

Interacciones mutualistas y antagonistas entre primates arborícolas y plantas en fragmentos forestales de la Mata Atlântica del sudeste y sur de Brasil

Juan Carlos Guix



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

P u b l i c a c i o n s d e l
Centre de Recursos de Biodiversitat Animal
Volum 19, 2023

**Interacciones mutualistas y antagonistas entre
primates arborícolas y plantas en fragmentos forestales
de la Mata Atlântica del sudeste y sur de Brasil**

Juan Carlos Guix

Proyecto Neopangea

e-mail: jcguix@pangea.org



UNIVERSITAT DE
BARCELONA



Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

© Centre de Recursos de Biodiversitat Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. 2023.

Setembre, 2023

Publicat per:

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

Facultat de Biologia

Universitat de Barcelona

Avinguda Diagonal 643

08028 Barcelona

Spain

crba@ub.edu

www.ub.edu/crba

Guix, J.C. 2023. Interacciones mutualistas y antagonistas entre primates arborícolas y plantas en fragmentos forestales de la Mata Atlântica del sudeste y sur de Brasil. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 19, 81 pp.

Portada: *Alouatta guariba clamitans*. Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo, sudeste de Brasil. Foto: Renato Paiva.

Interacciones mutualistas y antagonistas entre primates arborícolas y plantas en fragmentos forestales de la Mata Atlântica del sudeste y sur de Brasil

Juan Carlos Guix

Las especies de primates del bioma de la Mata Atlântica del sudeste y sur de Brasil interactúan con las plantas de las que se alimentan en el seno de un gradiente variable, que va de las interacciones antagonistas a las mutualistas. El papel de cada especie a lo largo de este gradiente depende, en gran medida, de las condiciones ecológicas en que habitan, siendo este rol muy sensible a los efectos de la fragmentación forestal.

El bioma de la Mata Atlântica

El gran bioma de las florestas atlánticas de la porción oriental y meridional de Sudamérica o Mata Atlântica (*sensu lato*) engloba un conjunto de formaciones vegetales muy diversas, tales como la pluvisilva atlántica brasileña y los bosques subtropicales que se extienden por el este, sudoeste y sur de Brasil, norte de Argentina y sudeste de Paraguay. La pluvisilva atlántica brasileña, es decir, la porción del bioma de las florestas atlánticas que recibe una mayor humedad procedente del océano Atlántico, es conocida también por otras denominaciones, tales como bosques lluviosos costeros de Brasil (Hueck, 1972) y *floresta ombrófila densa* (Joly et al., 2014) y se distribuye junto al litoral nordeste de Brasil, así como en la “Serra do Mar” (la cordillera atlántica brasileña) y la porción oriental de la Serra da Mantiqueira (figura 1). Algunos autores incluyen los bosques de *Araucaria angustifolia*, del sur y el sudeste de Brasil y el extremo nordeste de Argentina, dentro de este bioma, mientras que otros prefieren separarlos.

Mientras que los bosques situados junto a la cordillera atlántica (Serra do Mar) y las vertientes orientales de la Serra da Mantiqueira con frecuencia reciben más de 2.000 mm de lluvias anuales (pluvisilvas verdaderas), los bosques occidentales (semicaducifolios) suelen recibir menos de 2.000 mm al año (Guix, 1992, 2021a).



Figura 1. Aspecto de una porción de la pluvial silva (bosque secundario) que integra el bioma de la Mata Atlântica. Continuum de Paranapiacaba, estado de São Paulo (foto: Juan Carlos Guix).

De este modo, las diferencias geográficas y climáticas de este vasto bioma propician el desarrollo de formaciones forestales muy diversas que, a su vez, están influenciadas por las floras y las faunas de los biomas colindantes o cercanos.

Especies de primates

La Mata Atlântica alberga entre 22 y 26 especies de primates arborícolas (de acuerdo con los criterios de diferentes autores), repartidas en seis géneros (*Callithrix*, *Leontopithecus*, *Callicebus*, *Sapajus*, *Alouatta* y *Brachyteles*), de las cuales 19 son consideradas endémicas de este bioma (Culot et al., 2018; Costa-Araújo et al., 2021). En las últimas décadas, también se han introducido algunas especies foráneas de primates en determinadas regiones de la Mata Atlântica en las que no existían originalmente (Oliveira & Grelle, 2012; Holzmann et al., 2014; Cortés-Ortiz et al., 2019).

El registro fósil del período Cuaternario en la región neotropical también ilustra una gran diversidad de especies de primates platirrinos (Platyrrhini) ya extintas, incluyendo algunas de gran tamaño, como es el caso de *Protopithecus brasiliensis*, *Cartelles coimbrafilhoi* y *Caipora bambuorum*, tres especies que habitaron el este de Brasil en el final del Pleistoceno y que tenían aproximadamente el doble de la masa corporal de las dos mayores especies vivientes de primates arborícolas del Neotrópico (género *Brachyteles*) (Cartelle & Hartwig, 1996; Halenar & Rosenberger, 2013; Rosenberger et al., 2015). Es probable que estas especies de primates extintos tuvieran hábitos principalmente frugívoros, incluyendo en su dieta algunos tipos de frutos y semillas de gran tamaño. Posiblemente algunas de ellas (como sería el caso de *Protopithecus brasiliensis*, que podría alcanzar un peso aproximado de 25 kg), vivieron hasta el final del Pleistoceno e incluso hasta comienzos del Holoceno.

La fragmentación forestal

Actualmente, el bioma de la Mata Atlântica se encuentra fragmentado en porciones de bosques de dimensiones y características muy variadas y con diferentes grados de aislamiento entre sí. En Brasil, donde la Mata Atlântica es más extensa, la suma de estos fragmentos forestales representa hoy día tan solo entre el 11,4% y el 16% de la superficie total que antaño abarcaba este bioma en el país (Ribeiro et al., 2009). Por otro lado, gran parte de los fragmentos forestales correspondientes a este bioma tiene una superficie inferior a 100 ha (Costa-Araújo, 2021). Las mayores extensiones continuas de pluvilsilva atlántica brasileña se encuentran actualmente en el Continuum de la Serra de Paranapiacaba.

Lo que se conoce como Continuum de Paranapiacaba (o Corredor Ecológico de Paranapiacaba) en realidad es un gran fragmento forestal de más de 140.000 hectáreas de extensión formado por áreas naturales protegidas como parques estatales (Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, Parque Estadual Intervalles, Parque Estadual Nascentes do Paranapanema, Parque Estadual Carlos Botelho) y una estación ecológica (Estação Ecológica de Xitué). Si añadimos a estas áreas protegidas la Fazenda Nova Trieste (un área

privada contigua con extensos bosques nativos), la superficie del fragmento de Paranapiacaba asciende a más de 170.000 ha.



Figura 2. Imagen de fotografías aéreas compuestas (Proyecto Ortofotos 1972), tomadas a comienzos de la década de 1970, del entorno junto a una sección de la Serra de Paranapiacaba, en el Vale do Ribeira, situado en los municipios de Eldorado y Sete Barras (estado de São Paulo). En esta imagen se aprecia la dinámica de fragmentación forestal de este gran valle, conformado por “islotos” de bosques nativos en las elevaciones, entrelazados por cultivos de arroz y plátanos en la planicie costera más baja (fuente de las fotografías aéreas: Fundação Florestal).

Este gran bloque forestal actualmente se encuentra rodeado de pastizales, diversos cultivos, carreteras y diferentes infraestructuras, en un contexto de mosaicos de bosques nativos junto al Vale do Ribeira (la zona protegida por la legislación vigente en Brasil frecuentemente recibe el nombre de Mosaico de Unidades de Conservação do Paranapiacaba, o, simplemente Mosaico de Paranapiacaba). El mayor grado de aislamiento

de este fragmento respecto a su entorno se encuentra en el borde del altiplano y en las zonas de menor altitud del Vale do Ribeira (figura 2), mientras que a lo largo de la Serra de Paranapiacaba (en el eje nordeste-sudoeste de la cordillera atlántica) la conectividad ecológica probablemente es mayor, especialmente para los primates arborícolas.

Los primates de la Mata Atlântica y la fragmentación de sus hábitats

Los bosques tropicales de todo el mundo están cada vez más sujetos a los efectos de la deforestación, la fragmentación y el aislamiento. A medida que la fragmentación de estos biomas forestales aumenta, se observa también un incremento del deterioro ambiental de sus entornos (Hansen et al., 2020).

Actualmente, los primates de la Mata Atlântica habitan gran parte de la miríada de fragmentos forestales en la que se ha convertido este bioma, siendo que la disponibilidad de hábitats favorables en las regiones situadas al norte de la latitud de 21^o sur es más pequeña que al sur de esta latitud (véase, por ejemplo, Moraes et al., 2020).

La fragmentación de hábitats afecta a las especies vegetales y animales de distintas formas (Kaso et al., 2022; Nunes et al., 2022). En el caso de las especies forestales, los ambientes “seminaturales” y los urbanizados pueden constituir barreras permeables, semipermeables o impermeables. Es decir, algunos organismos, como determinadas especies de insectos o de pájaros, con frecuencia pueden entrar y salir de la mayoría de las zonas urbanas colindantes o próximas, otros lo hacen con limitaciones, mientras que algunos no consiguen superar la mayoría de las barreras que suelen existir.

Con los primates de la Mata Atlântica ocurre más o menos lo mismo, dependiendo de la tipología de la trama urbana y de su grado de cobertura vegetal. De este modo, por ejemplo, mientras que los *Alouatta caraya* (ej.: los que en su día fueron introducidos en el fragmento residual de bosque semicaducifolio del Bosque Municipal Fábio Barreto situado en el centro urbano de la ciudad de Ribeirão Preto, en el estado de São Paulo, o los que fueron introducidos en el campus universitario de la USP, situados en las afueras de la ciudad) no son capaces de salir de sus áreas de campeo y penetrar en las tramas urbanas

colindantes, sí que lo hacen los *Callithrix penicillata*. Por otra parte, en las zonas rurales, *C. penicillata* frecuentemente abandona los hábitats forestales para adentrarse en plantaciones de frutales colindantes o cercanas.

Los *Sapajus* spp. también son capaces de abandonar determinados fragmentos de bosques nativos (Silva et al., 2015; Smith et al., 2022) e incluso adentrarse en algunas zonas urbanas con mayor cobertura vegetal para alimentarse de frutos y semillas de plantas foráneas. Por otra parte, pocas especies de primates de este bioma consiguen adentrarse unas pocas decenas de metros en terrenos con escasa vegetación arbustiva y arbórea.

En este sentido, como se ha mencionado anteriormente, el Continuum de Paranapiacaba se trata ya, en realidad, de un gran fragmento forestal, bastante permeable para algunas especies animales y poco o nada permeable para otras, dependiendo de los tipos de entornos colindantes con esta porción de área de bosques nativos. En este fragmento forestal, las tres especies de primates de mayor porte (*Brachyteles arachnoides*, *Alouatta guariba clamitans* y *Sapajus nigritus*) habitan en sintopía en esta área, mientras que una especie de menor porte (*Leontopithecus chrysopygus*) habita una pequeña porción marginal de terreno situada en el borde del altiplano, en el Parque Estadual Carlos Botelho. Algunos fragmentos forestales menores, situados en el interior del estado de São Paulo, pueden llegar a albergar más especies de primates (ej.: *B. arachnoides*, *A. guariba*, *S. nigritus*, *Callicebus nigrifrons* y *Callithrix aurita* en un fragmento forestal de 1.451 ha en la Fazenda Barreiro Rico, municipio de Anhembi, SP; Antunes & Eston, 2009).

Por lo general, las especies de la Mata Atlântica pertenecientes a los géneros *Alouatta*, *Callicebus* y *Sapajus* consiguen vivir durante períodos indeterminados en los fragmentos forestales muy pequeños (<10 ha), pero esto suele ocurrir cuando no existen otros grupos consolidados de primates pertenecientes a estos géneros en el mismo fragmento. Sin embargo, en regiones del estado de São Paulo extensivamente deforestadas y donde tan solo se conservan fragmentos forestales pequeños/muy pequeños y aislados, puede ocurrir que una especie de primate de gran tamaño conviva con otra de pequeño porte (ej.: *Alouatta caraya* con *Callithrix penicillata* en el municipio de Sales Oliveira, SP; M. Odete A. M. Mello, in litt., 22.2.2023 y *Sapajus libidinosus* con *C. penicillata* en determinados fragmentos de bosques de la Fazenda Santa Carlota, municipio de Cajuru, SP; JCG1983).

Por lo general, las especies de *Brachyteles* son más sensibles al fenómeno de fragmentación forestal que las especies de *Alouatta* y de *Sapajus*. De este modo, en un estudio realizado a comienzos de la década de 2010 en 35 fragmentos forestales de Santa Maria de Jetibá, en el estado de Espírito Santo (Brasil), *Alouatta guariba* fue reportado en todos los fragmentos, mientras que la probabilidad de ocurrencia de *Brachyteles hypoxanthus* aumentaba cuanto más grandes eran los parches de hábitat y cuanto mejor conservados se encontraban los entornos de los mismos (Martinelli, 2014).

Seguimiento de las poblaciones de primates arborícolas

En las últimas cuatro décadas se han llevado a cabo seguimientos de primates en fragmentos forestales en la Mata Atlântica de dimensiones muy diversas, que varían desde las 3,5 ha hasta las más de 170.000 ha. A partir de 2018, estos seguimientos fueron incluidos en un proyecto piloto más amplio de estudio de las interacciones mutualistas entre vertebrados frugívoros y plantas en la Serra de Paranapiacaba y su entorno, en el ámbito del Proyecto Neopangea (Guix et al., 2018).

Los fragmentos estudiados fueron separados en tres grupos en función de sus dimensiones: muy pequeños (menos de 10 ha), pequeños (entre 10 y 100 ha), medianos (entre 101 y 1.000 ha) y grandes (más de 1.000 ha). Sin embargo, se trata de un criterio arbitrario utilizado aquí tan solo por cuestiones meramente prácticas. Evidentemente, en función de la realidad de la fragmentación de los bosques en cada bioma, de la especie o del grupo de especies, los criterios de separación de los parches de bosques por tamaños pueden variar mucho. En el caso de las especies de primates arborícolas de gran tamaño de la Mata Atlântica (*Brachyteles arachnoides* y *B. hypoxanthus*), podrían ser considerados fragmentos grandes aquellos con una extensión mayor de 20.000 ha, mientras que, para otras especies de primates, los fragmentos incluidos en esta misma categoría podrían ser de dimensiones más reducidas (véase, por ejemplo, Marsh et al., 2003, para una discusión sobre este tema).

Tasas de encuentros de *Alouatta guariba clamitans*, *Brachyteles arachnoides* y *Sapajus nigritus* en el Continuum de Paranapiacaba.

En los años 1994 y 2017 se llevaron a cabo estimaciones de densidades poblacionales de primates por medio de transectos lineales (véase, por ejemplo, Braga-Pereira et al., 2021) y métodos de *Distance Sampling* (Thomas et al., 2010; Distance Sampling, 2023), en florestas secundarias tardías y maduras a lo largo de un gradiente de altitud de 1000 m en el Continuum de Paranapiacaba (González-Solís et al., 1996; González-Solís et al., 2001; Mateos et al., 2002; Guix et al., 2018a). Se han utilizado las tasas de encuentros (en este caso, grupos/km lineal) obtenidas en los últimos dos períodos de muestreos (años 1998 y 2017) como parámetro indicador para monitorear los grupos de cada especie de primates en el Continuum de Paranapiacaba (véase también Marsden et al., 2015):

Año 1998

Parques muestreados: Parque Estadual Intervalos, Parque Estadual Carlos Botelho, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, Estação Ecológica de Xitué.

Período de muestreo: entre el 18 de agosto y el 4 de septiembre de 1998.

Gradiente altitudinal abarcado: 60 - 1000 m.

Esfuerzo de muestreo: 352,4 km en 127 transectos (con repetición de algunos de los transectos al cabo de 8-12 días).

Año 2017

Parques muestreados: Parque Estadual Intervalos, Parque Estadual Carlos Botelho, Estação Ecológica de Xitué.

Período de muestreo: entre el 19 de julio y el 4 de septiembre de 2017.

Gradiente altitudinal abarcado: 50 - 1000 m.

Esfuerzo de muestreo: 251,3 km en 61 transectos (sin repetición de transectos).

Los valores de tasas de encuentros y tamaños medios de grupos están expresados en media \pm sd. Se utilizó el *glm* con distribución de errores *quasi-Poisson* para testar la significancia de diferencias de tasas de encuentros y de tamaños medios de grupos entre años (Guix et al., 2018b).

Tabla I. Valores de tasas de encuentros y tamaños de grupos de *Alouatta guariba clamitans* (Atelidae) en el Continuum de Paranapiacaba en 1998 y 2017.

AÑOS	1998	2017
Tasa de encuentros (grupos/km):	0,022 \pm 0,090	0,033 \pm 0,114
Tamaño medio de grupo***:	1,78 \pm 1,30	5,83 \pm 1,94
Tamaño de grupo (intervalo):	1 - 4	3 - 8
Número de grupos observados:	9	6
Número de individuos observados:	16	35

glm para tasa de encuentros: $p = 0,474$ (censo 1998, $n = 127$; censo 2017, $n = 61$).

glm para tamaño medio de grupos: $p < 0,000^{***}$ (censo 1998, $n = 9$; censo 2017, $n = 6$).



Figura 3. *Alouatta guariba clamitans*. Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo, sudeste de Brasil (foto: Renato Paiva).

Tabla II. Valores de tasas de encuentros y tamaños de grupos de *Brachyteles arachnoides* (Atelidae) en el Continuum de Paranapiacaba en 1998 y 2017.

AÑOS	1998	2017
Tasa de encuentros (grupos/km):	0,031 ± 0,136	0,012 ± 0,047
Tamaño medio de grupo:	7,0 ± 5,85	7,0 ± 1,41
Tamaño de grupo (intervalo):	3 - 20	5 - 8
Número de grupos observados:	8	4
Número de individuos observados:	56	28

glm para tasa de encuentros: $p = 0,215$ (censo 1998, $n = 127$; censo 2017, $n = 61$).

glm para tamaño medio de grupos: $p = 1$ (censo 1998, $n = 8$; censo 2017, $n = 4$).



Figura 4. *Brachyteles arachnoides*. Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo, sudeste de Brasil (foto: Renato Paiva).

Tabla III. Valores de tasas de encuentros y tamaños de grupos de *Sapajus nigritus* (Cebidae) en el Continuum de Paranapiacaba en 1998 y 2017.

AÑOS	1998	2017
Tasa de encuentros (grupos/km):	0,048 ± 0,138	0,040 ± 0,098
Tamaño medio de grupo:	4,35 ± 2,70	5,0 ± 2,98
Tamaño de grupo (intervalo):	1 - 10	1 - 11
Número de grupos observados:	20	10
Número de individuos observados:	87	50

glm para tasa de encuentros: $p = 0,681$ (censo 1998, $n = 127$; censo 2017, $n = 61$).

glm para tamaño medio de grupos: $p = 0,551$ (censo 1998, $n = 20$; censo 2017, $n = 10$).



Figura 5. *Sapajus nigritus*. Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo, sudeste de Brasil (foto: Renato Paiva).

De acuerdo con el método de muestreo realizado, el término *grupo* debe ser interpretado aquí como un número determinado de individuos de la misma especie que se encontraban juntos o próximos entre sí en el momento en que fueron detectados por primera vez por el observador, lo que no significa necesariamente que este conjunto represente una estructura social completa (del tipo tropa de primates).

Los datos obtenidos para *Sapajus nigritus* en el muestreo de 1994 en el Parque Estadual Intervalos con los métodos de *Distance Sampling* (gradiente de altitud abarcado: 40 - 860 m; esfuerzo de muestreo: 291 km en 68 transectos, con repetición de transectos) fueron similares a los de 1998 y 2017: tasa de encuentros (grupos/km) = $0,041 \pm 0,001$; tamaño medio de grupo = $4,83 \pm 0,73$ (González-Solís et al., 1996).

En lo que se refiere a las densidades poblacionales de estas especies de primates, cuando se comparan las obtenidas con este y otros métodos similares en la *Mata Atlântica*, los valores son muy diversos entre los distintos fragmentos forestales estudiados por diferentes autores (véanse González-Solís et al., 2001; Martins, 2005; Pinto et al., 2009; Costa et al., 2012; Ferregueti et al., 2020).

Aunque los datos obtenidos en otros estudios para *Sapajus nigritus* en fragmentos menores de Mata Atlântica han sido muy variables (entre 0,9 y 66,2 ind./km²), por lo general reflejan valores bastante más elevados que los del área núcleo del *Continuum* de Paranapiacaba en los tres años de censos (1994, 1998, 2017) (cf. González-Solís et al., 2001; Martins, 2005; Costa et al., 2012).

Los datos disponibles para *Brachyteles arachnoides* apuntan también a densidades poblacionales bastante más elevadas en los fragmentos forestales de medianas dimensiones en relación con los grandes (Strier, 2000; González-Solís et al., 2001; Martins, 2005).

En el caso de *Alouatta guariba clamitans*, las diferencias de valores de densidades son aún más evidentes, variando entre 0,6 y 149 ind./km² (Ferregueti et al., 2020) o incluso hasta 0,004 ind./km² de acuerdo con los datos recopilados para *A. guariba* (véase Culot et al., 2018). Ya en el caso de *Alouatta caraya* se han recopilado valores de densidad de hasta 400 ind./km² (Culot et al., 2018). En el fragmento forestal del Bosque Municipal Fábio Barreto,

de poco más de 3,5 ha (cuya superficie es compartida con un pequeño grupo de *Callithrix penicillata*) se documentó una variación de entre 13 y 22 individuos, entre 1980 y 1983 (Alves, 1983).

Por otra parte, en el fragmento del Continuum de Paranapiacaba (uno de los fragmentos forestales más grandes en este bioma; figura 6), las densidades de primates se encuentran entre las más bajas: *Alouatta guariba clamitans* (0,79 ind./km²), *Brachyteles arachnoides* (2,33 ind./km²) y *Sapajus nigritus* (5,31 ind./km²) (González-Solís et al., 2001).



Figura 6. Aspecto de los bosques montanos del bioma de la Mata Atlântica en el Continuum de Paranapiacaba, estado de São Paulo, Brasil (foto: Juan Carlos Guix).

Entre 1994 y 2017, los datos referentes a las estimaciones de las densidades poblacionales de los primates en este gran fragmento forestal no variaron de forma importante. De hecho, las tasas de encuentro de grupos por kilómetro lineal en este fragmento en 1998 y 2017 fueron bastante similares. Las mayores diferencias entre las estimaciones realizadas en ambos años estuvieron relacionadas con los tamaños de grupo de *Alouatta guariba clamitans* (Guix et al., 2018) (véase la tabla I).

La ausencia o las bajas densidades de diversas especies de depredadores naturales de los primates arborícolas (ej.: grandes aves rapaces y felinos) en los fragmentos de menor tamaño podría ser una de las causas de estas diferencias (González-Solís et al., 2001). Los felinos de medio y gran porte, como los ocelotes y los pumas, son algunos de los principales depredadores de monos arborícolas en los fragmentos forestales de grandes dimensiones (Santos et al., 2014; Beisiegel & Luccas, 2022). Aunque dichos felinos pueden llegar a ser frecuentes también en los entornos de los fragmentos forestales pequeños, muchas veces optan por consumir especies domésticas, como perros, cabras y ovejas, en el caso de los pumas, o aves de corral, en el caso de los ocelotes.

Por otro lado, en los fragmentos pequeños y muy pequeños, la ausencia de otras especies de primates (ej.: *Brachyteles arachnoides* o *B. hypoxanthus*) podría contribuir a que las densidades poblaciones de otras especies, como *Sapajus nigritus* y *Alouatta guariba*, sean mayores que en los fragmentos grandes. Esta tendencia se observa también en pequeños fragmentos forestales de bosques nativos situados en la Serra da Mantiqueira, donde las elevadas densidades de *Callicebus nigrifrons* suelen estar relacionadas con la ausencia de una o más especies de primates con las que son simpátricas en la región (*Sapajus nigritus*, *Alouatta guariba clamitans*).

El impacto de la fiebre amarilla (2000-2022)

La fiebre amarilla es una enfermedad infecciosa causada por un virus de la familia Flaviviridae que puede afectar a diversas especies de primates (incluyendo los humanos) y que suele ser transmitida por distintas especies de mosquitos.

Entre 2000 y 2022, diversos brotes de fiebre amarilla han afectado a primates humanos y no humanos en el este y sur de Brasil y en el nordeste de Argentina. La mayoría de estos brotes han sido clasificados como pertenecientes a “ciclos selváticos”, al ser transmitidos por mosquitos que habitan florestas tropicales y subtropicales húmedas (ej.: pertenecientes a los géneros *Haemagogus* y *Sabethes*) (Vasconcelos et al., 2004; Almeida

et al., 2011; 2014; Moreno et al., 2015; Dietz et al., 2019; Silva et al., 2020; Abreu et al., 2022; Andrade et al., 2021, 2022).

Entre los primates arborícolas de la Mata Atlântica las especies de *Alouatta* se han mostrado especialmente vulnerables a este virus (Moreno et al., 2015; Torosin et al., 2020). De hecho, se ha relatado que, a comienzos de 2018, ya habían desaparecido completamente 17 grupos de *Alouatta guariba clamitans* (un total de 86 individuos) de los bosques del Parque Estadual Alberto Löfgren - Horto Florestal (174 ha, São Paulo, SP), situado en la Serra da Cantareira (Rodrigues, 2018).

De forma similar, las poblaciones de algunas especies de pequeños primates se vieron gravemente diezgadas en los últimos años por esta enfermedad. En el caso de *Leontopithecus rosalia* se ha registrado una reducción del 32% de su metapoblación en la naturaleza, lo que sitúa de nuevo a esta especie en grave riesgo de extinción (Dietz et al., 2019).

El brote que afectó de forma más evidente a los primates del Continuum de Paranapiacaba se produjo entre comienzos de 2018 y finales de 2019. Durante este período se reportaron encuentros esporádicos con individuos de *Sapajus nigritus* y de *Alouatta guariba clamitans* en el suelo del bosque, en zonas situadas en el entorno de las áreas protegidas, algunos de ellos muertos, y otros, aún con vida, pero ya muy debilitados.

El 23 de septiembre de 2018 se avistó a un macho adulto de *Alouatta guariba clamitans*, solo en la zona de la Sede del Parque Estadual Intervales, vocalizando con dificultad y tosiendo. Dicho individuo no volvió a ser visto durante los días ni las semanas siguientes (Alejandro Cuevas, com. pers., 2019).

Cabe destacar que, tanto en 2018 como en 2019, fueron localizados dos grupos distintos de *Brachyteles arachnoides* y tres grupos de *Sapajus nigritus* en las zonas de baja altitud del Parque Estadual Intervales, Vale do Ribeira (ej.: en la región de Saibadela y de Quilonbo), pero ningún grupo o individuo aislado de *Alouatta guariba clamitans* en estas zonas. Tampoco se detectaron vocalizaciones de monos aulladores en estas y otras zonas del Vale do Ribeira entre 2018 y 2022.

Entre los años 2017 y 2019 se confirmaron diversos resultados positivos para el virus de la fiebre amarilla en primates arborícolas; mayoritariamente, en *Alouatta guariba clamitans*, *Sapajus nigritus* y *Callithrix* spp. procedentes de los Parques Estadales Alberto Löfgren y Fontes do Ipiranga, y, en menor medida, también en monos aulladores y capuchinos procedentes del entorno del Continuum de Paranapiacaba.

Además de a la fiebre amarilla, los monos arborícolas también son sensibles a las infecciones causadas por especies de *Plasmodium* (Haemosporida: Plasmodiidae) y por *Mansonella perstans* (Nematoda, Filarioidea, Onchocercidae) (Souza et al., 2023). En el caso de *Alouatta guariba clamitans*, las infestaciones por *Plasmodium* spp. (incluyendo *P. simium*) pueden llegar al 70% de los individuos silvestres capturados (n = 40) (Nunes et al., 2019). Así pues, las poblaciones de esta especie de primate se pueden ver también afectadas por estos parásitos tanto en zonas silvestres relativamente aisladas como en zonas periurbanas.

Entre marzo y abril de 2019 se realizaron nuevas incursiones en los bosques secundarios tardíos y maduros del Parque Estadual Intervalos y de la Estação Ecológica de Xitúé, así como en diversas zonas de bosques nativos situados en el entorno de estas áreas naturales protegidas, que supusieron un total de 244 km de recorridos a pie. También se realizaron incursiones puntuales (de entre 2 y 8 días) en fragmentos de bosques nativos del bioma de la Mata Atlântica en otras regiones de los estados de São Paulo (en la Serra do Mar y en la Serra da Cantareira) y de Minas Gerais (en Serra da Mantiqueira). El objetivo de todas estas incursiones fue detectar y documentar interacciones de primates arborícolas con plantas.

Aunque en 2019 se optó por no realizar transectos lineales, ni censos de primates, durante estos recorridos se localizaron 5 grupos distintos de *Sapajus nigritus* y 3 grupos distintos de *Brachyteles arachnoides* en el Continuum de Paranapiacaba (concretamente en la E.E. Xitúé y en las zonas de la Sede y junto a las bases de Quilombo y Saibadela del P.E. Intervalos). Sin embargo, no fue localizado ningún grupo de *Alouatta guariba clamitans* (y tampoco se escucharon sus vocalizaciones) en el Continuum de Paranapiacaba.

En la Serra da Cantareira y en las dos áreas visitadas de la Serra do Mar tan solo fueron localizados 1 y 2 grupos de *Sapajus nigritus*, respectivamente. No fue localizado ningún

grupo de monos aulladores (*Alouatta guariba*) en estas sierras y tampoco se percibieron sus vocalizaciones.

Debido a la irrupción de la pandemia de la COVID-19, en 2020 y 2021 tan solo fue posible contar con informaciones puntuales sobre la presencia de grupos de primates arborícolas en el Continuum de Paranapiacaba aportadas por los guardabosques y una investigadora residente (en este caso, en el entorno del Parque Estadual Carlos Botelho). Durante estos dos años, se reportaron regularmente avistamientos de *Sapajus nigritus* y de *Brachyteles arachnoides* (Renato Paiva, in litt., 23 nov. 2020), entre los 650 y los 900 m de altitud en el Parque Estadual Intervalos. Sin embargo, tan solo se detectaron vocalizaciones de monos aulladores en una ocasión en las zonas más elevadas (700-900 m de altitud) del Parque Estadual Intervalos (Renato Paiva, in litt., 1 feb. 2022).

Durante este período se detectaron vocalizaciones y avistamientos de cuatro grupos de *Alouatta guariba clamitans* en el Parque Estadual Carlos Botelho entre los 600 y los 900 m de altitud (Beatriz Beisiegel, in litt., 12-13 nov. 2020). En diciembre de 2021 se avistó un grupo formado por dos machos (un adulto y un subadulto) y una hembra con una cría en el entorno del Parque Estadual Intervalos situado junto al borde del altiplano (Renato Paiva, in litt., 29 dic. 2021). A estos registros se añaden otros tres: el primero se corresponde con la vocalización de *A. g. clamitans* en el borde del altiplano, en el Parque Estadual Carlos Botelho, el 31 de diciembre de 2022 (Beatriz Beisiegel, in litt., 31 dic. 2022) y los otros dos se refieren a los avistamientos de dos grupos de *Brachyteles arachnoides*: uno en la región de Carmo, el 29 de diciembre de 2022, y otro en la Trilha do Mirante Velho, el 9 de enero de 2023 (Parque Estadual Intervalos; Renato Paiva, in litt., 9 ene. 2023 y 23 ene. 2023, respectivamente).

Teniendo en cuenta estos datos, es probable que este último brote de fiebre amarilla haya afectado, de forma especial y grave, a las poblaciones de *Alouatta guariba clamitans* en el Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira y en el Parque Estadual Intervalos. En este sentido, cabe destacar que en los últimos cuatro años (2019-2022) no se obtuvo ningún registro de visualización o de vocalización de monos aulladores por debajo de la cuota de altitud de 500 m en todo el Continuum de Paranapiacaba.

En una zona de mosaicos de bosques nativos secundarios y pastizales de la Serra da Mantiqueira (Sítio das Anhumas y áreas contiguas, municipio de Extrema, estado de Minas Gerais) se localizaron cinco grupos de *Callicebus nigrifrons* en un área de aproximadamente 140 ha situada a altitudes de entre 1100 y 1400 m. Aunque se trata de una especie de primate que también es sensible a la fiebre amarilla (Sacchetto et al., 2020; Berthet et al., 2021), en general los registros comprobados de mortalidad de esta especie referentes a los últimos brotes de la enfermedad han sido más bajos en comparación con los de *Alouatta* spp. y *Callithrix* spp. (Cunha et al., 2019; Silva et al., 2020). No se detectaron otras especies de primates arborícolas en esta área.

El 21 de mayo de 2019 se localizaron dos grupos distintos de *Alouatta guariba clamitans* (uno compuesto por ocho individuos adultos y una cría agarrada a la madre, y otro grupo con al menos seis individuos adultos) aparte de un ejemplar aislado (macho adulto) de la misma especie vocalizando en otra zona del parque y un grupo de al menos siete individuos de *Callithrix* sp./spp. (posiblemente formado por individuos híbridos de *C. penicillata* y *C. jacchus*) en el Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (526,38 ha), estado de São Paulo.

La fiebre amarilla ha diezmando las poblaciones de *Alouatta guariba clamitans* en el Continuum de Paranapiacaba y su entorno, especialmente por debajo de la cuota de altitud de 500 m. En diversos fragmentos forestales aislados y de distintos tamaños situados en los entornos de las áreas naturales protegidas esta especie ha desaparecido por completo.

Esta situación también se ha verificado en otras áreas del sudeste de Brasil, donde, por ejemplo, se han estimado reducciones del 82% de las poblaciones de *A. g. clamitans* en el estado de Espírito Santo y de entre el 80% y el 90% en la RPPN Feliciano Miguel Abdala, en el estado de Minas Gerais (Berthet et al., 2021).

Teniendo en cuenta los brotes anteriores de esta dolencia en otras áreas y regiones de distribución de *A. guariba* (véase Almeida et al., 2011; Moreno et al., 2015; Ferregueti et al., 2020; Silva et al., 2020) en las últimas décadas, las posibilidades de que se haya producido una drástica reducción también en la metapoblación de esta especie son muy elevadas (Beschorner da Veiga et al., 2015).

Sobreposición parcial de la dieta de las especies de primates de mayor tamaño

Aunque las especies de primates de gran tamaño de la Mata Atlântica presentan diferencias en cuanto al comportamiento alimentario y la composición de sus dietas, en las zonas donde conviven dos o más especies en simpatria, se observa cierto grado de sobreposición alimentaria. Así pues, cuando una especie de *Brachyteles*, *Sapajus* y *Alouatta* habitan en una misma área, determinadas especies de plantas, o a veces incluso las mismas partes (hojas, flores o frutos), pueden ser utilizadas como alimento por estos primates. Dicha sobreposición parcial en la dieta se ha observado en el Continuum de Paranapiacaba, donde, por ejemplo, *Brachyteles arachnoides* y *Sapajus nigritus* pueden alimentarse del recubrimiento carnoso (arilos) que envuelve las semillas de *Inga sessilis* (Fabaceae), o *B. arachnoides*, *A. guariba clamitans* y *S. nigritus* a veces se alimentan de los recubrimientos nutritivos que envuelven las semillas de *Hymenaea courbaril* (Fabaceae) y de *Posoqueria latifolia* (Rubiaceae) en una misma zona de bosque (véase más adelante).

En ocasiones es posible observar incluso a más de una de estas especies de primates consumiendo estos recursos en un mismo árbol en momentos distintos (ej.: en el Parque Estadual Intervalos). De este modo, en determinadas situaciones, puede darse también cierto grado de competencia alimentaria entre dichas especies, especialmente en años en los que las zonas más elevadas de la Serra de Paranapiacaba son afectadas por fuertes heladas que dañan parte de la vegetación arbórea, lo que reduce la disponibilidad general de alimento. Es posible que estos contextos ecológicos influyan en las densidades poblacionales de estas especies cuando se encuentran en simpatria/sintopía en los fragmentos forestales más grandes.

Interacciones mutualistas

Los primates como potenciales polinizadores

Los primates arborícolas interactúan con las flores de distintas maneras y con resultados muy variados que pueden ser resumidos, de forma muy simplificada, en dos grupos: 1)

consumiendo néctar, polen e incluso partes de las flores, pero al mismo tiempo participando en la transferencia de polen entre distintas flores de una misma especie; 2) consumiendo las flores enteras o destruyendo sus partes vitales de forma que estas estructuras vegetales no puedan desarrollar frutos y semillas. Incluso las interacciones englobadas en el “grupo 1” no siempre tienen como resultado la polinización. Por tanto, el hecho de que un primate interactúe con flores de una o más especies no significa necesariamente que sea un polinizador efectivo.

A escala mundial existen numerosos estudios que describen interacciones entre primates y flores, pero pocos han logrado obtener datos sobre el papel de los primates como polinizadores efectivos (Heymann, 2011). En el caso de la Mata Atlántica, las referencias sobre el papel potencial de los primates en la polinización de determinadas especies de plantas son escasas (ej.: Torres de Assumpção, 1981; Alves & Guix, 1992; Ferrari & Strier, 1992; Pavé et al., 2009), por lo que resulta necesario investigar detalladamente qué rol juegan las distintas especies de monos en este tipo de interacción mutualista.

Uno de los ejemplos clásicos de polinización potencial de una especie de planta por una especie de primate de la Mata Atlántica es el de *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) por *Brachyteles arachnoides* (Torres de Assumpção, 1981; Ferrari & Strier, 1992). Sin embargo, véase la sección titulada “Depredación de semillas” en relación con esta misma especie de planta.

Dispersión de semillas

Los primates juegan un papel fundamental en la dispersión de semillas de un gran número de especies tropicales y subtropicales del mundo, especialmente en la región neotropical (véase, por ejemplo, Bueno et al., 2013 y Razafindratsima et al., 2018). Por lo general, las especies de Callitrichidae y Pitheciidae del bioma de Mata Atlántica tienden a dispersar semillas pequeñas (de menos de 5 mm de diámetro) y medianas (de entre 5 y 19 mm de diámetro), mientras que las especies de Atelidae y Cebidae, son capaces de dispersar desde semillas diminutas (de 1 o 2 mm de diámetro), como las de *Ficus* spp. (Moraceae), a semillas grandes (de más de 19 mm de diámetro) (figura 7).



Figura 7. Fruto en desarrollo de *Duguetia cf. lanceolata* (Annonaceae): entero (arriba) y abierto (abajo). Los frutos de las anonáceas son un recurso alimentario comúnmente utilizado por *Alouatta guariba clamitans*, *Brachyteles arachnoides* y *Sapajus nigritus* en el Continuum de Paranapiacaba (foto: Juan Carlos Guix).

Aunque las especies de *Alouatta* son mayormente folívoras, presentando también un elevado consumo de flores, los frutos (esencialmente, las pulpas nutritivas) constituyen un recurso alimentario importante para estos primates. Consecuentemente, son potenciales dispersores de semillas de numerosas especies vegetales pertenecientes a una gran variedad de familias botánicas. Por lo general, las especies de plantas pertenecientes a los géneros *Cecropia* (Urticaceae) e *Inga* (Fabaceae) constituyen una parte significativa de la dieta de *Alouatta* spp. repartidas por diferentes biomas (cf. Molina & Rivera, 2005).

En el Continuum de Paranapiacaba destaca el consumo de frutos de *Ficus gomelleira*, *F. guaranitica*, *F. insipida*, *F. luschnatiana* (Moraceae), *Cecropia glaziovii*, *C. pachystachya* (Urticaceae), *Eugenia* spp., *Myrcia* spp., *Campomanesia* spp. (Myrtaceae), *Inga* spp. (Fabaceae), *Ocotea* spp., *Nectandra* spp., *Cryptocarya* spp. (Lauraceae), *Coccoloba* spp. (Polygonaceae), *Duguetia lanceolata*, *Annona* spp., *Guatteria* sp. (Annonaceae), *Phytolacca dioica* (Phytolaccaceae), *Chrysophyllum* spp. (incluyendo *Chrysophyllum gonocarpum* y *C. viride*) y *Pouteria* spp. (incluyendo *Pouteria caimito*, *P. psammophila* y *P. venosa*) (Sapotaceae), por parte de *Alouatta guariba clamitans*. Los frutos de gran parte de estas especies y géneros de plantas también son consumidos por *Brachyteles arachnoides* (Petroni, 2000 y referencias) y *Sapajus nigritus* en el Continuum de Paranapiacaba.

Los frutos de diversas especies de árboles y de palmeras también constituyen una parte importante de la dieta de los monos aulladores en diferentes tipos de bosques de la Mata Atlântica. En el Parque Estadual das Fontes do Ipiranga se ha registrado el consumo de frutos de *Vitex polygana* (Lamiaceae), *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae), *Cecropia* sp. (Urticaceae) *Ficus* spp. (Moraceae), *Prunus* sp. (Rosaceae), *Eugenia* spp., *Myrcia* spp., *Calyptranthes* spp. (Myrtaceae) y *Licania* sp. (Chrysobalanaceae) por parte de *Alouatta guariba clamitans*. Registros históricos de la presencia de semillas enteras en las heces de esta especie de mono aullador en este mismo parque incluyen *Coccoloba arborescens* (Polygonaceae), *Guatteria* sp. (Annonaceae), *Ilex* sp. (Aquifoliaceae) y *Diclidanthera* sp./spp. (Polygalaceae) (Kuhlmann & Kühn, 1947).

Entre los registros de consumo de frutos maduros e ingestión de semillas por *Alouatta guariba clamitans* en el Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP) se encuentran:

Campomanesia guaviroba (Myrtaceae), *Calophyllum brasiliense* (Calophyllaceae), *Nectandra* sp. (Lauraceae) y *Ficus* sp. (Moraceae) (Guix, 1995, 1996).

Alouatta guariba con frecuencia se alimenta de los frutos maduros de *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) en la pluvisilva atlántica (Prates et al., 1990; Miranda & Passos, 2004; Marques et al., 2008; Santos et al., 2013; Chaves et al., 2018) y en las restingas arbóreas litorales, así como en los bosques subtropicales del interior, tanto en los fragmentos forestales pequeños como en los bosques secundarios jóvenes de diversos fragmentos medianos y grandes. Por ejemplo, entre 1988 y 1999, se contabilizaron 94 y 57 registros (observaciones de ingestión de frutos o presencia de semillas enteras en las heces) de consumo de frutos maduros de *Syagrus romanzoffiana* por *Alouatta guariba clamitans* en el Parque Estadual das Fontes do Ipiranga y en la Serra da Cantareira, respectivamente. Por otra parte, bajo la copa de los árboles que estos monos utilizan como dormitorio o dispersas por el bosque, en estas y otras áreas, es habitual encontrar heces que contienen semillas enteras de esta especie de palmera (Guix & Ruiz, 2000).

Así pues, los monos aulladores diseminan un gran número de especies de plantas, hecho que resulta evidente al estudiar la colonización de las numerosas especies de las que se alimentan en los sotobosques situados bajo los árboles dormitorio (ej.: *Alouatta caraya* en el Bosque Municipal Fábio Barreto de Ribeirão Preto, Alves, 1983; Guix, 1995). Algunos autores consideran que las concentraciones de semillas en las heces bajo los árboles dormitorio de *Alouatta g. clamitans*, junto con la acción que realizan determinados escarabajos al disgregar la materia fecal de estos primates, aumenta las posibilidades de germinación de las semillas y la colonización de las plántulas y plantas jóvenes de *Campomanesia xanthocarpa* (Myrtaceae) (Fuzessy et al., 2021a).

Dispersión de semillas grandes y semillas encerradas en estructuras muy fibrosas

Muchas de las especies de plantas del este de Brasil que producen frutos y/o semillas relativamente grandes habrían sido dispersadas por una megafauna herbívora, incluyendo grandes primates arborícolas como *Protopithecus brasiliensis*, *Cartelles coimbrafilhoi* y *Caipora bambuorum*.



Figura 8. Aspecto de una legumbre de *Inga sessilis* (Fabaceae), con recubrimiento duro y muy fibroso, abierto por un *Sapajus nigritus* en la Serra de Paranapiacaba (foto: Juan Carlos Guix).

Las especies vivientes de monos aulladores son capaces de transportar semillas grandes en el interior del tracto digestivo [ej.: *Alouatta caraya* en relación con *Spondias mombin* (Anacardiaceae), Alves, 1983; Guix, 1995 y *Alouatta guariba clamitans* en relación con *Licania* spp. *sensu lato* (Chrysobalanaceae)], lo que convierte a estos primates en importantes dispersores de especies de plantas que producen semillas de este tipo, especialmente en los fragmentos forestales pequeños (Guix, 1995; Arroyo-Rodríguez et al., 2015a; Chaves et al., 2018).

En este sentido, Bufalo et al. (2016) remarcan que *Brachyteles* spp. dispersan una mayor diversidad de plantas de la Mata Atlântica que producen semillas grandes que las especies de primates más pequeñas que habitan este bioma. *Sapajus nigritus* y *Brachyteles arachnoides* son capaces de abrir los recubrimientos duros y/o muy fibrosos que protegen las semillas de diversas especies arbóreas (ej.: *Inga sessilis* y *Hymenaea courbaril*, Fabaceae; *Posoqueria latifolia*, Rubiaceae) (Guix, 1995) (figura 8).

Cabe recordar que los primates arborícolas pueden transportar semillas viables en el interior del tracto digestivo (endozoocoria), así como trasladar frutos enteros o partes de frutos con semillas en la boca a distancias relativamente cortas (ectozoocoria). Aparte de los monos aulladores, las especies de *Brachyteles* también participan activamente en la endozoocoria de determinadas especies de plantas que producen semillas medianas y grandes. Por otra parte, *Brachyteles* spp. y *Sapajus* spp. participan también en la ectozoocoria, frecuentemente transportando frutos y semillas de este tipo de plantas a cortas distancias.

Cuando *Sapajus nigritus* y *Brachyteles arachnoides* se alimentan de los frutos de determinadas especies, es frecuente que causen daños en algunas semillas, sin embargo, dejan caer algunas semillas intactas al suelo o incluso algunas son engullidas enteras y en condiciones de germinar. Esto suele ocurrir con las semillas de *Posoqueria latifolia* en el Continuum de Paranapiacaba (Guix, 1995, 1996) (figura 9). Así pues, estos primates pueden actuar, a la vez, como depredadores y diseminadores de semillas de una misma especie vegetal.



Figura 9. Fruto de *Posoqueria latifolia* (Rubiaceae) de la zona de Saibadela, Parque Estadual Intervales (foto: Juan Carlos Guix).

Interacciones antagonistas

Consumo de hojas y brotes

El consumo de hojas y brotes (folivoría) constituye una parte esencial de la dieta de los primates de la Mata Atlântica, sobre todo en las especies de mayor tamaño. Sin embargo, la proporción de consumo de hojas y brotes, respecto a otros ítems alimentarios (ej.: frutos y semillas) puede variar considerablemente de acuerdo con la época del año y con el

tamaño de los fragmentos forestales (véase, por ejemplo, Talebi & Lee, 2010). De este modo, se ha documentado que, en el Continuum de Paranapiacaba, *Bachyteles arachnoides* tiene una dieta más frugívora que en los fragmentos forestales menores (Carvalho Jr. et al., 2004). Por otra parte, los *Alouatta* spp. son los más folívoros y han desarrollado adaptaciones especiales para digerir este tipo de alimento (Strier, 1992; Limeira, 1996; Miranda & Passos, 2004).

A pesar de que la folivoría por primates es un tipo de interacción antagonista (véase Chapman et al., 2013), en la mayoría de los casos, no parece comprometer gravemente el éxito reproductor de las plantas que son consumidas por estos animales. Aunque los primates pueden llegar a consumir brotes y hojas de un mismo árbol durante varios días seguidos, por lo general, las diferentes especies tienden a diversificar la dieta, con hojas, flores y frutos de otros individuos y especies vegetales.

Así pues, se ha podido observar en fragmentos medianos (ej.: *Alouatta guariba clamitans* en el Parque Estadual das Fontes do Ipiranga) o incluso muy pequeños (ej.: *Alouatta caraya* en el Bosque Municipal Fábio Barreto) que los monos aulladores no producen una defoliación severa en los árboles de los que se nutren. Dicho comportamiento podría estar relacionado con determinadas sustancias producidas por las plantas (ej.: taninos), que actuarían como defensas químicas contra una herbivoría excesiva sobre una misma especie o incluso sobre un determinado individuo, tal como se ha descrito en relación con los hábitos alimentarios de otros herbívoros (véase, por ejemplo, Zinn et al., 2007 y referencias en esta publicación).

Sapajus nigritus suele alimentarse del núcleo de las hojas de bromelias (ej.: *Vriesea* spp. Bromeliaceae) y el palmito de palmeras-juçara (*Euterpe edulis*; Arecaceae) (Guix, 1995, 1996, 2021) y de guaricangas (*Geonoma* spp., Arecaceae) (Brocardo et al., 2010). Esta especie también se alimenta regularmente de los brotes de taquaruçu (*Guadua tagoara*; Poaceae) especialmente en los meses de invierno austral (figura 10).



Figura 10. Hojas de bromelia (Bromeliaceae) epífita (arriba) y brotes de taquaruçu (*Guadua tagoara*; Poaceae) (abajo), arrancados y parcialmente consumidos por *Sapajus nigritus* en la Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo (foto: Juan Carlos Guix).

Sin embargo, en algunos casos, este tipo de interacción antagonista primate-planta puede llegar a tener un impacto especialmente importante en los fragmentos forestales pequeños y medianos de la Mata Atlântica, llegando incluso a mermar la ocurrencia de algunas especies de plantas (Souza & Martins, 2006; Santos et al., 2007; Portela, 2008; Portela et al., 2010).

De este modo, se ha detectado que en los fragmentos forestales pequeños y muy pequeños, situados en las zonas de bajas altitudes del Vale do Ribeira (pluvisilvas propiamente dichas), los especímenes de medio y gran tamaño de determinadas especies de bromelias epífitas del género *Vriesea* suelen ser más escasos (por unidad de superficie) que en el cercano Continuum de Paranapiacaba.

Por lo general, las florestas subtropicales interiores semicaducifolias, situadas en la cuenca del río Paraná, cuentan con menor riqueza y densidad de bromelias, por unidad de superficie que la pluvisilva atlántica de las vertientes montañosas de la Serra do Mar y de las planicies litorales (véanse Martinelli et al., 2008; Lima et al., 2011; Basílio et al., 2015; Dorneles & Biermann, 2018; Dias et al., 2020). Incluso las restingas arbóreas litorales cuentan con mayor densidad y riqueza de bromelias que las florestas interiores del altiplano paulista. Esto se explica por las elevadas pluviosidades de las zonas litorales respecto a este altiplano del interior.

Sin embargo, es posible que, en el pasado, cuando abundaban las zonas extensamente cubiertas por florestas interiores del altiplano, la abundancia (y quizá también la diversidad) de bromelias fuera mayor que las que se verifican actualmente en este tipo de formaciones vegetales. En este sentido, el botánico Kurt Hueck señala determinados aspectos fisionómicos de los bosques subtropicales interiores que existían en las décadas de 1940 y 1950 que pueden parecernos extraños en los fragmentos forestales residuales de este tipo de bosques en la actualidad: “*El carácter general es de un bosque de 25 a 30 m de altura, con gran densidad de vegetación inferior, lianas y epífitas*” (Hueck, 1972). Aunque este autor no se refiere específicamente al grupo de las bromelias en su breve descripción, remarca la gran densidad de epífitas. Así pues, cabe la posibilidad de que en los bosques interiores existieran bastantes más epífitas que actualmente y que las poblaciones aisladas de determinadas especies de primates (ej.: *Sapajus nigritus*, *S.*

libidinosus o incluso *S. cay/apella* en el este de Paraguay; véase Martins-Junior et al., 2018) pudieran estar relacionadas con algunos de estos y otros posibles cambios en las comunidades vegetales de muchos de los fragmentos forestales que existen actualmente.

Por otro lado, las lianas constituyen una parte importante de la dieta de diversas especies de primates neotropicales (Arroyo-Rodríguez et al., 2015b), incluyendo algunas de la Mata Atlântica (ej.: *Alouatta guariba*, *Brachyteles arachnoides*, *Callicebus coimbrai*; véanse Martins, 2009; Souza-Alves et al., 2011). De este modo, es posible también que estos primates jueguen un papel significativo en la dinámica poblacional y ecológica de este tipo de plantas. De ser así, la ausencia o las bajas densidades poblacionales de estos primates en los fragmentos forestales de pequeñas y medianas dimensiones podrían contribuir a la propagación de determinadas lianas (tanto en número de individuos como en extensión de recubrimiento). En un sentido inverso, las altas densidades de grandes primates en los fragmentos pequeños podrían afectar negativamente a algunas enredaderas y favorecer a otras.

Consumo de flores

Todas las especies de Atelidae, Cebidae y Pitheciidae del bioma de la Mata Atlântica se alimentan, en mayor o menor medida, de flores. El consumo de flores suele suplir dos importantes necesidades metabólicas: la absorción de nutrientes y del agua contenida en los tejidos florales. Dicho comportamiento alimentario es especialmente importante y evidente durante los períodos de mayor escasez de lluvias, lo que reduce además el riesgo asociado al acto de bajar de los árboles y exponerse más a los depredadores que deambulan por el suelo del bosque (véanse Chaves et al. 2021; Beisiegel & Luccas, 2022).

Este tipo de consumo puede afectar a la producción de frutos y semillas de determinadas especies, especialmente cuando las flores aún no han sido polinizadas. Sin embargo, el consumo de flores no siempre representa su completa destrucción. Este es el caso de *Alouatta caraya* cuando se alimenta de las flores de *Handroanthus* spp., *Tabebuia* spp. (Bignoniaceae) y de *Ceiba speciosa* (Malvaceae). Esta especie de primate habita los bosques subtropicales semicaducifolios y los bosques de galería del centro, sudeste y sur de Brasil, extremo norte de Uruguay, nordeste de Argentina, este y sur de Paraguay y este de Bolivia,

frecuentemente en zonas de mosaicos de florestas con sabanas, chaco o pantanal (Giordano & Ballard, 2010; Jardim et al., 2020), sujetas a marcados períodos de sequía durante el invierno. A pesar de la escasez de brotes, hojas tiernas y frutos en esta época del año, durante el período de floración de estas especies leñosas, *A. caraya* suele consumir las partes más externas de la corola o los pétalos de las flores, dejando así intactas las partes reproductoras de las mismas, situadas en su base (Alves, 1983; Alves & Guix, 1992). Esto posibilita que al menos parte de las flores que ya han sido polinizadas, antes de ser parcialmente consumidas por estos monos aulladores, puedan desarrollar frutos.

Depredación de semillas

Durante el invierno austral, con frecuencia la productividad de frutos y otros alimentos consumidos por especies de primates en el sudeste y sur de Brasil decrece considerablemente, lo que lleva a estas especies a buscar otras fuentes alimentarias. Una de ellas consiste en el material nutritivo de determinadas semillas (en este caso, el endospermo y los embriones que contienen). De este modo, en el período de junio a septiembre, diversas especies pertenecientes a los géneros *Sapajus* y *Callicebus* buscan este tipo de fuente alimentaria producida por una gran variedad de plantas (ej.: Santos et al., 2012). Generalmente, estos primates eligen aquellas semillas que, por unidad, les puedan aportar un mayor volumen de endospermo, es decir, semillas de grandes y medianas dimensiones cuyo endospermo sea más accesible. Sin embargo, en condiciones de escasez de alimentos, algunas especies de primates relativamente grandes, como las del género *Sapajus*, pueden optar por buscar semillas relativamente pequeñas, como las de *Pinus elliottii* (Pinaceae) (figura 11; véase también Smith et al., 2022).

Los primates pueden actuar de forma antagónica con las plantas que consumen de diversas formas. Algunas de las formas más frecuentes se producen cuando destruyen directamente semillas maduras en condiciones de germinar (depredación de semillas) o cuando consumen frutos no maduros cuyas semillas aún no se han desarrollado lo suficiente como para poder germinar. En estos casos, aunque no destruyan todas las semillas de estos frutos, la planta pierde posibilidades de poder colonizar nuevos ambientes. De este modo, se ha observado, por ejemplo, a *Sapajus nigritus* depredando semillas no maduras de

Cariniana estrellensis (Lecythidaceae) y abriendo frutos no maduros de *Posoqueria latifolia* (Rubiaceae) en el Parque Estadual Intervalos y en el Parque Estadual Carlos Botelho (Guix, 1995).



Figura 11. Ejemplo de un espécimen de *Sapajus nigritus* alimentándose de semillas pequeñas de *Pinus elliottii* (Pinaceae), una especie de conífera introducida en Sudamérica, en el entorno del Parque Estadual Intervalos, sudeste de Brasil (foto: Renato Paiva).

Por lo general, las especies de monos capuchinos (*Sapajus* spp.) suelen ser bastante granívoras, es decir, en su dieta de tipo generalista, consumen semillas en diferentes estadios de desarrollo. Así pues, las especies de este género que habitan la Mata Atlântica pueden depredar tanto semillas en desarrollo como semillas ya completamente desarrolladas que aún permanecen adheridas a los árboles o incluso semillas desarrolladas que se encuentran el suelo del bosque. En este sentido, en períodos de sequía prolongados, se ha observado a individuos de *Sapajus nigritus* y de *S. libidinosus* que habitan en

fragmentos pequeños y muy pequeños alimentarse de una gran variedad de semillas inmaduras en los árboles y también bajar al nivel del suelo para buscar semillas entre la hojarasca.

Sapajus nigritus y *Callicebus nigrifrons* con frecuencia se alimentan de semillas de *Araucaria angustifolia* recogidas directamente de las piñas (conos femeninos) cuando no están completamente maduras y se encuentran adheridas aún al árbol. Dicho comportamiento ha sido observado en varias ocasiones en pequeños núcleos-enclaves de esta especie de conífera en la Serra da Mantiqueira, en el estado de Minas Gerais. Incluso se ha podido comprobar que la depredación de un gran número de semillas inmaduras por parte de *Sapajus nigritus* puede afectar a la colonización de esta especie de gimnosperma en el estado de Paraná (Pagno et al., 2015).

Como se ha comentado en la sección titulada “Los primates como potenciales polinizadores”, se han registrado interacciones de *Brachyteles arachnoides* con estructuras florales de *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae), lo que abre la posibilidad de que las dos especies de *Brachyteles* puedan actuar como polinizadores de estas plantas. Sin embargo, otras observaciones apuntan que *Brachyteles hypoxanthus* puede actuar también como depredador de semillas inmaduras de esta especie de planta (Mourthé et al., 2008). Por otra parte, se ha observado que *B. hypoxanthus* defeca tanto semillas fragmentadas de *Carpotroche brasiliensis* (Achariaceae) por efecto de la masticación, como semillas enteras, pudiendo actuar, a la vez, como depredador y dispersor de semillas de esta planta. Estos ejemplos ilustran brevemente la gran complejidad que representa situar a los primates en una u otra categoría de interacción (Dracxler & Kissling, 2022), ya sea como polinizadores o simples consumidores de flores, ya sea como depredadores o dispersores de semillas, abriendo así nuevas posibilidades sobre el rol de estas y otras especies de primates en las redes de interacciones animal-planta.

En los fragmentos forestales grandes, como el del Continuum de Paranapiacaba, el impacto de la depredación de semillas por los primates es relativamente pequeño en comparación con el efecto de este tipo de depredación por parte de las mismas especies en los fragmentos medianos y pequeños. Así pues, se ha verificado que, en condiciones de escasez de alimentos, los monos arborícolas tienden a realizar desplazamientos diarios mayores

que en épocas de mayor abundancia de alimentos. Esto, en un principio, beneficiaría la dispersión de semillas de los frutos de los que se alimentan, puesto que, al cubrir una superficie más extensa de bosque, las probabilidades de que las semillas intactas que transportan en sus tratos digestivos puedan colonizar nuevos ambientes aumentan.

Sin embargo, en los fragmentos forestales medianos, y sobre todo en los pequeños, al disponer de menores superficies de hábitats favorables, las especies de *Sapajus* pueden llegar a sobreexplotar e incluso agotar los recursos alimentarios disponibles y, por tanto, consumir un mayor número de semillas medianas y grandes. Así pues, es posible que la estacionalidad en la disponibilidad de determinados recursos alimentarios sea uno de los factores que obliguen a los monos capuchinos a buscar otros tipos de alimentos (Mikich & Liebsch, 2014).

Polinización y dispersión de plantas foráneas

No todas las interacciones mutualistas en las que participan los primates favorecen los ecosistemas en los que viven. Los primates de la Mata Atlântica pueden ser tanto potenciales polinizadores como dispersores de un gran número de especies de plantas foráneas (Alves, 1983; Guix, 1995, 1996; Pavé et al., 2009; Canale et al., 2016; Chavez & Bicca-Marques, 2016).

Los primates arborícolas suelen dispersar semillas de especies foráneas a partir de matrices de plantas (árboles, arbustos, palmeras y lianas adultos) que encuentran en los entornos más próximos a las áreas de bosque nativo donde habitan, e incluso en su interior. Al alimentarse de especies alóctonas, con frecuencia actúan como dispersores de estas especies, algunas de las cuales acaban por colonizar las áreas de bosque. Una vez dentro de estas áreas, las probabilidades de que algunas especies vegetales se conviertan en invasoras aumentan.

De este modo, al adentrarse en zonas urbanas y periurbanas (véase, por ejemplo, Duffy et al., 2022), así como en las zonas periféricas de los fragmentos forestales y sus entornos agrícolas, con frecuencia los primates se alimentan de frutos de plantas alóctonas. Se han

observado a *Sapajus* spp. alimentándose de diversas especies de plantas foráneas en los entornos de algunas áreas de bosques naturales, tales como *Mangifera indica* (Anacardiaceae), *Persea americana* (Lauraceae), *Psidium guajava* (Myrtaceae), *Morus nigra* (Moraceae), *Carica papaya* (Caricaceae), *Eriobotrya japonica* (Rosaceae), *Coffea arabica* (Rubiaceae), *Pinus elliottii* (Pinaceae), *Citrus* spp. (Rutaceae), entre otras. También se ha observado a *Alouatta caraya* alimentándose de frutos de *Syzygium cumini* (Myrtaceae), *Ficus thonningii*, *Morus nigra* (Moraceae), *Tamarindus indica* (Fabaceae), *Murraya paniculata* (Rutaceae), *Spondias mombin* (Anacardiaceae) (Guix, 1995) en entornos de bosques nativos, e incluso a *Alouatta caraya* y a *A. guariba* alimentándose de frutos de *Caryota urens* (Arecaceae) plantadas en el interior de áreas naturales protegidas.

El consumo de frutos de especies foráneas por monos aulladores suele ser mayor en los fragmentos pequeños que en los medianos o grandes, como es el caso de *A. guariba clamitans* consumiendo frutos de *Psidium guajava*, *Eriobotrya japonica*, *Citrus reticulata* y *Diospyros kaki* en fragmentos menores de 10 ha (Chaves & Bicca-Marques, 2016).

En la región de Ribeirão Preto (SP), *Callithrix penicillata* (Callitrichidae), una especie que habita las sabanas, los bosques caducifolios y los bosques de galería del Brasil Central, con frecuencia se adentra en las urbanizaciones para alimentarse de especies de invertebrados y frutos maduros de plantas foráneas en jardines privados, como *Psidium guajava* (Myrtaceae) y *Morus nigra* (Moraceae).

A veces, los primates pueden alimentarse de los frutos de determinadas especies de plantas que no son propiamente invasoras (como *Musa x paradisiaca*, Musaceae) en el entorno de los fragmentos forestales. En estos casos, dos consecuencias pueden derivarse de este tipo de interacciones: *a)* al alimentarse de los frutos de una especie foránea los primates están dejando de consumir frutos de plantas autóctonas que normalmente forman parte de su dieta, lo que puede afectar a la dispersión de sus semillas y *b)* alimentándose de especies no invasoras en períodos de escasez de alimentos pueden minimizar los efectos antagonistas sobre determinadas plantas autóctonas, especialmente en los fragmentos forestales pequeños y muy pequeños.

Gran parte de las interferencias antrópicas que afectan negativamente a las áreas naturales protegidas de los bosques tropicales del mundo proceden de sus entornos inmediatos y de

áreas próximas (Laurance et al., 2012). La introducción de especies foráneas invasoras o potencialmente invasoras es una de las principales amenazas a la biodiversidad y los primates arborícolas neotropicales participan activamente en las redes de interacciones mutualistas que propician la entrada y la propagación de este tipo de especies vegetales en el interior de las reservas.

Interacciones complejas

Las interacciones animales-plantas muchas veces producen efectos más intrincados que los que es posible observar en un primer momento. Por ejemplo, cuando un primate se alimenta de frutos carnosos, habitualmente interacciona también con diversos otros organismos (ej.: bacterias, virus, hongos, invertebrados) que pueden encontrarse en la superficie o en el interior del fruto. Del mismo modo, estas interacciones pueden desencadenar resultados muy diversos, en función de los organismos que se vean involucrados en las interacciones (Guix, 2006).

En la Mata Atlántica, encontramos ejemplos ilustrativos de esta complejidad en las interacciones de algunos primates con determinados insectos frugívoros/granívoros. Es frecuente que algunas especies de dípteros (ej.: del género *Anastrepha*; familia Tephritidae) depositen huevos en los frutos. Cuando estos eclosionan, las larvas se alimentan de la pulpa carnosa y nutritiva de estos frutos o, en otros casos, de las semillas (Taira et al., 2013). De este modo, los primates, al alimentarse de los frutos ya maduros, suelen ingerir también las larvas de los insectos que se encuentran en su interior. Al digerir estas larvas junto con la pulpa carnosa, los primates reciben un aporte extra de nutrientes de origen animal.

En un principio, podríamos pensar que los frutos altamente infestados por larvas de dípteros presentan un aspecto menos atractivo para los primates arborícolas y otros grupos de frugívoros, ya que frecuentemente contienen marcas en la superficie o incluso a veces deformaciones. Sin embargo, esto no siempre es así (Bravo, 2008). De hecho, puede ocurrir precisamente lo contrario (véase Valburg, 1992). Se ha podido comprobar que

determinadas especies de primates seleccionan frutos infestados para alimentarse, en detrimento de los frutos no infestados (Santos-Barnett et al., 2022). En otros casos, aparentemente no parece haber una clara preferencia o rechazo de unos frutos sobre otros.

El consumo de frutos parasitados por insectos podría favorecer a determinadas especies vegetales, ya que la depredación contribuye a controlar las poblaciones de parásitos. Sin embargo, algunos insectos no solo han conseguido “esquivar” la acción depredadora de diversas especies de frugívoros, sino que incluso se habrían beneficiado de ellos, posiblemente por medio de la *exaptación* (cf. Gould & Vrba, 1982). Este podría ser el caso, por ejemplo, de *Revena rubiginosa*, una especie de gorgojo del sudeste de Brasil que utiliza los coquitos de *Syagrus romanzoffiana*. Las hembras fertilizadas de esta especie de escarabajo depositan los huevos en los frutos de esta palmera cuando aún están en pleno desarrollo. A medida que el fruto infestado crece, la larva o las larvas que contiene se desarrollan y se alimentan del endospermo de la semilla. Este hecho no impide que el fruto continúe desarrollándose y madure. Al cabo de un tiempo, tan solo una larva sobrevive en el interior del coquito (Alves-Costa & Knogge, 2005).

El fruto, al madurar, muchas veces acaba siendo ingerido entero, con la larva de gorgojo en el interior de la semilla, por aves y mamíferos frugívoros. Como la larva se encuentra bien protegida por la gruesa y dura corteza de la semilla (en este caso, el endocarpo), frecuentemente sobrevive al paso parcial o total por el tracto digestivo de los frugívoros, siendo así regurgitada o defecada con el coquito estéril hasta otra área del bosque (Guix, 1995; Guix & Ruiz, 1995, 1997, 2000). En este momento, la larva perfora la corteza de la semilla hueca y se entierra rápidamente en el suelo, donde completa su desarrollo hasta la fase adulta. Cuando el adulto emerge del suelo, se empareja con otro gorgojo de su especie y se inicia así un nuevo ciclo en el que participan los coquitos de *S. romanzoffiana* y diversas especies de vertebrados frugívoros de la Mata Atlântica.

Tal y como se ha mencionado anteriormente, a las interacciones frugívoros/granívoros-plantas hay que añadir también otros organismos que a veces se ven involucrados, como los parásitos y los parasitoides (Aluja et al., 2003; Corlett, 2012; Taira et al., 2013). De este modo, las redes de interacciones animales-plantas que se producen en este y otros tipos

de bosques tropicales y subtropicales pueden llegar a ser bastante más complejas que muchas de las representaciones simplificadas de las que disponemos.

Asociaciones entre especies

Determinadas especies de vertebrados terrestres (ej.: venados, pecarís, agutíes) pueden establecer asociaciones temporales con primates arborícolas (véase Heymann & Hsia, 2015). En este caso, los vertebrados terrestres suelen seguir a los grupos de primates cuando se alimentan en el dosel del bosque, aprovechando, de este modo, los frutos o las semillas que estos monos dejan caer al suelo. Por tanto, cuando se constituyen estas asociaciones, se establecen interacciones mutualistas (dispersión de semillas) y antagonistas (depredación de semillas) entre estos animales terrestres y las plantas de las que se alimentan.

Estas asociaciones pueden ser también de tipo mutualista entre las especies de mamíferos que participan en ellas. Por ejemplo, los pecarís emiten sonidos de advertencia ante un felino u otro potencial depredador que son percibidos por los monos, y viceversa. En el Continuum de Paranapiacaba habitan las dos especies de pecarís de la Mata Atlântica: *Dicotyles tajacu* y *Tayassu pecari*. Aunque *D. tajacu* es más frecuente en este gran fragmento forestal, bandos de *T. pecari* han sido detectados de forma regular (por medio de rastros, cámaras-trampa y la observación directa) en el Continuum de Paranapiacaba (Beatriz Beisiegel y J.C. Guix, obs. pers.).

Este tipo de asociaciones han sido documentadas apenas de forma anecdótica en diferentes regiones del mundo (cf. Heymann & Hsia, 2015). Los escasos datos disponibles en el bioma de la Mata Atlântica involucran a especies de primates arborícolas y a mamíferos terrestres. No obstante, no se descarta la participación de peces (cf. Sabino & Sazima, 1999) y aves (ej.: tinámidos y crácidos).

Los primates en el contexto de los gradientes antagonismo-mutualismo

Recientemente se ha puesto en evidencia la importancia de las condiciones ecológicas en los gradientes antagonismo-mutualismo de interacciones entre animales y plantas (Rodríguez-Rodríguez et al., 2017; Johnson et al., 2021; Ma & Su, 2023; Wang & Pontarp, 2023).

De forma similar a lo que ocurre con los psitácidos (Aves, Psittacidae) de la región neotropical (Bahia et al., 2021), diversas especies de primates de la Mata Atlântica interactúan con las plantas de las que se alimentan dentro de un gradiente antagonismo-mutualismo (véase, por ejemplo, Dracxler & Kissling, 2022). Así pues, una especie de primate puede interactuar con estas plantas de forma antagonista o mutualista, incluso con una misma especie vegetal, de modo que su rol puede variar según las condiciones ecológicas a las que sus poblaciones están sometidas.

De este modo, se han podido observar interacciones entre especies de primates y plantas de la Mata Atlântica, de uno u otro tipo (antagonistas y mutualistas) en distintas situaciones y épocas del año, así como interacciones que pueden ser clasificadas en ambos tipos a la vez (ej.: en este último caso, una especie de primate puede alimentarse de las hojas, brotes o flores de una determinada especie de árbol, o incluso de un mismo individuo, y también actuar como dispersor de sus semillas) (Miranda & Passos, 2004; Petroni et al., 2017).

Tal como se ha señalado anteriormente, los primates arborícolas son capaces de localizar y aprovechar, de forma muy rápida, los recursos alimentarios proporcionados por plantas alóctonas. Una vez que gran parte de las interacciones entre los primates arborícolas y las plantas de la Mata Atlântica no son de tipo específico, cuando especies de plantas foráneas son introducidas en un área forestal o en su entorno próximo, rápidamente, varias de ellas pasan a integrar los gradientes de interacciones antagonista-mutualista. De este modo, mientras que, en determinados contextos ecológicos, las semillas de muchas de estas plantas son depredadas por los primates, otras suelen ser dispersadas de forma eficaz por estos animales.

Si, por un lado, la introducción de especies de plantas foráneas en determinadas zonas de la Mata Atlântica representa una considerable fuente de interferencia/impacto en los

ecosistemas de este bioma, la introducción de especies alóctonas de primates tampoco es desdeñable (PRÓ-PRIMATAS PAULISTAS, 2015; Guix, 2017). Así pues, la presencia de *Callithrix jacchus* y *C. penicillata* en áreas protegidas de este bioma donde no existían de forma natural, conlleva nuevos tipos de interacciones entre estas especies de primates y diversas especies de plantas y animales autóctonos.

Callithrix jacchus es una especie típica del bioma de la Caatinga, pero también habita en la Mata Atlântica del nordeste de Brasil (Castro & Araújo, 2007; Fialho & Gonçalves, 2008; Rylands et al., 2009; Pinheiro & Pontes, 2015). Esta aparente flexibilidad para adaptarse tanto a ambientes de formaciones arbustivas en climas semiáridos como a ambientes de tipo forestal húmedo, capacita a este primate para colonizar con éxito diversas áreas sureñas de la Mata Atlântica en las que ha sido introducido (véase, por ejemplo, Cunha et al., 2006). Se trata de una especie que se alimenta de artrópodos y también de savia de la corteza de árboles, frutos y otras partes de las plantas (Castro & Araújo, 2007; Pinheiro & Pontes, 2015). El impacto potencial de esta especie en las interacciones animal-planta y animal-animal (ej.: en la depredación de determinadas especies de insectos y aves) en los fragmentos pequeños y muy pequeños donde no existía anteriormente aún no ha sido evaluado (sin embargo, véase Pinheiro & Pontes, 2015, para algunos fragmentos del nordeste de Brasil y Cunha et al., 2006 para la Floresta da Tijuca, RJ).

Los ecosistemas evolucionan en consonancia con los cambios (Loreau et al., 2004; Wang & Zhai, 2019). Las variaciones que se producen en el seno de los gradientes antagonismo-mutualismo nos permiten comprender mejor las complejas dinámicas a las que los ecosistemas están sometidos y cómo estos se transforman y evolucionan.

Uso del hábitat

La forma en que los primates arborícolas utilizan sus respectivos hábitats determina, en gran medida, el uso de sus recursos y las interacciones que se producen con las plantas. Esta forma de uso puede variar horizontalmente (en la distribución de los grupos en una determinada área) o verticalmente (en el uso de los diferentes estratos verticales de la

vegetación del bosque). Por otra parte, en las regiones montañosas, también pueden darse importantes variaciones en la repartición altitudinal de los recursos, entre cuotas menos elevadas a más elevadas, y viceversa, o pueden producirse usos preferentes en parches de un mismo bosque (ej.: en determinados períodos, uno o más grupos de monos pueden utilizar una zona central de un valle y, en otros, sus vertientes laterales).

En los fragmentos forestales grandes, como el Continuum de Paranapiacaba, se ha verificado que *Alouatta guariba clamitans* y *Brachyteles arachnoides* utilizan preferentemente el dosel y el subdosel de los bosques secundarios tardíos y maduros, mientras que *Sapajus nigritus* explota todos los estrados del bosque, incluyendo el mismo suelo (véase González-Solís et al., 2002). Esto no excluye que en esta área a veces *B. arachnoides* pueda bajar también hasta el nivel del suelo durante breves momentos (Beisiegel & Luccas, 2022, datos suplementarios 1).

Sin embargo, en los fragmentos forestales medianos y pequeños, donde frecuentemente abundan los bosques secundarios jóvenes e incluso estadios de sucesión del bosque muy tempranos (ej.: formaciones arbustivas densas), las estructuras de las formaciones vegetales son distintas. En estas condiciones es posible contemplar de forma más frecuente a algunas especies de primates bajando al nivel del suelo (Eppley et al., 2022). Así pues, en un fragmento forestal de aproximadamente 1.450 ha situado en la antigua Fazenda Montes Claros (estado de Minas Gerais), se ha observado que *Brachyteles hypoxanthus* utiliza con frecuencia el nivel del suelo para desplazarse, beber, alimentarse e incluso descansar (Mourthé et al., 2007). Sin embargo, estos comportamientos pueden ser bastante más frecuentes en *Sapajus* spp. que habitan bosques de la Mata Atlântica pequeños y muy pequeños, donde se alimentan de semillas y otros tipos de alimentos.

La distribución de los recursos alimentarios es el factor que ejerce una mayor influencia en la forma en que los primates utilizan y se reparten en el hábitat (véase, por ejemplo, Aristizabal et al., 2019). Así pues, la disponibilidad de frutos maduros, flores y hojas tiernas en un área en cada época determina las distancias recorridas en los desplazamientos diarios y las zonas de bosque donde permanecen durante más tiempo alimentándose.

La disponibilidad de agua también puede influir en la distribución de los monos arborícolas en el bosque, especialmente en aquellas especies que tienen una dieta más diversificada

(ej.: *Sapajus* spp.). En general, los monos con una dieta folívora-frugívora obtienen gran parte del agua que necesitan del alimento que consumen. Sin embargo, en determinadas épocas del año pueden optar por bajar al nivel del suelo para hidratarse. Por otra parte, tanto las especies más pequeñas (ej.: las pertenecientes a los géneros *Callithrix*, *Leontopithecus* y *Callicebus*) como las más grandes (ej.: las de los géneros *Brachyteles* y *Sapajus*), a veces buscan agua acumulada de las lluvias en el interior de las bromelias y en los huecos de los árboles de gran tamaño. No obstante, los árboles grandes y las bromelias no abundan precisamente en los bosques jóvenes y en los fragmentos forestales medianos y pequeños.

En general, las especies de *Leontopithecus* son bastante sensibles al tipo de estructura del bosque (véase, por ejemplo, Almeida-Rocha et al., 2020 y referencias en esta publicación para *L. chrysomelas*) y con frecuencia utilizan los estratos medianos del bosque. *Leontopithecus rosalia* suele utilizar huecos de árboles para dormir en pequeños grupos o también zonas de vegetación densa, como agrupaciones de bambúes e incluso las copas más densas de algunas palmeras (Dietz et al., 1997).

Leontopithecus chrysopygus, que habita en fragmentos de bosques semicaducifolios interiores y en el borde superior (junto al altiplano) de la Serra de Paranapiacaba (Röhe et al., 2003; Rodrigues et al., 2014), pasa gran parte del tiempo en los estratos medianos del bosque (Albernaz, 1997) donde suele alimentarse de frutos e insectos (Passos, 1994, 1997, 1999). Por otra parte, *L. caissara*, que habita una pequeña región junto al límite de la costa sur y sudeste de Brasil, parece explotar diferentes estratos de vegetación de los bosques secundarios (algunos inundables) situados por debajo de los 50 m de altitud (Nascimento & Schmidlin, 2011).

Por último, cabe considerar también la posibilidad de que la distribución de determinadas plantas que ocasionalmente pueden ser utilizadas por los primates como medicamentos (ej.: como un recurso contra determinados tipos de parásitos) (véanse Petroni et al., 2017; Neco et al., 2019 y referencias en estas publicaciones) pueda influir también en la forma de utilizar el hábitat. Este podría ser el caso de *Duguetia lanceolata* (Annonaceae) en determinadas zonas del Continuum de Paranapiacaba.

Primates arborícolas y los procesos de regeneración de los bosques

Por lo general, los monos aulladores (*Alouatta* spp.) son capaces de sobrevivir en fragmentos forestales pequeños y aislados, e incluso en fragmentos diminutos (Alves, 1983; Chaves & Bicca-Marques, 2016). Por otra parte, las especies de este género de primates ejercen un papel primordial en la dispersión de semillas relativamente grandes en zonas de mosaicos de bosques y sabanas, sean estos de tipo natural (como en el caso de las sabanas inundables del Pantanal de Brasil) o de tipo antrópico. De este modo, *A. caraya* con frecuencia utiliza los bosques de galería como corredores naturales de desplazamiento y dispersión.

No se conoce en detalle qué efectos habrán tenido los sucesivos brotes de fiebre amarilla en las poblaciones de primates arborícolas del bioma de la Mata Atlântica, y menos aún en las redes de interacciones mutualistas frugívoros-plantas. Se sabe que la fiebre amarilla ha afectado negativamente a las poblaciones de diversas especies. En el caso de *Alouatta guariba* existen fuertes indicios de que la fiebre amarilla ha diezmado gran parte de sus poblaciones en el sudeste y el sur de Brasil (Oklander et al., 2022).

En las áreas de bosques protegidos más pequeñas, donde se monitoreaban diversos grupos de esta y otras especies de primates, por ejemplo, en el Parque Estadual Alberto Löfgren y en el Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, durante las prospecciones realizadas en 2019 en estos dos parques, se han encontrado grandes cantidades de frutos maduros caídos bajo palmeras (ej.: *Syagrus romanzoffiana*) y árboles (ej.: *Licania* sp.; *Inga* spp.; *Eugenia* spp.; *Hymenaea courbaril*) (figura 12).

Aunque estas especies vegetales pueden ser diseminadas también por otras especies de vertebrados (aves y/o mamíferos), el hallazgo de grandes cantidades de diásporas vegetales bajo la proyección de las copas de sus matrices suele indicar que la dispersión de estas especies de plantas ha sido negativamente afectada a corto plazo, lo que, a su vez, con el tiempo, puede alterar los flujos genéticos en sus poblaciones (véase Giombini et al., 2017). Sin embargo, estos indicios deben ser cuantificados y estudiados en detalle en un

futuro con el fin de evaluar el impacto potencial y real de la fiebre amarilla en los procesos de dispersión de estas y otras especies vegetales.



Figura 12. La palmera jirivá (*Syagrus romanzoffiana*; Arecaceae) produce frutos de proporciones y dimensiones bastante variadas (véase Goudel et al., 2013). Algunos individuos producen frutos relativamente pequeños, cuyas semillas a veces son diseminadas por aves pequeñas (ej.: *Turdus* spp.; Turdidae), medianas (ej.: *Ramphastos* spp.; Ramphastidae) y grandes (*Penelope* spp.; Cracidae), hasta frutos más grandes, dispersados mayormente por frugívoros de gran tamaño, como *Alouatta guariba clamitans* (Atelidae), así como también por la megafauna silvestre (*Tapirus terrestris*; Tapiridae; *Rhea americana*; Rheidae) y doméstica (ej.: vacas, caballos y cabras) (Guix & Ruiz, 2000; Giombini et al., 2017; Kuester et al., 2020). La presencia de cantidades masivas de frutos y semillas de jirivás bajo las copas de las palmeras-madre suele ser un indicativo de la ausencia o del descenso poblacional de determinadas especies dispersoras de sus semillas y de una simplificación de las redes de interacciones mutualistas plantas-frugívoros.

Dispersión subrogada

Como ha sido mencionado anteriormente, es probable que diversas especies de plantas del bioma de la Mata Atlântica hubieran evolucionado junto con diversas especies de grandes primates “recientemente” extinguidos (ej.: *Protopithecus brasiliensis*, *Cartelles coimbrasilhoi* y *Caipora bambuiorum*) y viceversa. Sin embargo, ¿las características de los frutos de estas plantas serían un reflejo exclusivo de este tipo de interacción? Es probable que no.

Probablemente, dichas características reflejen una historia evolutiva más compleja y lejana, de una época en la que estos grandes primates convivían con especies de mamíferos herbívoros mucho más grandes que ellos e incluso anterior a la misma existencia de estos primates (véase también Spengler III et al., 2023 en relación con la evolución de determinadas especies de rosáceas y grandes primates del Mioceno). Estos grandes herbívoros ramoneaban la vegetación arbustiva y arbórea y se alimentaban también de frutos carnosos y legumbres nutritivas. Es probable también que entre estas legumbres se encontraran los de *Inga* spp. Hasta el año 2017, tan solo en Brasil se habían catalogado ya 131 especies de este género de plantas pertenecientes al clado Mimosoide (Fabaceae, Caesalpinioideae) (Rocha Antunes et al., 2019). Estas plantas producen legumbres con semillas recubiertas por tejidos esponjosos y dulces y probablemente constituían parte de la dieta de muchos de los grandes herbívoros que habitaron Sudamérica en el Pleistoceno.

De este modo, es posible que las especies de primates que actualmente habitan Sudamérica (incluyendo también *Homo sapiens*) sean los subrogados en la dispersión de gran parte de estas plantas que evolucionaron con los megaherbívoros terrestres y más tarde también con los grandes primates arborícolas ya extinguidos.

Un ejemplo muy ilustrativo de subrogación en la dispersión de semillas es el caso de las calabazas (*Cucurbita* spp., Cucurbitaceae) del Nuevo Mundo. Por las características de estos frutos (que en el pasado serían bastante más pequeños que las variedades domesticadas que existen actualmente), es probable que sus semillas fueran dispersadas mayoritariamente por megaherbívoros, como los gonfoterios (Proboscidea) en Sudamérica (López-Anido, 2021). Al extinguirse estos grandes herbívoros terrestres, los humanos que

se adentraron en el Nuevo Mundo “heredaron” estos frutos carnosos y empezaron a dispersarlos, primero de forma inadvertida y luego de forma deliberada. De este modo se inició un proceso de domesticación propiciado por la agricultura de los primeros amerindios, hasta llegar a nuestros días.

Con la extinción de los grandes primates de la Mata Atlântica del final del Pleistoceno, las especies supervivientes (más pequeñas), continuaron interactuando mutualísticamente, junto con otros frugívoros, con varias especies de angiospermas (Fuzessy et al., 2022b).

Efectos de la fragmentación de hábitats en las interacciones animal-planta

La fragmentación forestal afecta negativamente a la diversidad de las interacciones mutualistas entre las plantas y los animales (Marjakangas et al., 2019; Fuzessy et al., 2022a). En condiciones de elevada fragmentación de los hábitats de las especies de vertebrados frugívoros, dichas interacciones suelen reducirse cualitativamente y cuantitativamente, es decir, en relación con el número de especies participantes y con el número total de interacciones que se producen.

En los últimos siglos, los bosques tropicales y subtropicales han estado sujetos a diferentes niveles de fragmentación y aislamiento (Hansen et al., 2020). En algunos casos, el aislamiento puede afectar a un número relativamente pequeño de especies (o a parte de sus poblaciones), mientras que en otros afecta a gran parte de las comunidades vegetales y animales, lo que puede provocar graves efectos sobre las interacciones mutualistas y los procesos de regeneración de los bosques. Incluso una simple carretera puede afectar a este tipo de interacciones. Así pues, se ha observado que una carretera en la Guayana Francesa afectaba a las interacciones entre diversas especies de plantas y los primates arborícolas, sobre todo en aquellas especies vegetales que eran dispersadas por primates de gran tamaño (Coutant et al., 2022).

Los fragmentos menores son los más vulnerables a sufrir impactos antrópicos, tales como la caza furtiva, la tala y la recolección de plantas leñosas y herbáceas, así como la introducción de especies foráneas invasoras (figura 13). La pérdida de potenciales

dispersores de semillas puede afectar a diversas especies vegetales, incluso a las más comunes o frecuentes (Giombini et al., 2017). De este modo, la desaparición de determinadas especies de primates podría producir efectos y cambios en las comunidades vegetales que solo podrán ser percibidos muchas décadas después (véase el concepto de “deuda de extinción” en Tilman et al., 1994 y Aguilar et al., 2009).



Figura 13. Aspecto de un margen de fragmento de bosque en un pastizal situado en el entorno del Parque Estadual Intervales, estado de São Paulo (foto: Proyecto Neopangea).

Uno de los problemas asociados a la fragmentación forestal es precisamente la pérdida de parte de la diversidad y abundancia de recursos alimentarios, lo que impele a determinadas especies a incrementar las interacciones antagonistas (ej.: la depredación de semillas) en los períodos de mayor escasez de alimento (ej.: durante los inviernos australes) en los fragmentos pequeños y aislados. En otro sentido, se hace necesario evaluar el efecto que determinadas especies de primates puedan producir en las comunidades vegetales de los fragmentos forestales pequeños y muy pequeños y sus impactos potenciales en los procesos de regeneración/sucesión de los bosques.

Marginación ecológica

Las áreas de distribución geográfica de diversas especies de primates de la Mata Atlántica se han visto drásticamente reducidas en los últimos siglos. Esta reducción de sus áreas de vida ha conllevado la pérdida de hábitats que son vitales para muchas de estas especies, lo que probablemente ha generado un fenómeno generalizado de marginación ecológica en que las poblaciones remanentes se han visto abocadas a vivir en los extremos climáticos y topográficos de sus nichos históricos (Britnell et al., 2023). Consecuentemente, esta situación ha aumentado los riesgos de extinción de dichas especies y ha producido un empobrecimiento de las redes de interacciones mutualistas en las que los primates participan.

Evidentemente, no solo los primates se han visto afectados por este proceso. Otras especies de vertebrados e invertebrados que participan o participaban en las redes de interacciones mutualistas y, sobre todo, las plantas, han visto también sus áreas de distribución severamente reducidas, lo que ha contribuido al empobrecimiento general de este y otros tipos de redes ecológicas, así como a la generación de ciertos niveles de impacto ambiental (véase, “Consumo de hojas y brotes”). Así pues, no se trata tan solo de un problema de “defaunación” o de “deforestación selectiva”, sino de deterioro general de los complejos sistemas ecológicos que integran el bioma.

Los efectos de la marginación ecológica de las especies de la Mata Atlántica sobre las redes de interacciones mutualistas de este rico bioma han sido escasamente estudiados y merecen una atención especial en un futuro próximo. Es necesario, pues, integrar todos los elementos vitales que componen estas redes (ej.: plantas, bacterias, hongos micorrícicos, invertebrados, vertebrados) en las estrategias de abordaje de los estudios de las interacciones ecológicas y en la gestión ambiental.

Efectos del cambio climático

Entre los efectos proyectados del cambio climático en diversas regiones del mundo se encuentra una mayor incidencia de los extremos climáticos, tales como el aumento en la frecuencia y la amplitud de períodos prolongados de sequía. Gran parte de Sudamérica, incluyendo el área de distribución potencial del bioma de la Mata Atlântica, cada vez estará más expuesta a estos extremos climáticos (Castellanos et al., 2022).

En este contexto, los fragmentos forestales muy pequeños y pequeños estarán más sujetos a los efectos adversos que los fragmentos medianos y grandes. Y también lo estarán los primates que viven en estos parches de hábitats forestales, especialmente en aquellos que se encuentran aislados estructuralmente de otros parches de hábitats.

El aumento de la incidencia de los incendios en el entorno de los fragmentos de bosques periódicamente afecta a la vegetación de los márgenes forestales, lo que abre el camino a la colonización de especies de plantas foráneas (herbáceas y leñosas). De hecho, algunos de estos incendios llegan a afectar incluso al mismo núcleo de los fragmentos forestales, especialmente en las zonas de bosques semicaducifolios situados en el interior de los estados de Minas Gerais, Paraná y Santa Catarina, sudeste de Mato Grosso do Sul y São Paulo (ej.: la Estação Ecológica de Ribeirão Preto, de 154 ha).

La pérdida de hábitats ha generado una reducción de las áreas de campeo de diversas especies de primates de la Mata Atlântica (véase Galán-Acedo et al., 2023). Por otra parte, se ha observado también una mayor mortalidad de primates en los fragmentos forestales muy pequeños durante los períodos prolongados de sequía (ej.: de *Alouatta caraya* en el Bosque Municipal Fabio Barreto; Alves, 1983).

A largo plazo, si los efectos del cambio climático persisten, existe la posibilidad de que diversas áreas protegidas de florestas semicaducifolias experimenten un proceso de sabanización (con el surgimiento de árboles más dispersos y la pérdida de especies de plantas que necesitan de más humedad), así como también que áreas de sabanas arbóreas (el *cerradão* en Brasil) habitadas por primates arborícolas (ej.: *Alouatta caraya*, *Sapajus* spp.) se conviertan en campos cerrados, con menor cobertura arbórea.

En resumen, el escenario general que se nos presenta en las próximas décadas es de pérdida progresiva de hábitats favorables y reducción del área de distribución geográfica de la mayoría de las especies de primates de la Mata Atlântica (Pinto et al., 2023).

La importancia de conservar la diversidad de las redes de interacciones mutualistas

Con frecuencia, las interacciones mutualistas suelen interpretarse de forma lineal. Por ejemplo, un animal frugívoro ingiere frutos carnosos y se nutre de su pulpa nutritiva al tiempo que disemina un gran número de sus semillas. Sin embargo, como ya se ha expuesto anteriormente, a veces se establecen relaciones indirectas y más complejas.

Cuando un insecto poliniza las flores o cuando un vertebrado frugívoro disemina semillas por el bosque, no solo se puede beneficiar de las interacciones mutualistas de las que participa, sino que también puede beneficiar a otras especies de polinizadores y dispersores. Aunque, en ocasiones, las especies que interactúan en estos procesos pueden competir por los recursos tróficos, al facilitar la polinización de las plantas o dispersar las semillas de las especies de las que se alimentan, en realidad contribuyen a aumentar la diversidad y la oferta de los recursos (polen, néctar, pulpa carnosa, material de reserva de las semillas) asociados a estas plantas. La oferta alimentaria depende en gran medida de su distribución en el espacio (fácil accesibilidad) y en el tiempo (recursos bien repartidos a lo largo del año). Determinados grupos de plantas leñosas de los bosques tropicales y subtropicales ofrecen alimento durante amplios períodos. Este es el caso, por ejemplo, de las especies autóctonas de *Ficus* spp. (Moraceae), cuyos recursos tróficos son utilizados por una gran diversidad de insectos, aves y mamíferos en diferentes épocas del año a lo largo del gradiente altitudinal de la Serra de Paranapiacaba.

Sin embargo, en las superficies pequeñas de bosques nativos, estas amplias ofertas alimentarias, producidas por una gran diversidad de plantas, se ven drásticamente reducidas. Si un ave u otro animal frugívoro introduce una nueva especie de planta en un fragmento forestal pequeño y aislado que produce frutos en una época del año en la que hay escasez de recursos, con el tiempo esto puede aumentar la oferta de alimento y así

reducir o minimizar las interacciones de tipo antagonista que se producen entre primates y otras especies vegetales.

Otro ejemplo de relaciones mutualistas complejas es el caso de las comunidades indígenas amazónicas que a lo largo de los siglos e incluso milenios han dispersado inadvertidamente las semillas de las plantas de las que consumen, ampliando así su distribución geográfica (Guix, 2009; 2021d). Con frecuencia se forman bosques antropogénicos o altamente influenciados por los humanos junto a las aldeas indígenas (Lewis et al., 2018). Cuando estas comunidades abandonan un emplazamiento, diversas especies de primates y de otros frugívoros se ven beneficiadas por las concentraciones de plantas que producen frutos carnosos en estos emplazamientos. De este modo, se forman “interacciones mutualistas en red” que van mucho más allá de las interacciones lineales.

Preservar la diversidad de las interacciones entre primates y plantas

Los primates arborícolas de la Mata Atlântica son esenciales para la conservación de la conectividad funcional en este complejo bioma y los procesos de regeneración de sus bosques.

Evidentemente, para conservar las potenciales interacciones entre organismos en la naturaleza es necesario preservar la pervivencia de las especies. En un contexto de cambio climático, para que las especies de primates y plantas de la Mata Atlântica tengan mayores posibilidades de pervivir, es fundamental preservar la mayor diversidad posible de hábitats dentro del bioma (figura 14). De este modo, cualquier fragmento forestal remanente, especialmente los de mayores dimensiones, gana una mayor importancia. Incluso los fragmentos forestales medianos y pequeños, si tienen posibilidades de ser reconectados por medio de corredores ecológicos efectivos, pueden tener un papel crucial en la conservación de las redes de interacciones mutualistas.



Figura 14. La palmera juçara (*Euterpe edulis*, Arecaceae) es una especie característica de la Mata Atlântica de las zonas serranas del sudeste de Brasil (foto: Proyecto Neopangea).

La importancia de poder contar con hábitats variados resulta evidente en relación con la serie de brotes de fiebre amarilla a la que muchos de los primates de la Mata Atlântica han estado expuestos en las últimas dos décadas. Los datos disponibles ponen de manifiesto que el impacto de esta enfermedad en las poblaciones de diversas especies de primates que habitan las zonas centrales y occidentales de este bioma ha sido menor que en las zonas costeras y del borde del altiplano. En el caso de *Alouatta guariba clamitans*, cuyas poblaciones de la planicie litoral y las zonas de baja altitud de la vertiente atlántica del Vale do Ribeira han quedado muy diezmadas, dicha especie y las interacciones mutualistas en las que participa pueden haber sido afectadas. En realidad, aún no se conoce con profundidad el ámbito y el impacto de la fiebre amarilla en las redes de interacciones ecológicas.

El hecho de que algunas especies como *Alouatta guariba* y *Sapajus nigritus* presenten distribuciones relativamente amplias (comparadas, por ejemplo, con la actual distribución

de las especies de *Callicebus* y *Leontopithecus*) refuerza la importancia del papel ecológico de estos primates en el contexto de las interacciones mutualistas en la Mata Atlântica.

Sin embargo, en un contexto de hábitats fragmentados y bajo los efectos del cambio climático las opciones de pervivencia de las especies (Hof et al., 2011; Estrada et al., 2017; Silva, et al., 2018; Oklander et al., 2022) y de las potenciales interacciones mutualistas se ven muy reducidas a medio e incluso a corto plazo. En las últimas décadas, gran parte de los bosques occidentales y septentrionales del bioma de la Mata Atlântica de Brasil han sufrido períodos prolongados de sequía y una elevada incidencia de incendios forestales. En estos paisajes altamente fragmentados, la capacidad de dispersión de los primates y de parte de las plantas de las que se alimentan hacia nuevas zonas ambientalmente favorables, es muy reducida.

Lamentablemente, la deforestación en la Mata Atlântica no solo no ha cesado, sino que incluso ha aumentado en los últimos años (SOS Mata Atlântica – INPE 2022), lo que, evidentemente, pone aún más en riesgo a las especies y a los ecosistemas que las integran.

Las densidades poblacionales cuentan

Las extinciones locales de primates y otros frugívoros de medio y gran porte en los fragmentos de la Mata Atlântica (Bogoni et al., 2018) afectan a la diversidad y a la complejidad de las redes de interacciones mutualistas entre animales y plantas (Fuzessy et al., 2022a). Sin embargo, no solo importa la presencia o la ausencia local de especies de frugívoros, sino que sus densidades poblacionales también resultan decisivas.

Los datos preliminares que se exponen aquí sugieren que, cuando las poblacionales de determinadas especies o conjunto de especies de frugívoros se encuentran muy mermadas por la caza furtiva, las epidemias y otros factores, los procesos de dispersión de las plantas que producen semillas de medio y gran tamaño se ven afectadas (véase también Guix et al., 2005). Por otra parte, las elevadas densidades poblacionales de los primates que incluyen semillas y otras partes vegetales de las plantas en sus dietas (ej.: *Sapajus nigritus*, *Callicebus nigrifrons*) pueden afectar negativamente también a algunas especies vegetales

y a la sucesión vegetal en los fragmentos de bosques. En este último tipo de situación, los fragmentos forestales pequeños y aislados de la Mata Atlântica pueden llegar a mantener a pequeños grupos de primates arborícolas durante algún tiempo, pero muchas veces no son capaces de mantener a comunidades complejas de potenciales depredadores de los primates, lo que, de algún modo, influye en las interacciones ecológicas entre estos mamíferos arborícolas y las plantas del bosque.

En resumen, dos de las situaciones relacionadas con las densidades poblacionales de primates arborícolas que pueden afectar a las interacciones animales-planta y a la dinámica de sucesión ecológica en el bioma de la Mata Atlântica son: 1) densidades poblacionales muy bajas en los fragmentos forestales grandes; 2) densidades poblacionales muy altas en los fragmentos forestales pequeños y muy pequeños.

Por otro lado, cabe destacar que todos los censos de primates realizados en el Continuum de Paranapiacaba se hicieron en zonas de bosques secundarios tardíos y maduros, mientras que gran parte de los datos disponibles en los fragmentos menores proceden de bosques secundarios jóvenes. Así pues, los estadios de sucesión de los bosques podrían estar influyendo también en las densidades poblacionales de estas especies de primates.

Restauración ambiental y resilvestración

El futuro de las especies de primates de la Mata Atlântica y las interacciones mutualistas en las que participan pasa por restaurar la conectividad estructural y funcional de este gran bioma (Guix, 2021b). Para ello es fundamental establecer corredores ecológicos efectivos, no solo para los primates (Estrada et al., 2017; Chazdon et al., 2020; Costa-Araújo et al., 2021), sino también para las comunidades de polinizadores y de frugívoros que actúan en los procesos reproductivos de las plantas y/o como potenciales dispersores de semillas, para los grandes depredadores (ej.: aves rapaces y felinos), etc.

No es posible conservar las poblaciones de primates y otros organismos en la naturaleza sin preservar y conservar amplias zonas de sus hábitats con el fin de que puedan pervivir a medio y largo plazo. En este sentido, y en especial en el caso del bioma de la Mata Atlântica,

la resilvestración parece ser una alternativa viable y necesaria. Restaurar/resilvestrar áreas de bosques tropicales y subtropicales es una tarea bastante más compleja que en ecosistemas de tipo abierto o semiabierto (véase, por ejemplo, Wang et al., 2023).

Lo que se entiende actualmente como resilvestración (*rewilding* en inglés) incluye un conjunto de prácticas que apuntan a reintroducir organismos salvajes, restaurar procesos ecológicos y restituir gran parte de los hábitats perdidos por efecto de las acciones antrópicas (Wang et al., 2023). Sin embargo, mientras que, en las últimas décadas, una buena parte de estas acciones se han centrado en la reintroducción de especies silvestres de animales, poca atención se ha prestado a la flora. Aparte de favorecer la dispersión de especies de plantas autóctonas cuyas poblaciones se encuentran gravemente amenazadas o en proceso de regresión, en las zonas tropicales y subtropicales húmedas, el primer gran reto consiste en restituir la riqueza de especies forestales y restablecer la complejidad estructural de los bosques que les permitan pervivir (figura 15). Restaurar la biodiversidad forestal pasa también por restablecer y potenciar las interacciones ecológicas.



Figura 15. Aspecto del interior de una porción de bosque atlántico brasileño, bioma de la Mata Atlántica (foto: Juan Carlos Guix).

Para restaurar/restablecer la diversidad de las redes de interacciones mutualistas entre primates arborícolas y plantas en el bioma de la Mata Atlântica, es primordial también establecer y consolidar conectores ecológicos efectivos entre los fragmentos forestales más aislados entre sí, monitorearlos y gestionarlos adecuadamente. En este sentido, hay que poner una especial atención en el monitoreo y el control de especies de plantas potencialmente invasoras.

Reforzando el papel de los humanos como dispersores subrogados

Desde el final del Pleistoceno, los humanos (en este caso, *Homo sapiens*) han participado en la dispersión de semillas de numerosas especies de plantas de la región neotropical (Guix, 2009; Guix, 2021d). Tal como habría ocurrido en América Central y en la cuenca amazónica, es probable que determinados frutos de la Mata Atlântica que contienen mayores volúmenes de pulpa y/o endospermo nutritivos fueran también “heredados” de comunidades formadas por megafaunas pleistocénicas (véanse Guix, 2009 y Galetti et al., 2018, para otros biomas). Así pues, las semillas de diversas especies de palmeras de la Mata Atlântica habrían sido dispersadas, de forma pasiva y activa, en amplias regiones a lo largo de este bioma. De este modo, se habrían producido sucesivos procesos de dispersión subrogada a lo largo del Pleistoceno (en este caso, de la megafauna herbívora terrestre a la megafauna de primates arborícolas y a los primates de medianas dimensiones) y del Holoceno (de los primates arborícolas actuales a una especie de primate terrestre, en este caso *H. sapiens*).

Actualmente la conservación de los bosques del bioma de la Mata Atlântica requiere actuaciones basadas en criterios científicos (Rigacci et al., 2021). En este sentido, el conocimiento generado en las últimas décadas sobre las redes de interacciones mutualistas animales-plantas debe tener un papel primordial en la conservación de los ecosistemas forestales.

En el contexto de gran fragmentación forestal al que el bioma de la Mata Atlântica ha sido sometido en los últimos siglos, cabe reevaluar los procesos de dispersión de numerosas

especies de plantas con el fin de promover un mayor intercambio genético entre poblaciones que se encuentran aisladas. Es necesario centrar la mirada en algunas especies de árboles forestales que producen frutos y semillas grandes y medianas pertenecientes a las familias Fabaceae (véanse, por ejemplo, *Inga* spp. en Caiafa & Martins, 2010 y Lima et al., 2011), Myrtaceae (ej.: *Eugenia* spp.), Lauraceae (ej.: *Cryptocarya* spp.), Sapotaceae (ej.: *Chrysophyllum* spp., *Pouteria* spp.) y Chrysobalanaceae (ej.: *Licania* spp., *Hirtella* spp.), así como otras que producen semillas encerradas en recubrimientos muy fibrosos (ej.: *Hymenaea courbaril*, Caesalpinaceae; *Passiflora* spp., Passifloraceae; *Posoqueria* spp., Rubiaceae). Igualmente, diversas especies de palmeras (ej.: *Astrocaryum aculeatissimum*, *Attalea dubia*, *Syagrus pseudococos*; *S. botryophora*, *Lytocaryum* spp., *Bactris* spp., Arecaceae) merecen una atención especial.

En el Continuum de Paranapiacaba *Bactris hatschbachii* y *Lytocaryum hoehnei* son dos de las especies de palmeras de pequeñas dimensiones que parecen contar con sistemas de dispersión subrogados. Mientras que *B. hatschbachii* habita en la planicie litoral y en las cuotas de altitud más bajas de la Serra de Paranapiacaba (ej.: en las cuotas de 100 y 200 m en la región de Saibadela del Parque Estadual Intervalos), *L. hoehnei* habita las cuotas más elevadas de esta sierra (ej.: en los bosques nebulosos de las crestas montañosas del Parque Estadual Intervalos, del Parque Estadual Nascentes do Paranapanema y de la Estação Ecológica Xitué, en las cuotas de altitud de 800 y 900 m).

Como ocurre con gran parte de las especies de palmeras, *B. hatschbachii* produce frutos con mesocarpio carnoso y semillas con abundante endospermo, lo que sugiere la participación de aves y de mamíferos que se alimenten de la pulpa o de determinados mamíferos que se nutran del endospermo en los procesos de dispersión de sus semillas.

Ya la morfología de los frutos de las especies asignadas al género *Lytocaryum* (sin embargo, véase Noblick & Meerow, 2015) de la Mata Atlântica plantean nuevas cuestiones. En tres de las especies de *Lytocaryum* (*L. hoehnei*, *L. insigne* y *L. weddellianum*), el epicarpio y el mesocarpio del fruto maduro suele abrirse exponiendo la semilla, mientras que, en el caso de *L. itapebiensis*, este fenómeno no ocurre (Noblick & Lorenzi, 2010; véase también Noblick & Meerow, 2015 en relación con algunas especies de *Syagrus*). Aunque *L. hoehnei* en un principio fue considerada una planta con dispersión esencialmente ornitócora (Guix,

2021e) esta singular característica de exponer la semilla del fruto maduro sugiere que puedan existir otros mecanismos de dispersión (ej.: roedores almacenadores que dispersen sus semillas a distancias relativamente pequeñas; cf. Andreazzi et al., 2009). Sin embargo, este hecho no excluye la posibilidad de que determinadas aves (ej.: psitácidos, córvidos) y otros grupos de mamíferos (ej.: primates) participen también en los procesos de dispersión de sus diásporas. El fino endocarpio (cf. Noblick & Lorenzi, 2010) de las semillas de este grupo de palmeras posibilita que el endospermo sea fácilmente accesible para las aves y mamíferos.

Pero una cosa es que existan dispersores de semillas a corta distancia, en el ámbito de una misma cumbre montañosa, y otra muy distinta es que los potenciales dispersores sean capaces de transportar semillas a distancias relativamente largas entre distintas “islas de cumbres”, facilitando así el intercambio genético entre poblaciones.

Las altas cumbres y crestas montañosas de la Serra de Paranapiacaba y otras sierras de la gran cordillera del mar en el sudeste y sur de Brasil, y las peculiares características ecológicas de sus comunidades vegetales, son como islas separadas por los bosques más densos y húmedos de las laderas y valles situados a altitudes más bajas (Guix, 2021e). Las poblaciones de *Lytocaryum* spp. y otras especies de plantas (ej.: véase también *Ilex taubertiana*, Aquifoliaceae en Lima et al., 2011; Brotto, 2022) que habitan actualmente estos ambientes estarán cada vez más sujetas a los efectos del cambio climático y, por tanto, deberán contar con una especial atención desde el punto de vista de la conservación y la gestión de sus poblaciones.

Uno de los posibles candidatos a ejercer este papel de dispersor de semillas entre este tipo de cumbres podría ser *Sapajus nigritus*, ya que se han observado individuos de esta especie inspeccionando bromeliáceas situadas en los arbustos y en el suelo en este tipo de ambientes (Guix, 2021e). No obstante, estos primates no han sido observados retirando o transportando frutos y semillas de estas palmeras. *Guerlinguetus ingrami* (Sciuridae) y *Dasyprocta leporina* (Dasyproctidae) (la presencia de esta última especie aún no ha sido confirmada en este tipo de cumbres) parecen ser también candidatas poco probables a la dispersión entre cumbres si se considera que suelen transportar este tipo de semillas a distancias relativamente cortas. En el caso de *Ilex taubertiana*, por las características de sus

frutos (Brotto, 2022), probablemente sea dispersada por una gran variedad de aves frugívoras entre las zonas más elevadas de las sierras (Guix, 2021e).

Es necesario reevaluar también los procesos de depredación de semillas en los que participan especies de primates con el fin de determinar su impacto en cada caso. En este sentido, una especial atención debe ser dada a *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae), una especie clasificada como en “peligro crítico” de extinción por la IUCN (Thomas, 2013). En los fragmentos forestales pequeños situados dentro de las áreas de distribución potencial de *A. angustifolia*, con o sin primates que depreden estas y otras semillas, la dispersión asistida de semillas (enterradas bajo la hojarasca) puede ser una alternativa viable de conservación que propicie la recolonización y la propagación de esta y otras especies de plantas leñosas que se encuentran en riesgo de extinción (Guix, 2021c).

Del mismo modo, la práctica de la dispersión asistida debe ser considerada en el caso de los fragmentos forestales medianos. En el caso de *A. angustifolia* que aún habiten en fragmentos forestales situados fuera de las áreas naturales protegidas, estas prácticas podrían integrarse en procedimientos de gestión colaborativa con la participación de la población local (Tagliari et al., 2021).

Finalmente, es necesario evaluar la posibilidad de realizar prácticas de dispersión asistida también con otras especies de plantas de la Mata Atlántica (incluyendo algunas que producen semillas pequeñas) que también presenten problemas derivados del empobrecimiento y la disrupción de las interacciones mutualistas con los principales dispersores de sus diásporas (Corlett, 2012; Guix, 2021c). En un contexto en que los efectos del cambio climático tenderán a agudizarse (Forzieri et al., 2022), la dispersión asistida de semillas puede resultar más efectiva que la plantación de plantas jóvenes procedentes de viveros. En el caso de los bosques subtropicales semicaducifolios, que suelen estar más sujetos a períodos prolongados de escasez de lluvias, dicha práctica puede ser aún más ventajosa. Las plántulas y plantas jóvenes que crecen *in situ* a partir de semillas desarrollan sistemas radiculares más profundos en el suelo que, a su vez, permiten una mayor resistencia a la falta de agua. Además, la plantación de plantas jóvenes procedentes de viveros de plantas en áreas de bosques autóctonos conlleva el riesgo de introducción de

especies de plantas y animales foráneos invasores o potencialmente invasores (Álvarez-Presas et al., 2014; Mateos et al., 2015; Mathieu et al., 2022).

Agradecimientos

Gracias a Thiago Conforti, Cristiane Leonel y Kátia Pisciotto, por el apoyo logístico ofrecido durante los trabajos de campo. A Isabel Cruz Alves, Eduardo Mateos y Miguel A. Carretero, por su ayuda en la obtención de bibliografía. A Beatriz Beisiegel, Renato Laurindo de Paiva y Alejandro Cuevas, por el intercambio de información sobre los monos aulladores del Continuum de Paranapiacaba durante el auge de la pandemia de la COVID-19. A Wagner Ferreira dos Santos (Proyecto Barba Negra, FFCLRP-USP), Franco Leandro de Souza, Júlio Cesar Roma y Odete A. M. Mello, por las informaciones facilitadas sobre los grupos de *Alouatta caraya* en la región de Ribeirão Preto (SP). A Rodrigo Aguiar por las informaciones facilitadas sobre *Alouatta guariba clamitans* en el PETAR, a comienzos de 2019. A Paulo Ursulino da Mota y Faustino Avelino Ribeiro, por el apoyo ofrecido en los trabajos de campo en el Parque Estadual Intervales. A Renato Laurindo de Paiva (Proyecto Neopangea), por la cesión de las fotos de primates. A Pedro Júnior, por las informaciones cedidas sobre el Proyecto Ortofotos 1972 (Vale do Ribeira). A Osny Tadeu de Aguiar y Renato Augusto Ferreira de Lima, por la ayuda en la identificación de parte del material botánico referido en este trabajo. A Noemí Cortés, por la revisión del texto en castellano. A Antoni Serra Sorribes, Helena Basas Satorras y Núria López Mercader, por el apoyo en la fase de edición. A Cecília Torres de Assumpção e a Sylvio Vieira. A todos los trabajadores de las unidades de conservación que integran el Continuum de Paranapiacaba, gracias por su labor en la conservación de esta significativa zona de la Mata Atlântica.

Esta publicación es parte del curso “Interacciones mutualistas entre animales y plantas”, en el ámbito del Proyecto Neopangea, iniciado en el año 2021, teniendo como entidades colaboradoras la Universitat de Barcelona, el Research Centre in Biodiversity and Genetic Resources (CIBIO-InBIO) - Universidade do Porto y la ONG CICLOS, Associação de Integração Socioambiental.

Referencias bibliográficas

- Abreu, F.V.S. et al. 2022. Ecological and environmental factors affecting transmission of sylvatic yellow fever in the 2017-2019 outbreak in the Atlantic Forest, Brazil. *Parasites & Vectors* (2022)15: 23. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-05143-0>
- Aguilar, R.; Ashworth, L.; Cagnolo, L.; Jausoro, M.; Quesada, M. & Galetto, L. 2009. Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados (Pp.199-230). In: *Ecología y evolución de interacciones animal-planta: conceptos y aplicaciones* (Medel, R.; Aizen, M.A. & Zamora, R., eds.). Editorial Universitaria. Santiago de Chile.
- Albernaz, A.L.K.M. 1997. Home range size and habitat use in the black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*). *International Journal of Primatology* 18: 877-887.
- Almeida, M.A.B. et al. 2011. Yellow fever outbreak affecting *Alouatta* populations in southern Brazil (Rio Grande do Sul State), 2008-2009. *Am. J. Primatol.* 74: 68-76. DOI: 10.1002/ajp.21010
- Almeida, M.A.B. et al. 2014. Surveillance for yellow fever virus in non-human primates in Southern Brazil, 2001-2011: a tool for prioritizing human populations for vaccination. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 8(3): e2741. DOI: 10.1371/journal.pntd.0002741
- Almeida-Rocha, J.M.; Peres, C.A.; Monsalvo, J.A.B. & Oliveira L.C. 2020. Habitat determinants of golden-headed lion tamarin (*Leontopithecus chrysomelas*) occupancy of cacao agroforests: Gloomy conservation prospects for management. *Am. J. Primatol.* 2020, 82: e23179. DOI: 10.1002/ajp.23179
- Aluja, M.; Rull, J.; Sivinski, J.; Norrbom, A.L.; Wharton, R.A.; Macías-Ordóñez, R.; Díaz-Fleischer, F. & López, M. 2003. *Environ. Entomol.* 32(6): 1377-1385. Downloaded from <https://academic.oup.com/ee/article/32/6/1377/447652> on 26 April 2023.
- Álvarez-Presas, M.; Mateos, E.; Tudó, À.; Jones, H. & Riutort, M. 2014. Diversity of introduced terrestrial flatworms in the Iberian Peninsula: a cautionary tale. *PeerJ* 2: e430. DOI: 10.7717/peerj.430
- Alves-Costa, C.P. & Knogge, C. 2005. Larval competition in weevils *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) preying on seeds of the palm *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae). *Naturwissenschaften* 92: 265-268. <https://doi.org/10.1007/s00114-005-0620-6>
- Alves, I.M.S.C. 1983. *Comportamento e hábito alimentar de um grupo de bugios (Alouatta caraya Humboldt, 1811) em ambiente semi-natural (Primates, Cebidae)*. Monografia de graduação. Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. 34 p.

- Alves, I.M.S.C. & Guix, J.C. 1992. Feeding habits of *Alouatta caraya* in a semi-natural area (SE Brazil). *Mammalia* 56: 469-472.
- Andrade, M.S. et al. 2021. Real-time genomic surveillance during the 2021 re-emergence of the yellow fever virus in Rio Grande do Sul State, Brazil. *Viruses* 2021, 13, 1976. <https://doi.org/10.3390/v13101976>
- Andrade, M.S. et al. 2022. Fast surveillance response reveals the introduction of a new yellow fever virus sub-lineage in 2021, in Minas Gerais, Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro 117: e220127
- Andreazzi, C.S.; Pires, A.S. & Fernandez, F.A.S. 2009. Mamíferos e palmeiras neotropicais: interações em paisagens fragmentadas. *Oecologia Brasiliensis* 13: 554-574. DOI: 10.4257/oeco.2009.1304.02
- Antunes, A.Z. & Eston, M.R. 2009. Mamíferos (Chordata: Mammalia) florestais de médio e grande porte registrados em Barreiro Rico, Anhembi, estado de São Paulo. *Rev. Inst. Flor.*, São Paulo 21(2): 201-215.
- Aristizabal, J.F.; Negrete-Yankelevich, S.; Macías-Ordóñez, R.; Chapman, C.A. & Serio-Silva, J.C. 2019. Spatial aggregation of fruits explains food selection in a neotropical primate (*Alouatta pigra*). *Scientific Reports* (2019) 9: 19452 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55932-y>
- Arroyo-Rodríguez, V.; Andresen, E.; Bravo, S.P.; Stevenson, P.R. 2015a. Seed dispersal by howler monkeys: current knowledge, conservation implications, and future directions. In: Howler monkeys. Developments in Primatology: progress and prospects (Kowalewski, M; Garber, P.; Cortés-Ortiz, L.; Urbani, B. & Youlatos, D., eds). Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4_5
- Arroyo-Rodríguez, V.; Asensio, N.; Dunn, J.C.; Cristóbal-Azkarate, J. & Gonzalez-Zamora, A. 2015b. Use of lianas by primates: more than a food source (Pp. 407-426). In: *Ecology of lianas* (Schnitzer, S.A.; Bongers, F.; Burnham, R.J. & Putz, F.E., eds.). John Wiley & Sons, Ltd. www.wiley.com/go/schnitzer/lianas
- Bahia, R., Lambertucci, S.A.; Plaza, P.I. & Speziale, K.L. 2021. Antagonistic-mutualistic interaction between parrots and plants in the context of global change: Biological introductions and novel ecosystems. *Biological Conservation* 265 (2022) 109399. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109399>
- Basílio, G.A.; Barbosa, D.E.F.; Furtado, S.G.; Silva, F.R. & Menini Neto, L. 2015. Community ecology of epiphytic Bromeliaceae in a remnant of Atlantic Forest in Zona da Mata, Minas Gerais State, Brazil. *Hoehnea* 42(1): 21-31. <http://dx.doi.org/10.1590/2236-8906-68/2013>

- Beisiegel, B.M. & Luccas, V. 2022. First camera trap evidence of predation of a black capuchin monkey, *Sapajus nigritus*, by a cougar, *Puma concolor*, in Brazilian Atlantic Forest. *International Journal of Primatology*. <https://doi.org/10.1007/s10764-022-00341-8>
- Berthet, M.; Mesbahi, G.D.; Duvot, G.; Zuberbühler, K.; Cäsar, C.; Bicca-Marques, J.C. 2021. Dramatic decline in a titi monkey population after the 2016-2018 sylvatic yellow fever outbreak in Brazil. *Am. J. Primatol.* 83(12): e23335. DOI: 10.1002/ajp.23335
- Beschorner da Veiga, J.; Barbisan Fortes, V. & Bicca-Marques, J. 2015. Density and population size of *Alouatta guariba clamitans* (Primates, Atelidae) after an outbreak of yellow fever in Southern Brazil (Pp. 19). *Livro de resumo das comunicações / Libro de resúmenes de comunicaciones. 4º Encontro Ibérico de Ecologia / 4º Congreso Ibérico de Ecología. Coimbra*. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET), Madrid. 352 p. DOI: 10.7818/4IberianEcologicalCongress.2015
- Bogoni, J.A.; Pires J.S.R.; Graipel, M.E.; Peroni, N. & Peres, C.A. 2018. Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium- to large-bodied mammal fauna? *PLoS ONE* 13(9): e0204515. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204515>
- Braga-Pereira, F. et al., 2021. Congruence of local ecological knowledge (LEK)-based methods and line-transect surveys in estimating wildlife abundance in tropical forests. *Methods Ecol. Evol.* 2021; 00: 1-14. DOI: 10.1111/2041-210X.13773
- Bravo, S.P. 2008. Seed dispersal and ingestion of insect-infested seeds by black howler monkeys in flooded forests of the Parana River, Argentina. *Biotropica* 40: 471-476. 10.1111/j.1744-7429.2008.00400.x
- Britnell, J.A.; Zhu, Y., Kerley, G.I.H. & Shultz, S. 2023. Ecological marginalization is widespread and increases extinction risk in mammals. *PNAS* 120 (3): e2205315120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2205315120>
- Brocardo, C.R.; Gonçalves, H.S.; Zipparro, V.B. & Galetti, M. 2010. Predation of adult palms by Black-capuchin monkeys (*Cebus nigritus*) in the Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Primates* 17(2): 70-74.
- Brotto, M.L. 2022. Aquifoliaceae no Estado do Paraná, Brasil. *Hoehnea* 49: e072021. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-07/2021>
- Bueno, R.S.; Guevara, R.; Ribeiro, M.C.; Culot, L.; Bufalo, F.S. & Galetti, M. 2013. Functional redundancy and complementarities of seed dispersal by the last neotropical megafrugivores. *PLoS ONE* 8(2): e56252. DOI: 10.1371/journal.pone.0056252
- Bufalo, F.S.; Galetti, M. & Culot, L. 2016. Seed dispersal by primates and implications for the conservation of a biodiversity hotspot, the Atlantic Forest of South America. *Int. J. Primatol.* 37(3) DOI: 10.1007/s10764-016-9903-3

- Caiafa, A.N. & Martins, F.R. 2010. Forms of rarity of tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. *Biodivers. Conserv.* 19: 2597-2618. DOI: 10.1007/s10531-010-9861-6
- Canale, G.R.; Suscke, P.; Rocha-Santos, L.; São Bernardo, C.S.; Kierulff, M.C.M. & Chivers, D.J. 2016. Seed dispersal of threatened tree species by a critically endangered primate in a Brazilian hotspot. *Folia Primatol.* 87: 123-140. DOI: 10.1159/000447712
- Cartelle, C. & Hartwig, W.C. 1996. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 6405-6409.
- Carvalho Jr., O.; Ferrari, S.F. & Strier, K.B. 2004. Diet of a miqui group (*Brachyteles arachnoides*) in continuous primary forest. *Primates* 45: 201-204. DOI: 10.1007/s10329-004-0079-7
- Castellanos, E.; Lemos, M.F.; Astigarraga, L.; Chacón, N.; Cuvi, N.; Huggel, C.; Miranda, L.; Moncassim Vale, M.; Ometto, J.P.; Peri, P.L.; Postigo, J.C.; Ramajo, L.; Roco, L. & Rusticucci, M. 2022: Central and South America. In: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Lösschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 1689–1816, doi:10.1017/9781009325844.014
- Castro, C.S.S. & Araújo, A. 2007. Diet and feeding behavior of marmoset, *Callithrix jacchus*. *Brazilian Journal of Ecology / Revista Brasileira de Ecologia* 7: 14-19.
- Chapman, C.A. et al. 2013. Are Primates ecosystem engineers? *Int. J. Primatol.* 34: 1-14. DOI: 10.1007/s10764-012-9645-9
- Chaves, O.M. & Bicca-Marques, J.C. 2016. Crop feeding by Brown Howlers (*Alouatta guariba clamitans*) in forest fragments: the conservation value of cultivated species. *International Journal of Primatology* 38: 263-281.
- Chaves, O.M.; Bicca-Marques, J.C. & Chapman, C.A. 2018. Quantity and quality of seed dispersal by a large arboreal frugivore in small and large Atlantic forest fragments. *PLoS ONE* 13(3): e0193660. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193660>
- Chaves, O.M.; Fortes, V.B.; Hass, G.P.; Azevedo, R.B.; Stoner, K. E. & Bicca-Marques, J.C. 2021. Flower consumption, ambient temperature and rainfall modulate drinking behavior in a folivorous-frugivorous arboreal mammal. *PLoS ONE* 16(2): e0236974. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236974>
- Chazdon, R.L.; Cullen Jr., L.; Padua, S.M. & Padua, C.V. 2020 People, primates and predators in the Pontal: from endangered species conservation to forest and landscape restoration in Brazil's Atlantic Forest. *R. Soc. Open Sci.* 7: 200939. <https://doi.org/10.1098/rsos.200939>

Corlett, R.T. 2012. The shifted baseline: Prehistoric defaunation in the tropics and its consequences for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 2012. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2012.11.012>

Cortés-Ortiz, L.; Roos, C. & Zinner, D. 2019. Introduction to special issue on primate hybridization and hybrid zones. *International Journal of Primatology* 40: 1-8. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-0076-z>

Costa-Araújo, R. 2021. *Conservation of primates and arboreal mammals in the Atlantic Forest* (Summary) *Oryx*. 26th April 2021.

Costa-Araújo, R.; Regolin, A.L.; Martello, F.; Souza-Alves, J.P.; Hrbek, T. & Ribeiro, M.C. 2021. Occurrence and conservation of the vulnerable titi monkey *Callicebus melanochir* in fragmented landscapes of the Atlantic Forest hotspot. *Oryx* 55: 916-923. <https://doi.org/10.1017/S0030605319001522>

Costa, M.D.; Fernandes, F.A.B.; Hilário, R.R.; Gonçalves, A.V. & Souza, J.M. 2012. Densidade, tamanho populacional e conservação de primatas em fragmento de Mata Atlântica no sul do Estado de Minas Gerais, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 102 (1): 5-10.

Coutant, O. et al. 2022. Roads disrupt frugivory and seed removal in tropical animal-dispersed plants in French Guiana. *Front. Ecol. Evol.* 10: 805376. DOI: 10.3389/fevo.2022.805376

Culot, L. et al. 2018. ATLANTIC-PRIMATES: a dataset of communities and occurrences of primates in the Atlantic Forests of South America. *Ecology* 100(1): e02525. <https://doi.org/10.1002/ecy.2525>

Cunha, A.A.; Vieira, M.V. & Grelle, C.E.V. 2006. Preliminary observations on habitat, support use and diet in two non-native primates in an urban Atlantic forest fragment: The capuchin monkey (*Cebus* sp.) and the common marmoset (*Callithrix jacchus*) in the Tijuca forest, Rio de Janeiro. *Urban Ecosyst.* 9: 351-359. DOI: 10.1007/s11252-006-0005-4

Cunha, M.S. et al. 2020. Epizootics due to yellow fever virus in São Paulo, Brazil: viral dissemination to new areas (2016-2017). *Scientific Reports* (2019) 9: 5474. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41950-3>

Dias, L.C.D.; Faria, A.P.G.; Nogueira, M.G.C.; Furtado, S.G.; Cardoso, P.H.; Cabral, A. & Menini Neto, L. 2020. Bromeliaceae nos fragmentos de Floresta Atlântica de Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 71: e03092018. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202071100>

- Dietz, J.M.; Hankerson, S.J.; Alexandre, B.R.; Henry, M.D.; Martins, A.F.; Ferraz, L.P. & Ruiz-Miranda, C.R. 2019. Yellow fever in Brazil threatens successful recovery of endangered golden lion tamarins. *Scientific Reports* (2019) 9: 12926. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49199-6>
- Dietz, J.M.; Peres, C.A. & Pinder, L. 1997. Foraging ecology and use of space in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology* 41: 289-305.
- Distance Sampling 2023. *Distance project website*. Accessed on 9 February 2023. <https://distancesampling.org/>
- Dorneles, M.P. & Biermann, A.C. 2018. Composição e distribuição espacial de bromélias epífitas em Floresta Estacional Decidual. *Multiciência Online* 3(5): 38-55. Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – Campus Santiago.
- Draxler, C.M. & Kissling, W.D. 2022. The mutualism-antagonism continuum in Neotropical palm-frugivore interactions: from interaction outcomes to ecosystem dynamics. *Biol. Rev.* 97: 527-553. DOI: 10.1111/brv.12809
- Duffy, X.; Wellian, J. & Smith, R.L. 2022. Use of space by black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in an urban environment in Paraguay. *Urbans Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s11252-022-01262-3>
- Eppley, T.M. et al. 2022. Factors influencing terrestriality in primates of the Americas and Madagascar. *PNAS* 119(42): e2121105119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2121105119>
- Estrada, A. et al. 2017. Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Sci. Adv.* 3: e1600946. DOI: 10.1126/sciadv.1600946
- Ferrari, S.F. & Strier, K.B. 1992. Exploitation of *Mabea fistulifera* nectar by marmosets (*Callithrix flaviceps*) and muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 8: 225-239.
- Ferreguetti, A.C.; Oliveira, A.B.M.de; Pereira, B.C.; Santori, R.T.; Geise, L & Bergallo, H.G. 2020. Encounter rate and behavior of *Alouatta guariba clamitans* in the Ilha Grande State Park, Rio de Janeiro state, Brazil. *Zoologica* 37: e36846. <https://doi.org/10.3897/zoologia.37.e36846>
- Fialho, M.S. & Gonçalves, G.F. 2008. Primatas da RPPN Gargaú, Paraíba, Brasil. *Neotropical Primates* 15(2): 50-54. <https://doi.org/10.1896/044.015.0207>
- Forzieri, G.; Dakos, V.; McDowell, N.G.; Ramdane, A. & Cescatti, A. 2022. Emerging signals of declining forest resilience under climate change. *Nature* (13 July 2022): 1-6. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04959-9>

- Fuzessy, L.; Sobral, G. & Culot, L. 2021. Linking howler monkey ranking and defecation patterns to primary and secondary seed dispersal. *American Journal de Primatology* (2021). <https://doi.org/10.1002/ajp.23354>
- Fuzessy, L. et al. 2022a. Functional roles of frugivores and plants shape hyper-diverse mutualistic interactions under two antagonistic conservation scenarios. *Biotropica* 54: 444-454. <https://doi.org/10.1111/btp.13065>
- Fuzessy, L.; Silveira, F.A.O.; Culot, L.; Jordano, P. & Verdú, M. 2022b. Phylogenetic congruence between Neotropical primates and plants is driven by frugivory. *Ecology Letters* 25: 320-329. DOI: 10.1111/ele.13918
- Galán-Acedo, C.; Arasa-Gisbert, R.; Arroyo-Rodríguez, V.; Martínez-Ruiz, M.; Rosete-Vergés, F.A. & Villalobos, F. 2023. Effect of habitat loss on Brazilian primates: assessing extinction thresholds in the Amazon and Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation* 21: 189-195. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2023.05.001>
- Galetti, M. et al. 2018. Ecological and evolutionary legacy of megafauna extinctions. *Biol. Rev.* 93: 845-862. DOI: 10.1111/brv.12374
- Giombini, M.I.; Bravo, S.P.; Sica, Y.V. & Tosto, D.S. 2017. Early genetic consequences of defaunation in a large-seeded vertebrate-dispersed palm (*Syagrus romanzoffiana*). *Heredity* 118: 568-577. DOI: 10.1038/hdy.2016.130
- Giordano, A.J. & Ballard, W.B. 2010. Noteworthy record of a Black howler monkey (*Alouatta caraya*) from the central dry Chaco of Paraguay. *Neotropical Primates* 17(2): 74.
- González-Solís, J.; Guix, J.C.; Mateos, E. & Llorens, L. 2001. Population density of primates in a large fragment of the Brazilian Atlantic rainforest. *Biodiversity and Conservation* 10: 1267-1282.
- González-Solís, J.; Guix, J.C.; Mateos, E. & Llorens, L. 2002. Density estimates, group size and habitat use of monkeys (Mammals: Cebidae) (Pp. 111-125). In: *Censuses of vertebrates in a Brazilian Atlantic rainforest area: the Paranapiacaba fragment* (Mateos, E.; Guix, J.C.; Serra, A. & Pisciotta, K., eds.). Centre de Recursos de Biodiversitat Animal. Universitat de Barcelona. Barcelona. 217 p.
- González-Solís, J.; Mateos, E.; Mañosa, S.; Ontañón, M.; González-Martín, M. & Guix, J.C. 1996. Abundance estimates of primates in an Atlantic rainforest area of southeastern Brazil. *Mammalia* 60 (3): 488-491.
- Goudel, F.; Shibata, M.; Coelho, C.M.M. & Miller, P.R.M. 2013. Fruit biometry and seed germination of *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassm. *Acta Botanica Brasilica* 27(1): 147-154.

- Gould, S.J. & Vrba, E.S. 1982. Exaptation—a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8(1): 4-15. <https://www.jstor.org/stable/2400563>
- Guix, J.C. 1992. La pluvisilva atlántica del este de Brasil. *Vida Silvestre* 72: 58-63. Madrid.
- Guix, J.C. 1995. *Aspectos da frugivoria, disseminação e predação de sementes por vertebrados nas florestas nativas do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil*. PhD Thesis. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Barcelona. 707 p.
- Guix, J.C. 1996. Aspectos da frugivoria, disseminação e predação de sementes por vertebrados nas florestas nativas do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. *Col·lecció de Tesis Doctorals Microfitxades núm. 2798*. Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Guix, J.C. 2006. Complex plant-dispersed-pest interactions in NW Amazonia: beetle larvae and companions travelling inside *Attalea maripa* palm nuts. *Orsis* 21: 83-90
- Guix, J.C. 2009. Amazonian forests need Indians and Caboclos. *Orsis* 24: 33-40.
- Guix, J.C. 2017. Biogeografía, ecología y conservación en la Neopangea: nuevos retos en Brasil. *Orsis* 31: 3-20. <https://doi.org/10.5565/rev/orsis.40>
- Guix, J.C. 2021a. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. III. Insularidad: islas continentales. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 9, 43 p.
- Guix, J.C. 2021b. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. VI. Paisajes en mosaico y corredores ecológicos. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 12, 34 p.
- Guix, J.C. 2021c. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. VII. Restauración y gestión ambiental. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 13, 51 p.
- Guix, J.C. 2021d. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. X. Antropocoria: florestas neotropicales. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 16, 107 p.
- Guix, J.C. 2021e. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. IV. Insularidad continental. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 10, 42 p.
- Guix, J.C.; Conforti, T.; Pisciotta, K.; Alves, I.C.; Souza, F.; Cuevas, A.; Beisiegel, B.; Chiaretti, H. & Mañosa, S. 2018a. *Interações mutualísticas entre animais e plantas no entorno do Parque Estadual Intervales (SP)*. Projeto Piloto. Fundação Florestal e Universitat de Barcelona. 23 p.

- Guix, J.C.; Mañosa, S.; Mateos, E.; Conforti, T. & Pisciotta, K. 2018b. *Estimativas de densidades populacionais de espécies de Cracidae, Atelidae e Cebidae na Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo, Brasil: resumo comparativo de taxas de encontros e tamanhos de grupos - anos 1994, 1998 e 2017*. Relatório não publicado, dez. 2018. Projeto Neopangea.
- Guix, J.C.; Martín, M. & Leonel, C. 2005. Threatened plant-frugivore mutualisms in a Brazilian Atlantic rainforest island: report on fieldwork on Ilha de São Sebastião. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 8(2): 1-25.
- Guix, J.C. & Ruiz, X. 1995. Toucans and thrushes as potential dispersers of seed-predatory weevil larvae in Southeastern Brazil. *Can. J. Zool.* 73: 745 - 748.
- Guix, J.C. & Ruiz, X. 1997. Weevil larvae dispersal by guans in Southeastern Brazil. *Biotropica* 29(4): 522-525.
- Guix, J.C. & Ruiz, X. 2000. Plant-disperser-pest evolutionary triads: how widespread are they? *Orsis* 15: 121-126.
- Halenar, L.B. & Rosenberger, A.L. 2013. A closer look at the “*Protopithecus*” fossil assemblages: new genus and species from Bahia, Brazil. *Journal of Human Evolution* 65: 374-390. DOI: 10.1016/j.jhevol.2013.07.008
- Hansen, M.C.; Wang, L.; Song, X-P.; Tyukavina, A.; Turubanov, S.; Potapov, P.V. & Stehman, S.V. 2020. The fate of tropical forest fragments. *Sci. Adv.* 6 (11): eaax8574. DOI: 10.1126/sciadv.aax8574
- Heymann, E.W. 2011. Florivory, nectarivory, and pollination – a review of primate-flower interactions. *Ecotropica* 17: 41-52.
- Heymann, E.W. & Hsia, S.S. 2015. Unlike fellows – a review of primate – non-primate associations. *Biol. Rev.* 90: 142-156. DOI: 10.1111/brv.12101
- Hof, C.; Levinsky, I.; Araújo, M.B. & Rahbek, C. 2011. Rethinking species’ ability to cope with climate change. *Global Change Biology* 17: 2987-2990. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02418.x
- Holzmann, I.; Agostini, I.; De Matteo, K.; Areta, J.I.; Merino, M.L. & Di Bitetti, M. S. 2014. Using species distribution modeling to assess factors that determine the distribution of two parapatric howlers (*Alouatta* spp.) in South America. *Int. J. Primatol.* DOI: 10.1007/s10764-014-9805-1
- Hueck, K. 1972. *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica* (Trad. Hans Reichardt). Ed. Universidade de Brasília – Ed. Polígono. São Paulo.

Jardim, M.M. et al. 2020. Southern extension of the geographic range of the black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Mammalia* 84: 102-106.

Johnson, C.A.; Smith, G.P.; Yule, K.; Davidowitz, G.; Bronstein, J.L. & Ferrière, R. 2021. Coevolutionary transitions from antagonism to mutualism explained by the Co-Opted Antagonist Hypothesis. *Nature Communications* (2021) 12: 2867 <https://doi.org/10.1038/s4167-021-23177-x>

Joly, C.A.; Metzger, J.P. & Tabarelli, M. 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist* (2014). DOI: 10.1111/nph.12989

Kazo, L.; Lovejoy, T. & Luther, D. 2022. Effects of forest fragmentation on the weight of understory birds at the Biological Dynamics of Forest Fragments Project in Amazonia. *Biotropica* 2022; 00: 1-8. <https://doi.org/10.1111/btp.13108>

Kuester, P.F.; Wiesel, P.G. & Lobo, E.A. 2020. Frugivorous diet and food availability of *Cerdocyon thous* and *Lycalopex gymnocercus* in the Serra do Sudeste Region, RS, Brazil. *Caderno de Pesquisa, Santa Cruz do Sul* 32(3): 11-22. DOI: 10.17058/cp.v32i3.17275

Kuhlmann, M. & Kühn, E. 1947. *A flora do distrito de Ibiti (ex-Monte Alegre), município de Amparo*. I – Inventário florístico; II – Subsídios para o estudo da biocenose regional. Instituto de Botânica (Publicação da Série "B"). Secretaria de Agricultura, São Paulo. 221 p.

Laurance, W.F. et al. 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* 489 (7415): 290-294. PMID:22832582. <http://dx.doi.org/10.1038/nature11318>

Lewis, C. et al. 2018. How people domesticated Amazonian forests. *Front. Ecol. Evol.* 5: 171. DOI: 10.3389/fevo.2017.00171

Lima, R.A.F.; Dittrich, V.A.O.; Souza, V.C.; Salino, A.; Breier, T.B. & Aguiar, O.T. 2011. Flora vascular do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. *Biota Neotrop.* 11(4): 173-214. <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n4/pt/abstract?inventory+bn01211042011>

Limeira, V.L.A.G. 1996. *Comportamento alimentar, padrão de atividades e uso do espaço por Alouatta fusca (Primates, Platyrrhini) em um fragmento degradado de Floresta Atlântica no Estado de Rio de Janeiro*. Tese de Mestrado. Museu Nacional, UFRJ. Rio de Janeiro. 137 p.

López-Anido, F.S. 2021. Cultivar-groups in *Cucurbita maxima* Duchesne: diversity and possible domestication pathways. *Diversity* 2021, 13: 354. <https://doi.org/103390/d13080354>

Loreau, M.; de Mazancourt, C. & Holt, R.D. 2004. Ecosystem evolution and conservation biology (Pp. 327-343). In: *Evolutionary conservation biology* (Ferrière, R.; Dieckmann, U. &

Couvert, D., eds.). International Institute for Applied Systems Analysis. Cambridge University Press

Ma, Q. & Su, M. 2023. Herbivore-induced pollinator limitation increases community stability of mutualism-antagonism continuum. *Biosystems* 229:104929. <https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2023.104929>

Marjakangas, E.-L. et al. 2019. Fragmented tropical forests lose mutualistic plant-animal interactions. *Diversity and Distributions* 2020; 26: 154-168. DOI: 10.1111/ddi.13010

Marsden, S.J.; Loqueh, E.; Takuo, J.M., Hart, J.A.; Abani, R.; Ahon, D.B.; Annorbah, N.N.D.; Johnson, R. & Valle, S. 2015. Using encounter rates as surrogates for density estimates makes monitoring of heavily-traded grey parrots achievable across Africa. *Oryx* 50(4): 617-625. DOI: 10.1017/S0030605315000484

Marques, A.A.B.; Rylands, A.B. & Schneider, M. 2008. Seed dispersal and germination by the brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) in an area of Atlantic Forest in Southern Brazil (Pp. 109-113). In: *A Primatologia no Brasil – 9* (Ferrari, S.F. & Rímoli, J., eds.). Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental – UFS. Aracaju.

Marsh, L.K. et al. 2003. Fragmentation: specter of the future or the spirit of conservation? (Pp. 381-398). In: *Primates in fragments: ecology and conservation* (Marsh, L.K., ed.). Kluwer Academic / Plenum Publishers. New York.

Martinelli, F.S. 2014. *Fragmentação florestal, perda de habitat e ocorrência de primatas na Mata Atlântica*. Dissertação de Mestrado. Centro de Ciências Humanas e Naturais. Universidade Federal do Espírito Santo. Vitória. 52 p.

Martinelli, G.; Vieira, C.M.; Gonzalez, M.; Leitman, P.; Piratininga, A.; Costa, A.F. & Forzza, R.C. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59(1): 209-258.

Martins-Junior, A.M.G.; Carneiro, J.; Sampaio, I.; Ferrari, S.F. & Schneider, H. 2018. Phylogenetic relationships among Capuchin (Cebidae, Platyrrhini) lineages: An old event of sympatry explains the current distribution of *Cebus* and *Sapajus*. *Genetics and Molecular Biology* 41: 699-712. DOI: <https://dx.doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2017-0012>

Martins, M.M. 2005. Density of primates in four semi-deciduous forest fragments of São Paulo, Brazil. *Biodiversity & Conservation* 14: 2321-2329.

Martins, M.M. 2009. Lianas as food resource for brown howlers (*Alouatta guariba*) and southern muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in a forest fragment. *Animal Biodiversity and Conservation* 32(1): 51-58.

- Mateos, E.; Álvarez, M. & Riutort, M. 2015. Planarias terrestres introducidas en España. *Quercus* 353: 40-48.
- Mateos, E.; Guix, J.C.; Serra, A. & Pisciotta, K. (eds.) 2002. *Censuses of vertebrates in a Brazilian Atlantic rainforest area: the Paranapiacaba fragment*. Centre de Recursos de Biodiversitat Animal. Universitat de Barcelona. Barcelona. 217 p.
- Mathieu, J.; Reynolds, J.W.; Fragoso, C. & Hadly, E. 2022. Global warming: massive invasion of North America by earthworms revealed. *bioRxiv* (preprint: June 29, 2022). <https://doi.org/10.1101/2022.06.27.497722>
- Mikich, S.B. & Liebsch, D. 2014. Damage to forest plantations by the tufted capuchins (*Sapajus nigritus*): Too many monkeys or not enough fruits? *Forest Ecology and Management* 314: 9-16. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.026>
- Miranda, J.M.D. & Passos, F.C. 2004. Hábito alimentar de *Alouatta guariba* (Humboldt) (Primates, Atelidae) em floresta de araucária, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21: 821-826.
- Molina, F.A. & Rivera, O.P. 2005. *Variación estacional del uso de recursos alimenticios del mono aullador Alouatta seniculus (L. 1766) en un fragmento de bosque seco tropical (Bs-T) en el norte del Departamento del Atlántico, Colombia*. Informe final de grado en biología. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad del Atlántico. Barranquilla. 108 p.
- Moraes, B.; Razgour, O.; Souza-Alves, J.P.; Boubli, J.P. & Bezerra, B. 2020. Habitat suitability for primate conservation in north-east Brazil. *Oryx* 54(6): 803-813. <https://doi.org/10.1017/S0030605319001388>
- Moreno, E.S. et al., 2015. Yellow fever impact on brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) in Argentina: a metamodelling approach based on population viability analysis and epidemiological dynamics. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro 110: 865-876.
- Mourthé, I.M.C.; Guedes, D.; Fidelis, J.; Boubli, J. P.; Mendes, S.L. & Strier, K.B. 2007. Ground use by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). Abstract. *Am. J. Primatol.* 69: 706-712.
- Mourthé, I.M.C.; Strier, K.B. & Boubli, J.P. 2008. Seed predation of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *Neotropical Primates* 15(2): 40-45. <https://doi.org/10.1896/044.015.0202>
- Nascimento, A.T.A. & Schmidlin, A.J. 2011. Habitat selection by, and carrying capacity for, the critically endangered black-faced lion tamarin *Leontopithecus caissara* (Primates: Callitrichidae). *Oryx* 45(2): 288-295. <http://journals.cambridge.org>

- Neco, L.C.; Abelson, E.S.; Brown, A.; Natterson-Horowitz, B. & Blumstein, D.T. 2019. The evolution of self-medication behaviour in mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* 128: 373-378.
- Noblick, L.R & Lorenzi, H. 2010. *Lytocaryum*, including a new species from Bahia, Brazil. *PALMS* 54(1): 5-17.
- Noblick, L.R & Meerow, A.W. 2015. The transfer of the genus *Lytocaryum* to *Syagrus*. *PALMS* 59(2): 57-62.
- Nunes, A.J.D. et al. 2019. *Plasmodium* infection and its association with biochemical and haematological parameters in free-living *Alouatta guariba clamitans* (Cabrera, 1940) (Primates: Atelidae) in Southern Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro 114: e190210. DOI: 10.1590/0074-02760190210.
- Nunes, M.H. et al. 2022. Forest fragmentation impacts the seasonality of Amazonian evergreen canopies. *Nat. Commun.* 13, 917. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-28490-7>
- Oklander, L.I. et al. 2022. Brown howler monkey, *Alouatta guariba* (Humboldt, 1812), Argentina, Brazil (2012, 2014, 2016, 2018, 2022) (Pp. 121-125). In: *Primates in peril. The World's 25 most endangered primates 2022-2023* (Mittermeier, R.A. et al., eds.). IUCN SSC Primate Specialist Group, International Primatology Society and Rewild. Washington, D.C. 163 p.
- Oliveira, L.C. & Grelle, C.E.V. 2012. Introduced primate species of and Atlantic Forest region in Brazil: present and future implications for the native fauna. *Tropical Conservation Science* 5(1): 112-120. www.tropicalconservationscience.org
- Pagno, L.; Cândido Jr., J.F. & Brocardo, C.R. 2015. Seed predation of *Araucaria angustifolia* by *Sapajus nigritus*. *Neotropical Primates* 22(1): 1-6.
- Passos, F.C. 1994. Behavior of black lion tamarins, *Leontopithecus chrysopygus*, in different forest levels in the Caetetus Ecological Station, São Paulo, Brazil. *Neotrop. Primates* 2(Suppl.): 40-41.
- Passos, F.C. 1997. Seed dispersal by black lion tamarin, *Leontopithecus chrysopygus* (Primates, Callitrichidae), in southeastern Brazil. *Mammalia* 61(1): 109-111.
- Passos, F.C. 1999. Dieta de um grupo de mico-leão-preto, *Leontopithecus chrysopygus* (Mikan) (Mammalia, Callitrichidae), na Estação Ecológica dos Caetetus, São Paulo. *Revta. bras. Zool.* 16 (Supl.1): 269-278.

Pavé, R.; Peker, S.M.; Raño, M.; Orjuela, C.R.; Zunino, G.E. & Kawalewski, M.M. 2009. Nectar feeding on an exotic tree (*Grevillea robusta*) by *Alouatta caraya* and its possible role in flower pollination. *Neotropical Primates* 16(2): 61-64. <https://doi.org/10.1896/044.016.0203>

Petroni, L.M. 2000. *Caracterização da área de uso e dieta do mono-carvoeiro (Brachyteles arachnoides, CEBIDAE-PRIMATES) na Mata Atlântica, Serra de Paranapiacaba, SP*. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo. São Paulo. 173 p.

Petroni, L.M.; Huffman, M.A. & Rodrigues, E. 2017. Medicinal plants in the diet of woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides*, E. Geoffroy, 1806) – a bio-rational for the search of new medicines for human use? *Revista Brasileira de Farmacognosia* 27: 135-142. <http://dx.doi.org/10.1016/j.bjp.2016.09.002>

Pinheiro, H.L.N. & Pontes, A.R.M. 2015. Home range, diet, and activity patterns of common marmosets (*Callithrix jacchus*) in very small and isolated fragments of the Atlantic Forest of Northeastern Brazil. *International Journal of Ecology* 2015, ID 685816, 13 p. <http://dx.doi.org/10.1155/2015/685816>

Pinto, M.P.; Beltrão-Mendes, R.; Talebi, M. & Lima, A.A. 2023. Primates facing climate crisis in a tropical forest hotspot will lose climatic suitable geographical range. *Scientific Reports* (2023) 13: 641. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-26756-0>

Pinto, N.; Lasky, J.; Bueno, R.; Keith, T.H. & Galetti, M., 2009. Primate densities in the Atlantic Forest of Southeast Brazil: The role of habitat quality and anthropogenic disturbance (Pp. 413-431). In: *South American primates, developments in primatology: Progress and prospects* (Garber, P.A., eds). Springer Science+Business Media, LLC 2009. DOI: 10.1007/978-0-387-78705-3_16

Portela, R.C.Q. 2008. *Ecologia populacional de três espécies de palmeiras em uma paisagem fragmentada no domínio da Mata Atlântica, RJ*. Tesis Doctoral. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.

Portela, R.C.Q.; Bruna, E.M. & Santos, F.A.M. 2010. Demography of palm species in Brazil's Atlantic Forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodivers. Conserv.* 19: 2389-2403.

Prates, J.C.; Gayer, S.M.P.; Kunz Jr., L.F. & Buss, G. 1990. Feeding habits of the brown howler monkey *Alouatta fusca clamitans* (Cabrera, 1940) (Cebidae; Alouattinae) in the Itapuã State Park: a preliminary report. *Acta Biologica Leopoldensia* 12: 175-188.

PRÓ-PRIMATAS PAULISTAS 2015. *Plano de ação para a conservação dos primatas do estado de São Paulo*. Comissão Permanente de Proteção dos Primatas Nativos do Estado de São Paulo – PRÓ-PRIMATAS PAULISTAS. Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo.

- Razafindratsima, O.H.; Sato, H.; Tsuji, Y. & Culot, L. 2018. Advances and frontiers in primate seed dispersal. *Int. J. Primatol.* 39: 315-320. <https://doi.org/10.1007/s10764-018-0047-5>
- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* (2009). DOI: 10.1016/j.biocon.2009.02.021
- Rigacci, E.D.B.; Paes, N.D.; Félix, G.M.; Silva, W.R. 2021. The resilient frugivorous fauna of an urban forest fragment and its potential role in vegetation enrichment. *Urban Ecosystems* 24: 943-958. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-01080-5>
- Rocha Antunes, A., Alves Elias, G., Pezente, G., & dos Santos, R. 2019. Scientific literature on *Inga* (Fabaceae) from Santa Catarina state, Southern Brazil (1983-2017). *Rev. Biol. Trop.* 67: 1247-1256.
- Rodrigues, S. 2018. Nenhum macaco bugio do Horto Florestal sobreviveu à febre amarela. *O Eco*: 11 de janeiro de 2018. <https://oeco.org.br/noticias/nenhum-macaco-bugio-do-horto-florestal-sobreviveu-a-febre-amarela/>
- Rodrigues, S.B.M.; Gagetti, B. & Piratelli, A. 2014. First record of *Leontopithecus chrysopygus* (Primates: Callitrichidae) in Carlos Botelho State Park, São Miguel Arcanjo, São Paulo, Brazil. *Mammalia* DOI: 10.1515/mammalia-2014-0104
- Rodríguez-Rodríguez, M.C.; Jordano, P.; Valido, A. 2017. Functional consequences of plant-animal interactions along the mutualism-antagonism gradient. *Ecology* 98: 1266-1276.
- Röhe, F.; Antunes, A.P. & Tófoli, C.F. 2003. The discovery of a new population of black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*) in the Serra de Paranapiacaba, São Paulo, Brazil. *Neotrop. Primates* 11(2): 75-76.
- Rylands, A.B.; Coimbra-Filho, A.F. & Mittermeier, R.A. 2009. The systematics and distributions of the marmosets (*Callithrix*, *Callibella*, *Cebuella*, and *Mico*) and callimico (*Callimico*) (Callitrichidae, Primates) (Pp. 25-61). In: *The smallest Anthropoids* (Ford, S.M. et al., eds.). Progress and Prospects. DOI: 10.1007/978-1-4419-0293-1_2
- Sabino, J. & Sazima, I. 1999. Association between fruit-eating fish and foraging monkeys in western Brazil. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 10(4): 309-312.
- Sacchetto, L. et al. 2020. Neighbor danger: Yellow fever virus epizootics in urban and urban-rural transition areas of Minas Gerais state, during the 2017-2018 yellow fever outbreaks in Brazil. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 14(10): e0008658. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0008658>

Santos-Barnett, T.C.; Cavalcante, T.; Boyle, S.A.; Matte, A.L.; Bezerra, B.M.; Oliveira, T.G. & Barnett, A.A. 2022. Pulp Fiction: Why some populations of ripe-fruit specialists *Ateles chamek* and *A. marginatus* prefer insect-infested foods. *Int. J. Primatol.* 43: 384-408. <https://doi.org/10.1007/s10764-022-00284-0>

Santos, C.V.; Morais Jr., M.M.; Oliveira, M.M.; Mikich, S.B.; Ruiz-Miranda, C.R. & Moore, K.P.L. 2007. Ecologia, comportamento e manejo de primatas invasores e populações-problema (Pp. 101-108). In: *A Primatologia no Brasil* (Bicca-Marques, J., ed.). Vol. 10. Sociedade Brasileira de Primatologia, Porto Alegre.

Santos, G.A.S.D.; Bianchini, E. & Reis, N.R. 2013. Seasonal variation of consumption of the species used as fruit source by brown howler monkeys (*Alouatta clamitans*) in southern Brazil. *Biota Neotrop.* 13(3). <http://www.biotaneotropica.org.br/v13n3/en/abstract?article+bn03513032013>

Santos, G.P.; Galvão, C. & Young, R.J. 2012. The diet of wild black-fronted titi monkeys *Callicebus nigrifrons* during a bamboo masting year. *Primates* 53: 265-272. DOI: 10.1007/s10329-012-0295-5

Santos, J.L.; Paschoal, A.M.O.; Massara, R.L. & Chiarello, A.G. 2014. High consumption of primates by pumas and ocelots in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Braz. J. Biol.* 74: 632-641. <http://dx.doi.org/10.1590/bjb.2014.0094>

Silva, A.S.A.; Fontes, V. B. & Voltolini, J.C. 2018. Análise da viabilidade populacional de bugios-ruivos *Alouatta guariba clamitans* (Cabrera, 1940), em uma paisagem fragmentada no sudeste do Brasil. *Neotropical Primates* 24(1): 9-16.

Silva, L.G.; Ribeiro, M.C.; Hasui, É.; Costa, C.A. & Cunha, R.G.T. 2015. Patch size, functional isolation, visibility and matrix permeability influences Neotropical primate occurrence within highly fragmented landscapes. *PLoS ONE* 10(2): e0114025. DOI: 10.1371/journal.pone.0114025

Silva, N.I.O.; Sacchetto, L.; Rezende, I.M.; Trindade, G.S.; LaBeaud, A.D.; Thoisy, B. & Drumond, B.P. 2020. Recent sylvatic yellow fever virus transmission in Brazil: the news from an old disease. *Virology Journal* (2020) 17: 9. <https://doi.org/10.1186/s12985-019-1277-7>

Smith, R.L.; Rebergen, K.; Payne, C.; Megapanos, E. & Lusseau, D. 2022. Dietary plasticity of a understudied primate (*Sapajus cay*) in a biodiversity hotspot: applying ecological traits to habitat conservation in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Folia Primatologica* 93(1), 2022: 53-68. DOI: 10.1163/14219980-20210407

SOS Mata Atlântica – INPE, 2022. *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica. Período 2020-2021. Relatório Técnico*. Fundação SOS Mata Atlântica e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, INPE, São Paulo. 72 p.

- Souza, A.F. & Martins, F.R. 2006. Demography of the clonal palm *Geonoma brevispatha* in a Neotropical swamp. *Austral Ecol.* 31: 869-881.
- Souza-Alves, J.P.; Fontes, I.P.; Chagas, R.R. & Ferrari, S.F. 2011. Seasonal versatility in the feeding ecology of a group of titis (*Callicebus coimbrai*) in the northern Brazilian Atlantic Forest. *American Journal of Primatology* 73: 1199-1209.
- Souza, V.K.; Schott, D.; Wagner, P.G.C.; Pavarini, S.P.; Alievi, M.M.; Valle, S.F. & Soares, J.F. 2023. Emerge of *Mansonella* sp. in free-ranging primates in southern Brazil. *Primates* 64(1): 153-159. DOI: 10.1007/s10329-022-01038-5
- Spengler III, R.N.; Kienast, F.; Roberts, P.; Boivin, N.; Begun, D.R.; Ashastina, K. & Petraglia, M. 2023. Bearing fruit: Miocene apes and rosaceous fruit evolution. *Biological Theory*. Published on line: 04 January 2023. <https://doi.org/10.1007/s13752-022-00413-1>
- Strier, K.B. 1992. Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. *Am. J. Phys. Anthropol.* 88: 515-524. <http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.1330880407>
- Strier, K.B. 2000. Population viabilities and conservation implications for muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in Brazil's Atlantic Forest. *Biotropica* 32 (4b): 903-913.
- Tagliari, M.M.; Levis, C.; Flores, B.M.; Blanco, G.D.; Freitas, C.T.; Bogoni, J.A.; Vieilledent, G. & Peroni, N. 2021. Collaborative management as a way to enhance Araucaria Forest resilience. *Perspectives in Ecology and Conservation* 19: 131-142. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.03.002>
- Taira, T.L.; Abot, A.R.; Nicácio, J.; Uchôa, M.A.; Rodrigues, S.R. & Guimarães, J.A. 2013. Fruit flies (Diptera, Tephritidae) and their parasitoids on cultivated and wild host in the Cerrado-Pantanal ecotone in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 57(3): 300-308. <http://dx.doi.org/10.1590/S0085-562601300007>
- Talebi, M.G. & Lee, P.C. 2010. Activity patterns of *Brachyteles arachnoides* in the largest remaining fragment of Brazilian Atlantic Forest. *Int. J. Primatol.* 31: 571-583. DOI: 10.1007/s10764-010-9414-6
- Thomas, L.; Buckland, S.T.; Rexstad, E.A.; Laake, J.L.; Strindberg, S.; Hedley, S.L.; Bishop, J.R.B.; Marques, T.A. & Burnham, K.P. 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology* 47: 5-14. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2009.01737.x
- Thomas, P. 2013. *Araucaria angustifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T32975A2829141. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Accessed on 20 June 2022. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T32975A2829141.en>.

Tilman, D.; May, R.M.; Lehman, C.L. & Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>

Torosin, N.S.; Argibay, H.; Webster, T.H.; Corneli, P.S.; Knapp, L.A. 2020. Comparing the selective landscape of TLR7 and TLR8 across primates reveals unique sites under positive selection in *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 152: 106920. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.1069020>

Torres de Assumpção, C. 1981. *Cebus apella* and *Brachyteles arachnoides* (Cebidae) as potential pollinators of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae). *J. Mammal.* 62: 386–388

Valburg, L.K. 1992. Eating infested fruits: interactions in a plant-disperser-pest triad. *Oikos* 65(1): 25-28. <https://doi.org/10.2307/3544883>

Vasconcelos, P.F.C. et al., 2004. Genetic divergence and dispersal of yellow fever virus in Brazil: periodic expansions of the enzootic zone. *Emerg. Infect. Dis.* 10: 1578-1584.

Wang, K. & Zhai, X. 2019. The creation of “Ecosystem Core” hypothesis to explain ecosystem evolution. *BMC Ecol.* 19: 33. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0251-y>

Wang, L.; Pedersen, P.B.M. & Svenning, J.-C. 2023. Rewilding abandoned farmland has greater sustainability benefits than afforestation. *npj Biodiversity* (2013) 2: 5. <https://doi.org/10.1038/s44185-022-00009-9>

Wang, L. & Pontarp, M. 2023. The eco-evolution and diversification in antagonistic and mutualistic interactive populations. *bioRxiv* (preprint: April 19, 2023). <https://doi.org/10.1101/2023.02.01.526361>

Zinn, A.D.; Ward, D. & Kirkman, K. 2007. Inducible defences in *Acacia sieberiana* in response to giraffe browsing. *African Journal of Range & Forage Science* 24(3): 123-129. DOI: 10.2989/AJRF.2007.24.3.2.295