman PT, Doran D. 2002. Intestinal parasites in gorillas, chimpanzees, and humans at Mondika Research site, Dzanga-Ndoki National Park, Central African Republic. *Int J Primatol* 23(3):555–573.
- Link A, de Luna AG, Arango R, Diaz MC. 2011. Geophagy in Brown Spider Monkeys (*Ateles hybridus*) in a lowland tropical rainforest in Colombia. *Folia Primatol* 82:25–32.
- Lizarralde M. 2002. Ethnoecology of monkeys among the Barí of Venezuela: perception, use and conservation. En: Fuentes A, Wolfe LD, editores. *Primates face to face: Conservation implications of human and nonhuman primate interconnections* Cambridge: Cambridge University Press. p 85-100.

- Loeschcke V, Tomiuk J, Jain SK. 1994. Conservation Genetics. Basel: Birkhäuser.
- Lynch Alfaro JW, Silva JD Jr, Rylands AB. 2012a. How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *Am J Primatol* 74: 273-286.
- Lynch Alfaro JW, Boubli JP, Olson LE, Di Fiore A, Wilson B, Gutiérrez-Espeleta BA, Schulte M, Neitzel S, Ross V, Schwochow D, Farias I, Janson C, Alfaro ME. 2012b. Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *J Biogeogr* 39:272-288.
- Lynch Alfaro JW, Matthews L, Boyette AH, Macfarlan S J, Phillips KA, Falotico T, Ottoni E, Verderane M, Izar P, Schulte M, Melin A, Fedigan L, Janson C, Alfaro ME. 2012c. Anointing variation across wild capuchin populations: a review of material preferences, bout frequency and sociality of anointing in *Cebus* and *Sapajus*. *Am J Primatol* 74:299-314.
- Lynch M, Walsh B. 1998. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- MacKinnon J, MacKinnon K. 1980. The behavior of wild spectral tarsiers. *Int J Primatol* 1: 361-379.
- Manson JH. 1994. Male aggression: A cost of female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. *Am Behav* 48:473-475.
- Marsh LK. 2003. The nature of fragmentation. En: Marsh LK, editor. *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publ. p 1-10.
- Martinez-Mota R, Kowalewski MM, Gillespie TR. 2015. Ecological Determinants of Parasitism in Howler Monkeys. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology*. New York: Springer Press.
- Mason WA, Mendoza SP. 1998. Generic aspects of primate attachments: Parents, offspring and mates. *Psychoneuroendocrinology* 24:765-778.
- Meagher S, Penn DJ, Potts WK. 2000. Male-male competition magnifies inbreeding depression in wild house mice. *Proc Natl Acad Sci USA* 97: 3324-3329.
- Menzel CR. 1986: Structural aspects of arboreality in titi monkeys (*Callicebus moloch*). *J. Phys Anthropol* 70:167-176.
- Miller LE 2002. Eat or be Eaten. Predator Sensitive Foraging among Primates. Cambridge: Cambridge University Press.
- Miller LE, Treves A. 2011. Predation on primates. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. *Primates in Perspective*, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 535-547.
- Milton K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys: A study in primate economics. New York: Columbia University Press.

- Milton K. 1998. Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): Energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *Int J Primatol* 19(3):513-548.
- Milton K. 2006. Picking up the pace: Nutritional ecology as a necessary research to in primatology. En: Hohmann G, Robbins MM, Boesch C, editores. *Feeding Ecology in Apes and Other Primates*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 381-396
- Morales-Jiménez AL. 2002 Densidad de los monos aulladores (*Alouatta seniculus*) en un bosque subandino, Risaralda, Colombia. *Neot Primates* 10(3):141-144
- Moritz C. 1994. Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: A critical review. *Mol Ecol* 3: 401-411.
- Mourthé ÍMC, Guedes D, Fidelis J, Boubli JP, Mendes SL, Strier KB. 2007. Ground use by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *Am J Primatol* 69:706–712.
- Moynihan M. 1976. *The New World Primates*. Princeton: University Press.
- Mudry MD, Nieves M. 2010. Primates sin frontera: una visión desde la citogenética evolutiva. *J Basic Appl Genet* 21(2): Article 14.
- Mudry MD, Nieves M, Steinberg E. 2014. Cytogenetics of Howler Monkeys. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology*. New York: Springer Press.
- Nadjafzadeh M, Heymann EW. 2008. Prey foraging of red titi monkeys, *Callicebus cupreus*, in comparison to sympatric tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. *Am J Phys Anthropol* 135:56-63.
- Nakamura M, Nishida T. 2012. Long-term field studies of chimpanzees at Mahale Mountains National Park, Tanzania. En: Kappeler PM, Watts DP, editores. *Long-term field studies of primates*. New York: Springer Press. p 339-356.
- Nievergelt CM, Digby LJ, Ramakrishnan U, Woodruff DS. 2000. Genetic analysis of group composition and breeding system in a wild common marmoset (*Callithrix jacchus*) population. *Int J Primatol* 21(1):1-20.
- Nishimura A (1990b). Mating behavior of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at La Macarena, Colombia (II): Mating relationships. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia* 3: 7-12.
- Nishimura A (2003). Reproductive parameters of wild female *Lagothrix lagotricha*. *Int J Primatol* 24(4):707-722.
- Norconk MA. 2011. Sakis, uakaris, and titi monkeys. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. *Primates in Perspective, 2nd Edition*. Oxford: Oxford University Press. p 122-139.
- Norconk MA, Kinzey WG. 1994. Challenge of neotropical frugivory: travel patterns of spider monkeys and bearded sakis. *Am J Primatol* 34(2):171-183.



- Norconk MA, Conklin-Brittain NL. 2004. Variation on frugivory: the diet of venezuelan white-faced sakis (*Pithecia pithecia*). *Int J Primatol* 25(1):1-25.
- Norconk MA, Veres M. 2011. Physical properties of fruit and seeds ingested by primate seed predators with emphasis on sakis and bearded sakis. *Anat Rec* 294:2092-2111.
- Nunn CL. 1999a. The number of males in primate social groups: A comparative test of the socioecological model. *Behav Ecol Sociobiol* 46:1-13.
- Nunn CL. 1999b. The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded signal hypothesis. *An Behav* 58:229-246.
- Nunn CL, Altizer SM. 2006. Infectious diseases in primates: behavior, ecology, and evolution. Oxford University Press, Oxford
- O'Brien SJ, Roelke ME, Marker L, Newman A, Winkler CA, Meltzer D, Colly L, Evermann JF, Bush M, Wildt DE. 1985. Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science* 227:1428-1434.
- Oklander LI, Kowalewski MM, Corach D. 2010. Genetic consequences of habitat fragmentation in black and gold howler populations from northern Argentina. *Int J Primatol* 31(5):813–832.
- Oklander LI, Peker SM, Kowalewski MM. 2011. The situation of field primatology in Argentina: recent studies, status and priorities. En: *A Primatologia no Brasil Vol. 12*. João M. D. Miranda & Zelinda M. B. Hirano (Eds.) Sociedade Brasileira de Primatologia.
- Oklander LI, Kowalewski M, Corach D. 2014. Male reproductive strategies in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Am J Primatol* 6(1):43-55.
- Overdorff DJ. 1992. Differential patterns of flower feeding in *Eulemur fulvus rufus* and *Eulemur rubriventer* in Madagascar. *Am J Primatol* 28:191-203.
- Paul A. 1997. Breeding seasonality affects the association between dominance and reproductive success in non-human male primates. *Folia Primatol* 68(6):344-349.
- Paul A, Kuester J, Timme A, Arnemann J. 1993. The association between rank, mating effort, and reproductive success in male barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Primates* 34:491-502.
- Paul A, Preuschoft S, van Schaik CP. 2000. The other side of the coin: Infanticide and the evolution of affiliative male-infant interactions in Old World primates. In: van Schaik CP, Janson CH editors. *Infanticide by Males and Its Implications..* Cambridge University Press, Cambridge. p 269- 292.
- Pavé P, Kowalewski M, Garber PA, Zunino GE, Fernandez VA, Peker SM. 2012. Infant Mortality in Black-and-Gold Howlers (*Alouatta caraya*) Living in a Flooded Forest in Northeastern Argentina. *Int J Primatol* 33(4):937-957.
- Perry S. 1997. Male-female social relationships in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Behaviour* 134:477-510.

- Pook AG, Pook G. 1982. Polyspecific association between *Saguinus fuscicollis*, *Saguinus labiatus*, *Callimico goeldii* and other primates in North-Western Bolivia. *Folia Primatol* 38(3-4):196-216.
- Pope TR. 1990. The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers. *Behav Ecol Sociobiol* 27:439-446.
- Pope TR. 1992. The influence of dispersal patterns and mating systems on genetic differentiation within and between populations of red howler monkey (*Alouatta seniculus*). *Evolution* 46(4):1112-1128.
- Pope TR. 2000. Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behav Ecol Sociobiol* 48(4):253-267
- Porter L. 2001. Dietary differences among sympatric Callitrichinae in Northern Bolivia: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*. *Int J Primatol* 22(6):961-992.
- Porter LM. 2006 Distribution and density of *Callimico goeldii* in the Department of Pando, Bolivia. *Am J Primatol* 68(3):235-43.
- Porter LM, Garber PA. 2007. Niche expansion of a cryptic primate, *Callimico goeldii*, while in mixed species troops. *Am J Primatol* 69:1-14.
- Porter LM, Sterr SM, Garber PA. 2007. Habitat use and ranging behavior of *Callimico goeldii*. *Int Primatol* 28:1035-1058.
- Porter LM, Garber PA. 2009. Social behavior of Callimicos: mating strategies and infant care. En: Ford SM, Porter LM, Davis LC, editores. *The Smallest Anthropoids Developments in Primatology: Progress and Prospects*. New York: Springer Press. p 87-101.
- Porter LM, Garber PA, Nascimento E. 2009. Exudate feeding in *Callimico goeldii*. *Am J Primatol* 71(2):120-129.
- Porter LM, Garber PA. 2010. Mycophagy and its influence on habitat use and ranging patterns in *Callimico goeldii*. *Am J Phys Anthropol* 142(3):468-475.
- Poucet B. 1993. Spatial cognitive maps in animals: New hypotheses on their structure and neural mechanisms. *Psychol Rev* 100: 163-82.
- Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC. 2006 Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancán, México. *Primates* 48(2):102-107.
- Primack RB, Rodrigues E. 2001. Fragmentação do hábitat. In: Primack RB, Rodrigues E, editors. *Biologia da Conservação*. Londrina, PR. p 95-104.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155:945-959.
- Pusey A, Wolf M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends Ecol Evol* 11:201-206.

- Pusey AE, Packer C. 1987. Dispersal and philopatry. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT editors. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 250-266.
- Righini N. 2014. Primate nutritional ecology: the role of food selection, energy intake, and nutrient balancing in Mexican black howler monkey (*Alouatta pigra*) foraging strategies University of Illinois at Urbana-Champaign- PhD Dissertation.
- Robinson JG, Janson CH. 1987. Capuchins, squirrels monkeys, and atelines: socioecological convergence with Old World Primates. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT editors. *Primate Societies*. Chicago, University of Chicago Press. p 69- 97.
- Robinson JG, Wright PC, Kinzey WG. 1987. Monogamous cebids and their relatives: Intergroup calls and spacing. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT editors. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 44-53.
- Rodman PS. 1999. Whither primatology? The role of primatology in anthropology today. *Annu Rev Anthropol* 28:311-93.
- Rosenberger AL. 1979. Phylogeny, evolution and classification of New World monkeys (Platyrrhini, Primates). PhD Dissertation, City University of New York, New York.
- Rosenberg NA, Burke T, Elo K, et al. 2001. Empirical evaluation of genetic clustering methods using multilocus genotypes from 20 chicken breeds. *Genetics* 159:699-713.
- Rosenblum LA, Cooper RW. 1968. *The Squirrel Monkey*. New York: Academic Press.
- Rotundo M, Fernandez-Duque E, Giménez M. 2002. Cuidado biparental en el mono de noche (*Aotus azarai azarai*) de Formosa, Argentina. *Neotrop Primates* 10(2), 70-73.
- Rotundo M, Fernandez-Duque E, Dixson AF. 2005. Infant development and parental care in free-ranging *Aotus azarai azarai* in Argentina. *Int J of Primatol* 26(6):1459-1473.
- Rowell TE. 1993. Reification of social systems. *Evol Anthropol* 2(4):135-137.
- Rumiz DI. 1990. *Alouatta caraya*: Population density and demography in Northern Argentina. *Am J Primatol* 21:279-294.
- Rutberg AT. 1983. The evolution of monogamy in primates. *J Theor Biol* 104(1): 93-112.
- Rylands AB, Mittermeier RA, Silva Jr JS. 2012. Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. *International Zoo Yearbook* 46(1):11–24.
- Sauther ML. 1991. Reproductive behavior of free-ranging *Lemur catta* at Beza Mahafali Special Reserve, Madagascar. *Am J Phys Anthropol*, 84: 463-477.
- Schiml PA, Mendoza SP, Saltzman W, Lyons DM, Mason WA. 1996. Seasonality in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*): Social facilitation by females. *Physiol Behav* 60:1105-1113.
- Schiml PA, Mendoza SP, Saltzman W, Lyons DM, Mason WA. 1999. Annual physiological changes in individually housed squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Am J Primatol* 47:93–103.

- Schneider H. 2000. The Current Status of the NewWorld Monkey Phylogeny. *Acad. Bras. Ci.*, (2000) 72 (2): 165-172.
- Schneider H, Rosenberger AL. 1996. Molecules, Morphology, and Platyrrhine systematics. En: MA Norconk, AL Rosenberger, PA Garber editores. *Adaptative Radiations of Neotropical Primates*. NewYork: Plenum Press. p 3-19.
- Schradin C, Reeder DM, Mendoza SP, Anzenberger G. 2003. Prolactin and paternal care: comparison of three species of monogamous New World monkeys (*Callicebus cupreus*, *Callithrix jacchus*, and *Callimico goeldii*). *J Comp Psychol* 117:166–175.
- Shettleworth SJ. 1998. *Cognition, Evolution, and Behavior*. New York: Oxford Univ Press.
- Shields WM. 1993. The natural and unnatural history of inbreeding and outbreeding. En: Thornhill NW, editor. *The natural history of inbreeding and outbreeding*. Chicago: University of Chicago Press. p 143-169.
- Sicotte P. 1994. Effect of male competition on male-female relationships in bi-male groups of mountain gorillas. *Ethology* 97: 47-64.
- Silk J, Boyd R. 2005. *How Humans Evolved*. Chicago: University of Chicago Press.
- Silk JB, Beehner JC, Bergman TJ, Crockford C, Engh AL, Moscovice LR, Wittig RM, Seyfarth RM, Cheney DL. 2010. Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Curr Biol* 20:1359–1361
- Simmons NN, Moritz C, Moore SS. 1995. Conservation and dynamics of microsatellite loci over 300 million years of marine turtle evolution. *Mol Biol Evol* 12:432-440.
- Smith TB, Wayne RK. 1996- *Molecular genetic approaches in conservation*. New York: Oxford University Press.
- Smuts BB. 1987. Sexual competition and mate choice. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editores. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 385-399.
- Smuts BB, Smuts RW. 1993. Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: Evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior* 22: 1-63.
- Snaith TV, Chapman CA. 2007. Primate group size and socioecological models: Do folivores really play by different rules? *Evolut Anthropol* 16:94-106.
- Sommer V, Reichard U. 2000. Rethinking monogamy: The gibbon case. En: Kappeler PM editor. *Primate Males*. Cambridge, Cambridge Univ Press. p 159-168.
- Soulé ME. 1986. Conservation Biology and the “real world”. En: Soulé ME, editor. *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates. p 1-12.
- Sponsel LE. 1997. The human niche in Amazonia: Explorations in ethnoprimateology. In: Kinzey WG, editor. *New World primates. Ecology, evolution, and behavior*. New York: Aldine de Gruyter. p 143-165.

- Stammach E. 1987. Desert, forest and montane baboons: Multi-level societies. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate Societies*. Chicago, University of Chicago Press.
- Stearns SC. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87:476–486
- Sterck EHM. 1998. Female dispersal, social organization, and infanticide in langurs: Are they linked to human disturbance? *Am J Primatol* 44:235-254.
- Sterck EHM. 1999. Variation in langur social organization in relation to the socioecological model, human habitat alteration, and phylogenetic constraints. *Primates* 40:199-213.
- Sterck EHM, Watts DP, van Schaik CP. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav Ecol Sociobiol* 41(5):291-309.
- Stevenson PR. 2006. Activity and ranging patterns of Colombian woolly monkeys in north-western Amazonia. *Primates* 47(3):239-247.
- Stevenson PR, Quiñones, Ahumada JA. 1994. Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at La Macarena, Colombia. *Am J Primatol* 32:123-140.
- Stokstad E. 2004. Forest loss makes monkeys sick. *Science* 305:1230-1231.
- Stone AI. 2014. Is Fatter Sexier? Reproductive Strategies of Male Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *Int J Primatol* 35:628–642.
- Strier KB. 1992a. Causes and consequences of nonaggression in the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). En: Silverberg J, Gray JP, editores. *Aggression and Peacefulness in Humans and Other Primates*. New York: Oxford University Press. p 100-116.
- Strier KB. 1992b. *Faces in the Forest*. Oxford University Press.
- Strier KB. 1994. Brotherhoods among atelins: Kinship, affiliation, and competition. *Behaviour* 130(3-4):151-167
- Strier KB. 1994. Myth of the typical primate. *Yearb Phys Anthropol* 37: 233-271.
- Strier KB. 1997. Mate preferences in wild muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*): reproductive and social correlates. *Folia Primatol* 68:120-133.
- Strier KB. 2011. *Primate Behavioral Ecology*. Fourth edition. Boston: Allyn and Bacon.
- Strier KB, Dib LT, Figueira JEC. 2002. Social dynamics of male muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *Behaviour* 139:315-342.
- Struhsaker TT. 1969. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia Primatol* 11:80-118.
- Sueur C, Jacobs A, Amblard F, Petit O, King AJ. 2011. How can social network analysis improve the study of primate behavior? *Am J Primatol* 73(8):703-719.

- Suomi SJ. 1997. Early determinants of behaviour: evidence from primate studies. *Br Med Bull* 73:170–184
- Sussman RW. 2000. Primate ecology and social structure. Volume 2, New world monkeys. Needham Heights (MA): Pearson Custom.
- Sussman RW, Garber PA. 2004. Rethinking sociality: Cooperation and aggression among primates. En: Sussman RW Chapman AR, editors. *The Origins and Nature of Sociality*. New York: Aldine de Gruyter. p 161-190.
- Sussman RW, Garber PA, Cheverud JM. 2005. The importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *Am J Phys Anthropol* 128:84-97.
- Sussman RW, Garber PA. 2011. Cooperation, collective action, and competition in primate social interactions. En: Campbell CA, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R, editores. *Primates in Perspective*, 2nd Edition. Oxford: Oxford University Press. p 587-599.
- Symington MM. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *Int J Primatol* 11(1):47-61.
- Symington MM. 1988. Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). *Behaviour* 105(1-2):117-134.
- Takahata Y. 1982. Social relations between adult males and females of Japanese monkeys in the Arashiyama B troop. *Primates*, 23: 1-23.
- Taylor LH, Latham SM, Woolhouse EJ. 2001. Risk factors for human disease emergence. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 356:983–989.
- Terborgh J, Janson CH. 1986. The socioecology of primate groups. *Annu Rev Ecol Syst* 17:111-135.
- Tomasello M, Call J. 1997. *Primate cognition*. New York/Oxford: Oxford University Press.
- Urbani B. 2005. The targeted monkey: a re-evaluation of predation on New World primates. *J Anthropol Sci* 83: 89-109.
- Urbani B. 2009. Spatial mapping in wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). Tesis doctoral. University of Illinois at Urbana-Champaign. EE.UU.
- Urbani B. 2011. The Loci, the Pathway, the Network: C. R. Carpenter and the Origins of Cognitive Field Research in Primatology. *Histories in Anthropology Annual* 7: 265-285.
- Valeggia CR, Mendoza SP, Fernandez-Duque E, Mason WA, Lasley B. 1999. Reproductive biology of female titi monkeys (*Callicebus moloch*) in captivity. *Am J Primatol* 47:183-195.
- van Belle S. 2015. Endocrinology of Howler Monkeys: Review and Directions for Future Research. En: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editores. *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology*. New York: Springer Press.
- van Hooff, JARAM, van Schaik, CP. 1992. Cooperation in competition: The ecology of primate bonds. En: Harcourt AH, de Waal FBM, editores. *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford: Oxford University Press. p 357-389.

- van Hooff JARAM, van Schaik CP. 1994. Male bonds: Affiliative relationships among nonhuman primate males. *Behaviour* 130:309-337.
- van Hooff, JARAM. 2000. Relationships among non-human primate males: A deductive framework. En: *Primate Males*. Kappeler PM, editor. Cambridge: Cambridge University Press. p 193-191.
- van Noordwijk, MA, van Schaik, CP. 1988. Male careers in Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour* 107:24-43.
- van Noordwijk MA, van Schaik CP. 2000. Reproductive patterns in eutherian mammals: adaptations against infanticide? En: van Schaik CP, Janson CH, editores. *Infanticide by males and its implications*. Cambridge: Cambridge University Press. p 322-360.
- van Roosmalen MGM, Mittermeier RA, Fleagle JG. 1988. Diet of the northern bearded saki (*Chiropotes satanas chiropotes*): A neotropical seed predator. *Am J Primatol* 14:11-35.
- van Schaik CP. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. En: Standen V, Foley RA, editores. *Comparative Socioecology. The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p 195-218.
- van Schaik CP. 1996. Social evolution in primates: The role of ecological factors and male. *Behaviour* 88: 9-31.
- van Schaik CP, van Hooff JARAM. 1983. On the ultimate causes of primate social system. *Behaviour* 85: 91-117.
- van Schaik CP, Dunbar RIM. 1990. The evolution of monogamy in large primates: A new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour* 115(1-2):30-62.
- van Schaik CP, van Noordwijk MA, Nunn CL. 1999. Sex and social evolution in primates. En: PC Lee, editor. *Comparative Primate Socio-ecology*. Cambridge: Cambridge University Press. p 204-240.
- Veiga L, Barnett A, Ferrari S, Norconk M. 2013. *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Vigilant L, Hofreiter M, Siedel, H, Boesch C. 2001 Paternity and relatedness in wild chimpanzee communities. *PNAS* 98 (23):12890-12895.
- Vitazkova SK, Wade SE. 2006. Parasites of free-ranging black howler monkeys (*Alouatta pigra*) from Belize and Mexico. *Am J Primatol* 68:1089-1097
- Vitazkova SK, Wade SE. 2007. Effects of ecology on the gastrointestinal parasites of *Alouatta pigra*. *Int J Primatol* 28:1327-1343
- Watts DP. 1992. Social relationships of immigrant and resident female mountain gorillas. Male-female relationships. *Am J Primatol* 28: 159-182.
- Watts DP. 1998. Coalitionary mate guarding by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National. *Behav Ecol Sociobiol* 44(1): 43-55.

- Weingrill T. 2000. Infanticide and the value of male-female relationships in mountain Chacmababoons. *Behaviour* 137: 337-359.
- Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW, Boesch C. 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature* 399:682–685.
- Whiten A, van Schaik CP. 2007. The evolution of animal “cultures” and social intelligence. *Phil Trans R Soc B* 362:603–620.
- Wolfe ND, Escalante AA, Karesh WB, Kilbourn A, Spielman A, Lal AA. 1998. Wild primate populations in emerging infectious disease research: the missing link? *Emerg Infect Dis* 4:149–158.
- Wrangham RW. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75:262-300.
- Wrangham RW. 1987. Evolution of social structure. En: *Primate Societies*. Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editores. Chicago: University of Chicago Press. p 282-296.
- Wright PC. 1986. Ecological correlates of monogamy in *Aotus* and *Callicebus*. En: Else JG, Lee PC, editores. *Primate ecology and conservation, Volume 2*. Cambridge: Cambridge University Press. p 159-167.
- Wright PC. 1989. The nocturnal primate niche in the New World. *J Hum Evol* 18(7):635-658.
- Wright PC. 1994. The behavior and ecology of the owl monkey. En: Baer JF, Weller RE, Kakoma I, editores. *Aotus: the owl monkey*. San Diego: Academic Press. p 97-112.
- Wright PC, Erhart EM, Tecot S, Baden AL, Arrigo-Nelson SJ, Herrera J, Morelli TL, Blanco M, Deppe A, Atsalis S, Johnson S, Ratelolahy F, Tan C, Zohdy S (2012) Long-term lemur research at Centre Valbio, Ranomafana National Park, Madagascar. En: Kappeler PM, Watts DP, editores. *Long-term field studies of primates*. New York: Springer Press. p 67-100.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.
- Wright S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 23:114-138.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann Eugen* 15: 323-353.
- Wright S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19:395-420.
- Wright S. 1977. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 3. Experimental Results and Evolutionary Deductions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wright S. 1978. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 4. Variability Within and Among Natural Populations*. University of Chicago Press, Chicago.
- Zinner D, Deschner T. 2000. Sexual swellings in female hamadryas baboons after male take-overs: "deceptive" swellings as a possible female counter-strategy against infanticide. *Am J Primatol* 52(4):157-168.



Zunino GE. 1989. Hábitat, dieta y actividad del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en el noreste de la Argentina. Boletín Primatológico Latinoamericano 1(1): 74-97.