



DISTRIBUCIÓN Y CONSERVACIÓN DE PRIMATES PANAMEÑOS USANDO MÁXIMA ENTROPÍA

DISTRIBUTION AND CONSERVATION OF PANAMANIAN PRIMATES USING MAXIMUM ENTROPY

Pedro Méndez-Carvajal

Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Departamento de Fisiología y Comportamiento Animal, Panamá.

pedro.mendezc@up.ac.pa

<https://orcid.org/0000-0003-1306-5869>

Fecha de recepción: 18 de mayo de 2023

Fecha de aceptación: 10 de abril de 2024

DOI [HTTPS://DOI.ORG/10.48204/J.TECNO.V26N2.A5400](https://doi.org/10.48204/J.TECNO.V26N2.A5400)

RESUMEN

La conversión del hábitat natural para el desarrollo urbano está restringiendo los rangos de especies de primates que dependen de los ambientes forestales, aumentando su riesgo de extinción. Si bien Panamá respalda la mayor diversidad de primates en Mesoamérica, muchas de sus nueve especies y 13 subespecies son motivo de preocupación para la conservación, incluidas cuatro especies endémicas en Peligro Crítico. Sin embargo, su distribución y estado actual son poco conocidos. Se utilizó más de 15 años de datos de observación de presencia (transectos y conteos de ruta, fototrampeo, y registros de ciudadanos científicos) que representan 2,000 puntos de presencia, 1,415 fueron seleccionados como ubicaciones útiles para desarrollar modelos de distribución para las subespecies de primates en Panamá. Utilizando el software Maximum Entropy (MaxEnt), se creó un conjunto de modelos que utilizan variables climáticas, y también integramos una medida derivada de satélite de la productividad primaria, el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI), así como medidas de densidad de población humana, para ver si estos modelos mejorados eran más efectivos. Los modelos funcionaron bien, aunque diferentes variables climáticas predijeron mejor la distribución de diferentes subespecies. La superposición de los mejores modelos de hábitat para cada subespecie nos permitió identificar áreas cruciales para dirigir esfuerzos de conservación en la diversidad de primates en Panamá.

PALABRAS CLAVES

Biogeografía, MaxEnt, Mesoamérica, Neotrópico, Panamá, Primates.



ABSTRACT

The conversion of natural habitat for urban development is restricting the ranges of primate species that depend on forest environments, increasing their risk of extinction. While Panama supports the highest diversity of primates in Mesoamerica, many of the nine species and 13 subspecies are of conservation concern, including four endemic Critically Endangered species. Yet their distribution and status are poorly understood. I used over 15 years of presence data from surveys (transects and road counts, camera-trapping, and citizen science records) representing 2,000 presence points, 1,415 were selected as useful locations to develop species distribution models for the primate sub-species in Panama. Using Maximum Entropy (MaxEnt) software, I created a set of models using climatic variables, and integrated a satellite-derived measure of primary productivity, the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), as well as measures of human population density, to see if this improved model performance. The models performed well, although different climate variables best predicted the distribution of different subspecies. Overlaying the best habitat suitability models for each subspecies allowed us to identify core areas for the conservation of primate diversity in Panama.

KEY WORDS

Biogeography, Mesoamerica, MaxEnt, Neotropic, Panama, Primates.

INTRODUCCIÓN

Comprender la capacidad de distribución geográfica de la vida silvestre es un componente importante de los programas efectivos de conservación (Boubli y De Lima, 2009; Vidal-García y Serio-Silva, 2011; Marcer *et al.*, 2013). Sin embargo, el estudio de la distribución de especies es un desafío, principalmente debido a la falta de información sobre su presencia o ausencia, los costos de desarrollar estudios sistemáticos y el hecho de que muchos lugares de interés son remotos y de difícil acceso (Vidal-García y Serio-Silva, 2011). Estos desafíos se pueden superar combinando los datos de observación disponibles con algoritmos matemáticos y sistemas de información global (SIG), que pueden ayudarnos a identificar los requisitos clave de hábitats, la riqueza y la densidad de especies. Esto puede ayudar a identificar áreas apropiadas para la protección y liderar los esfuerzos para una gestión eficaz de conservación (Willems y Hill, 2009; Carvalho *et al.*, 2010; Chetan *et al.*, 2014; Holzman *et al.*, 2015). Los aspectos a evaluar con modelos de distribución de especies (SDM), incluyen la tendencia a la riqueza y el endemismo que se presenta en un país, haciendo más gráfica la información para las actividades de conservación. La riqueza de especies ha sido importante para correlacionarla con los patrones de comportamiento animal, la diversidad y productividad de las plantas y la estacionalidad, pero, sobre todo, la presencia de especies adaptadas, asociadas con la riqueza de árboles y los promedios de lluvia (Kay *et al.*, 1997). Esta información es importante para comprender la dinámica demográfica de los consumidores primarios, incluyendo las especies de primates (Therborgh, 1986). El endemismo, describe el estado ecológico de una especie considerada única en una ubicación geográfica específica, está relacionado con la capacidad de tolerar estrés en un hábitat, pero con menor competencia, especies sensibles a cambios de vegetación (Walck *et al.*, 2001).



Este conocimiento es importante para enfocar esfuerzos de conservación en áreas claves, y reducir los costos al identificar "puntos calientes" para cada especie (Myers *et al.*, 2000).

Los cambios que ocurren en los paisajes boscosos debido al uso de la tierra son especialmente preocupantes, dado que estos bosques proporcionan hábitat para una gran cantidad de especies de animales (Whitmore, 1998; Wright *et al.*, 2000). Entre las especies afectadas se encuentran los primates no humanos, amenazados a nivel mundial en un 60% según la UICN (Cotton *et al.*, 2016). Estudios recientes han utilizado datos de SDM para detectar las condiciones ambientales que limitan la presencia de primates y protegen estas especies o hábitats (Fourcade *et al.*, 2014). Por ejemplo, se han utilizado SDM para ayudar en acciones de conservación al gibón oriental *Hoolock leuconedys*, cuya población ha disminuido un 30 % en los últimos años (Brockelman y Geissmann, 2008). En India, se usó SDM para identificar áreas potenciales para estudios de población de primates y mejorar los planes de manejo de conservación basados en hábitats potenciales (Sarma *et al.*, 2015). Los datos de distribución también pueden ayudar a identificar características del hábitat de una especie, como la variación topográfica, que potencialmente aísla a los organismos. Otro estudio en la India proporcionó evidencia de las variables ecológicas y las características topográficas que afectan la dispersión de las especies de langures del género *Semnopithecus* (Chetan *et al.*, 2014). En una escala más amplia, se demostró que la distribución del cercopiteco verde *Chlorocebus pygerythrus* en el África subsahariana se alineaba con las predicciones de los modelos de presupuesto de tiempo, ambos impulsados por la variación en el Índice de Diferencia Normalizada de Vegetación (NDVI) (Willems y Hill, 2009). NDVI es una medida de detección remota de producción fotosintética que identifica la densidad relativa y la salud de la vegetación en un lugar específico. El uso de SDM en la evaluación de la conservación ha sido cuestionado porque se percibe que conlleva dificultades tanto en la evaluación de la presencia (detectabilidad y precisión) como en la obtención de datos de presencia actualizados (Campbell *et al.*, 2016). Un muestreo inadecuado puede generar problemas de interpretación (Carneiro *et al.*, 2016). Un problema adicional es que las bases de datos disponibles para algunos países tienen entre cinco y 10 años, lo que hace que las conclusiones puedan ser desactualizadas. Algunos autores sugieren correcciones por sesgo de muestreo para evaluar modelos regionales y globales (El-Gabbas y Dormann, 2018). Sin embargo, los proyectos de monitoreo a largo plazo pueden mitigar estos sesgos al realizar censos frecuentes año tras año.

A pesar de estas preocupaciones, se ha aplicado modelos de distribución a varias especies de primates en el Neotrópico, con estudios relacionados con la descripción de nichos fundamentales o la combinación de factores ecológicos para enfocar esfuerzos de conservación en áreas prioritarias. Por ejemplo, se utilizó MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006) para vincular las densidades de población del tití de orejas blancas *Callithrix aurita* y su idoneidad de hábitat en Brasil, generando información adecuada para la gestión de su conservación (Norris *et al.*, 2011).



En Ecuador, NDVI ha mejorado tales enfoques, usando vocalizaciones y registros de caza para mapear áreas fuera de las zonas protegidas de Ecuador que aún son hábitats potenciales para el mono araña negro *Ateles fusciceps* (Peck *et al.*, 2011). De manera similar, después de que se redescubriera el mono choro de cola amarilla *Oreonax flavicauda* en los bosques tropicales de los Andes peruanos, la combinación de variables antrópicas en un análisis de espacios y una evaluación de riesgos SIG permitió proponer nuevos límites para las áreas protegidas en función de la composición del hábitat (Leo-Luna, 1987; Buckingham y Shane, 2009). En el sureste de México, los investigadores utilizaron MaxEnt y puntos de datos de presencia de especies para identificar ubicaciones potenciales para realizar más estudios de primates, lo que les permitió generar mapas de distribución más precisos de las especies nativas de primates, que podrían usar como foco para futuras actividades de conservación (Vidal-García y Serio-Silva, 2011). Luego para las mismas aproximaciones, los estudios reforzaron la precisión de sus datos de distribución de especies de primates mexicanos con información de ciudadanos científicos y expertos (Calixto-Pérez *et al.*, 2018). En Argentina, se utilizó MaxEnt para modelar y actualizar el mapa de distribución potencial de primates e identificar zonas importantes de convergencia en los rangos de especies entre los monos aulladores *Alouatta caraya* y *A. guariba* (Holzman *et al.*, 2015). Más recientemente, se ha utilizado SDM para probar si los factores antrópicos mejoran la interpretación de los modelos en combinación con variables ambientales seleccionadas. Para evitar la pérdida de biodiversidad y evitar cambios abruptos en los hábitats de los primates, Kamilar y Tecot (2016) demostraron que los factores antrópicos pueden cambiar la distribución de las especies de lémures (*Eulemur* spp.) en Madagascar, donde los lémures han disminuido en un 94 %, lo que los ha llevado a clasificarlos como el grupo en mayor peligro crítico de extinción entre los mamíferos del mundo (Schwitzer *et al.*, 2014). Existe información limitada sobre la distribución de los primates panameños, aunque el 75% de las especies de primates en Panamá están catalogadas como amenazadas (Cotton *et al.*, 2016; Méndez-Carvajal, 2019). Este estudio prueba 23 variables en tres conjuntos de factores (variables climáticas, cobertura forestal y densidades humanas) que pueden influir en las especies de primates panameños para determinar cómo se afectan en el modelo de distribución de especies. El objetivo fue modelar la distribución de especies de los primates de Panamá para evaluar el efecto del clima, las variables antrópicas y definir la idoneidad del hábitat para cada subespecie de primate panameño, así como obtener mapas de riqueza y endemismo de especies de manera que se pueda enfocar esfuerzos comunitarios y científicos en su conservación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para comprender el papel de las variables climáticas en la distribución de los primates panameños, desarrollamos tres tipos de modelos. Se utilizó 15 años de datos de presencia a largo plazo para evaluar la dispersión actual de primates panameños e identificar hábitats de alta prioridad. Los datos se actualizaron mediante visitas cada año a los sitios y se contó con ciudadanos científicos para verificar aquellos puntos que no pudimos volver a visitar. El



primer modelo involucró solo variables climáticas (19 variables WorldClim). El segundo modelo añadió variables de teledetección (cobertura forestal; NDVI y EVI) (Randin *et al.*, 2020). El tercer modelo agregó efectos antrópicos a las otras variables (población humana; pueblos indígenas y habitantes locales). Este estudio es una aproximación con SDM de primates no humanos en Panamá utilizando el algoritmo MaxEnt, utilizando también la primera base de datos del proyecto de monitoreo de primates a largo plazo liderado por la Fundación Pro-Conservación de los Primates Panameños (FCPP) desde 2001 hasta el 2016, ofreciendo la información más actualizada y precisa relacionada con los primates del Istmo.

Área de estudio

Panamá está ubicado en Centroamérica, con coordenadas generales 07°12'07" y 09°38'46" N; y 77°09'24" y 83°03'07" W. Panamá tiene 12 zonas de vida, con predominio del Bosque Húmedo Tropical Lluvioso (Tosi, 1971). El bosque panameño juega un papel importante como conector entre América del Norte y América del Sur, y su diversidad de primates no humanos en Mesoamérica es equivalente a lo que representa Brasil para América del Sur (Méndez-Carvajal, 2014).

Datos de ubicación de especies

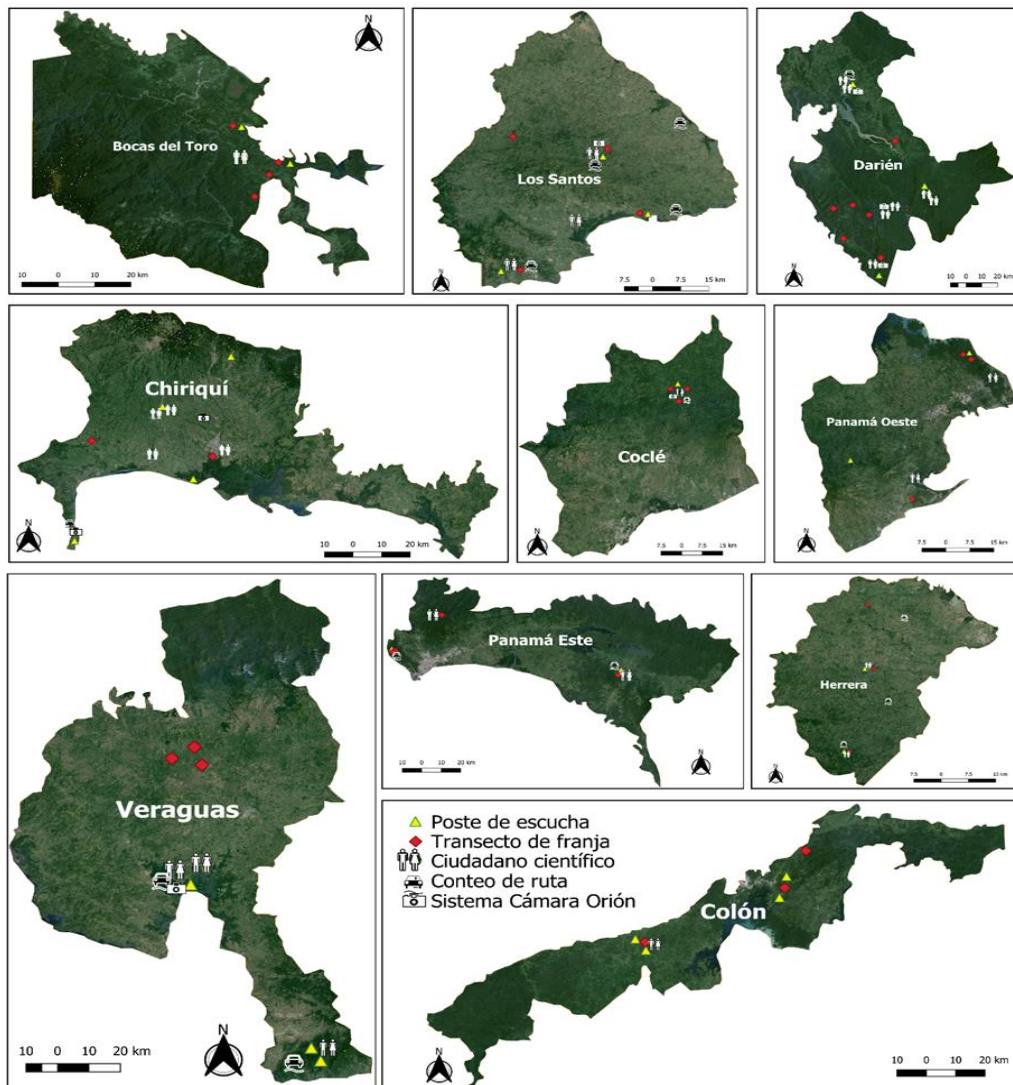
La presencia de especies de primates se determinó por observación directa a partir de múltiples métodos implementados por el autor con la ayuda de voluntarios de FCPP en Panamá (Méndez-Carvajal, 2019). Los métodos se seleccionaron en función de la matriz de vegetación; (1) *Conteo de Ruta*: se condujo un vehículo a 15 km/hr en caso de haber carreteras secundarias y caminos de piedra con cerca viva en zonas fragmentadas del país (Ogutu *et al.*, 2006; Méndez-Carvajal, 2013); (2) *Transectos de Franja* (Rudran, 1996): cuando las observaciones se realizaron en bosques continuos de más de 40 m de ancho se aplicó este método para bosques de galería, cercas vivas anchas, parches de bosques o reservas naturales. Las búsquedas se realizaron a pie o a caballo, y los transectos se estandarizaron para un ancho de 40 m (20 m a cada lado del transecto) para todos los hábitats muestreados, transectos nunca menores a 1 km siguiendo a Ross y Reeve (2003); (3) *Postes de Escucha*: se utilizaron para detectar monos aulladores y arañas por sus vocalizaciones repetitivas en zonas de bosque montano y llanuras (Brockelman y Ali, 1987); (4) *Visitas ad hoc*: se hicieron visitas a una variedad de lugares para detectar signos de presencia (hojas masticadas, vocalizaciones, huellas, heces, olores) (Rabinowitz, 2003); (5) *Sistema de Cámaras Orión (SCO)*: se colocaron cámaras trampa en estrato medio del bosque en 13 áreas diferentes a lo largo de Panamá para detectar mamíferos arborícolas (Méndez-Carvajal, 2014); (6) *Ciudadanos Científicos*: un porcentaje de los datos de ubicación fueron recopilados por un grupo cooperativo de biólogos voluntarios, como parte de las estrategias de conservación establecidas por FCPP en Panamá desde 2010 (Méndez-Carvajal *et al.*, 2013). Se completó un total de 12,500 horas de esfuerzo de búsqueda durante 15 años. Otras ubicaciones se contrastaron con datos basados en literatura antigua y gris, y de la biblioteca de tesis de la Universidad de Panamá. Los censos y encuestas se realizaron con permiso



científico (A-70-14-15 y A-70-14-16) del Ministerio de Ambiente de Panamá, y fueron evaluados por el programa doctoral de Antropología de la Universidad de Durham, Reino Unido, bajo los lineamientos del Comité de Proceso de Ética en Investigación en Ciencias de Vida Silvestre de Reino Unido (Fig. 1).

Figura 1.

Diferentes métodos de detección de primates utilizados en las provincias de Panamá para obtener datos de presencia/ausencia y conteos poblacionales (Méndez-Carvajal, 2019). Mapas elaborados por Karol Gutiérrez-Pineda.



Datos Ambientales

Se extrajeron 19 variables ambientales usando World Clim-Global Climatic Data para Panamá (1950-2000) de DIVA-GIS (www.worldclim.org), con resolución de 30's igual a 1 km² (Hijmans y Graham, 2006), altitud de un modelo de elevación digital usando Shuttle Radar Topography Mission-Nasa. Se agregó capas de sensores remotos para el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) y el Índice de Vegetación Mejorado (EVI) como contribuyentes para la productividad del bosque primario (fotosíntesis) (AVHRR; Cracknell, 2001). Los datos fueron extraídos de Modis13C1, procesados en 1 km a 0.05 grados con proyección de rejilla solo en tierra por cada 16 días calendario para la República de Panamá. Se separó la información de NDVI y EVI de abril de 2015-16 (como menor productividad), julio (como mes de transición) y septiembre (como mes de mayor productividad). De 19 variables climáticas, se seleccionaron nueve para el modelo inicial usando el resultado de SDMtoolbox (<http://sdmtoolbox.org/>) para eliminar variables altamente correlacionadas; cinco variables se relacionaron con la temperatura (Temperatura media anual, Rango diurno medio, Isotermalidad, Estacionalidad de temperatura, Rango anual de temperatura), cuatro fueron sobre precipitación (Precipitación anual, Estacionalidad de la precipitación, Precipitación del trimestre más cálido; Precipitación del trimestre más frío). En un segundo modelo, integramos NDVI y EVI (mes más productivo en fotosíntesis, mes menos productivo y mes de transición entre ambos), nuevamente eliminando del análisis las variables altamente correlacionadas. El tercer modelo integrado fueron los datos de población humana, obtenidos de World Population (<http://www.worldpop.org.uk>), versión alfa 2015 que estima el número de personas por píxel ("ppp") con los totales nacionales ajustados para que coincidan. Estimaciones de la división de población de la ONU (<http://esa.un.org/wpp/>) y restantes sin ajustar. Resolución espacial: 0.0008333333 grados decimales (100m en el ecuador), Proyección: Geográfica, WGS84.

Parámetros de datos demográficos de primates y detección

Se recopiló 2,000 puntos de ubicación en total, seleccionando 1,415 como puntos con menos área superpuesta para usar en el modelo de distribución de especies, uno de los principales pasos a considerar para una evaluación efectiva (Soberon y Peterson, 2004; Lozier *et al.*, 2009). Se utilizaron los puntos de ubicación de la siguiente manera; 55 (*A. zonalis*), 318 (*S. o. oerstedii*), 92 (*S. geoffroyi*), 92 (*A. p. palliata*), 119 (*A.p.aequatorialis*), 20 (*A. c. coibensis*), 346 (*A.c.trabeata*), 152 (*A. g. azuerensis*), 17 (*A. g. panamensis*), 30 (*A. f. rufiventris*), 63 (*C. capucinus*) y 111 (*C. imitator*). Estudios previos han demostrado que con un mínimo de cinco puntos de ubicación se puede realizar un enfoque de MaxEnt (Chetan *et al.*, 2014).

Parámetros para el modelo de Máxima Entropía

Se ejecutó el software MaxEnt para el modelado del hábitat adecuado de las especies (Elith *et al.*, 2011). MaxEnt toma como entrada un conjunto de capas o variables ambientales como elevación, precipitación, y un conjunto de ubicaciones de ocurrencia georreferenciadas, y



produce un modelo del rango de la especie dada (Phillips *et al.*, 2006; Willems y Hill, 2009). MaxEnt utiliza un algoritmo basado en el principio bayesiano para calcular la probabilidad de presencia asumiendo que todos los píxeles tienen la misma probabilidad, y coincide con la suposición empírica de un 50 % de probabilidad de presencia/ausencia (Willems y Hill, 2009; Elith *et al.*, 2011; Jiménez-Valverde *et al.*, 2011; Franklin *et al.*, 2013). De la configuración básica, seleccionamos la prueba aleatoria del 25%, con regularización múltiple, lo que significa que se probó el 75% de los datos para cada taxón, contrastando con 10,000 puntos de fondo, 3 repeticiones como submuestra. La configuración experimental estaba usando 1 subproceso, con 10 umbrales lineales, 15 umbrales de bisagra, y como configuración avanzada seleccionamos 3,000 como una interacción máxima con un umbral de convergencia de 0.00001 y 10 como relación de muestra, con un valor predeterminado de 0.5. Usamos esta configuración después de varias pruebas, siguiendo a Willems y Hill (2009) y Holzman *et al.* (2015). La relevancia de cada variable se constató mediante la correlación de Jackknife y Pearson, para probar cómo las variables influyen o no en la distribución de las especies (Brown, 2014). El rendimiento del modelo se comparó utilizando los valores del Área Bajo la Curva (AUC), superiores a 0.80. Considerando funciones lineales, cuadráticas, producto, umbral, articuladas y funciones para ampliar las probabilidades de análisis. Las variables se ingresaron en un Sistema de Información Geográfica (GIS, ArcGIS Desktop 10.3; ESRI, 2015); esta información se usó para crear las características abióticas y las capas ambientales. Los datos se volvieron a muestrear a la base de datos de 30 equivalente a celdas de 1 km². Se realizaron análisis estadísticos aplicando SDMtoolbox (Brown, 2014) y MaxEnt 3.3.3k (Phillips *et al.*, 2006) para combinar las salidas y convertir formatos de archivo (Shanee *et al.*, 2015).

RESULTADOS

Modelo MaxEnt de distribución de especies

De las 13 subespecies de primates no humanos en Panamá, no hubo datos para *A. g. grisescens*, esta subespecie no fue redescubierta hasta el 2021 por la ayuda de ciudadanos científicos y nuestra confirmación en Homenaje, Ipetí-Colono, serranía del Majé (Méndez-Carvajal *et al.*, 2021; 2024). Con las 12 subespecies restantes ejecutamos el Modelo 1, obteniendo valores de AUC para las variables climáticas entre 0.74 (*A. zonalis*) y 0.99 (*A. c. coibensis*), con una media de 0.90 (SD±0.07). La Estacionalidad de las precipitaciones fue la variable más importante para los miembros de la familia Atelidae: *A. c. coibensis*, *A. c. trabeata* y *A. g. azuerensis* (valores AUC 44.9-55.2), mientras que el rango de Temperatura diurna media fue el mejor predictor de la presencia de Aotidae, Atelidae, Cebidae y Calithirichidae: *A. zonalis*, *A. f. rufiventris*, *A. p. aequatorialis*, *C. capucinus*, *S. geoffroyi* y *S. o. oerstedii* (valores AUC 59.6-78.5). La Estacionalidad de la temperatura fue la mejor variable predictora para *C. imitator* y *S. geoffroyi* (valores AUC 41.9-61.4). La evaluación de la relación entre los puntos de presencia de prueba y los puntos de entrenamiento sugirió que la predicción fue deficiente para *A. c. coibensis*, *A. p. aequatorialis*, *A.p.palliata*, *A. f.*



rufiventris, *A. g. panamensis*, *C. capucinus*, *C. imitator*. Sin embargo, el Modelo 1 predijo bien las otras subespecies. Excluirlos del modelo provocó la mayor caída en el rendimiento. Para las otras subespecies, los valores de AUC para la prueba de Jackknife tuvieron valores <0.80 , lo que significa que esta variable es una influencia clave en su presencia. Sin embargo, la estacionalidad de la precipitación fue más importante para *S. o. oerstedii* y *C. imitator*, Modelo 1; AUC 0.965. La omisión frente al área predicha mostró una fracción del área de 0.045, lo que confirma un enfoque deficiente para el primer modelo de *A. f. rufiventris*. Tratando de mejorar la precisión del Modelo 1, se agregó sensores remotos de cobertura boscosa. El Modelo 2, que incorpora NDVI, no mejoró los valores de AUC de la prueba principal bajándolos a 0.66 (*A. g. panamensis*) con una media general de $0.88 \text{ SD} \pm 0.09$. La Precipitación anual y el Rango diurno medio se volvieron menos importantes con la inclusión de las variables de teledetección. El NDVI de transición y el NDVI máximo tuvieron algunas de las contribuciones porcentuales más bajas, pero el NDVI mínimo fue importante para *A. c. coibensis* y *A. g. panamensis*. A pesar de esto, la relación entre los puntos de prueba y entrenamiento en general mejoró el Modelo 1 con el Modelo 2, con valores de AUC de 0.891 ± 0.029 . El Modelo 2 también mejoró ligeramente al Modelo 1 en términos de precisión, con una omisión media más alta superpuesta al valor aleatorio de ausencia.

El Modelo 2 para la familia Atelidae, en particular *A. c. coibensis*, siguió siendo deficiente para predecir la probabilidad de presencia, aunque el área de la fracción fue menor que en el Modelo 1. Los resultados del Modelo 2 para *A. p. aequatorialis*, *A. p. palliata* y *A. f. rufiventris* fueron similares a los del Modelo 1, con puntos de entrenamiento y prueba más cercanos a la omisión prevista pero aún por debajo de la línea de no discriminación. Sin embargo, el Modelo 2 mejoró los resultados para *A. g. panamensis*, *C. capucinus* y *C. imitator*, aumentando la tasa positiva del área bajo la curva justo hasta el punto de la línea uniforme. El Modelo 2 mostró influencia para la mayoría de las subespecies, excepto para *A. g. panamensis*, *C. imitator* y *S. geoffroyi*. La evaluación de Jackknife para cada variable en el Modelo 2 confirmó la importancia de las variables Precipitación anual, Rango diurno medio y Estacionalidad de la temperatura para todas las especies excepto *A. c. coibensis*, *A. c. trabeata*, *A. g. azuerensis*, *C. capucinus* y *S. o. oerstedii* donde los valores de AUC para la Temperatura media anual fueron inferiores a 0.45. La omisión gráfica frente al área predicha mostró que la fracción del área predicha era la misma que para el Modelo 1, pero con una desviación estándar más alta, lo que sugiere la necesidad de un modelo mejor que el 1 y el 2 para evaluar claramente la idoneidad del hábitat. El Modelo 2 también mejoró ligeramente al Modelo 1 en términos de precisión, con una omisión media más alta superpuesta al valor aleatorio de ausencia. Luego incorporamos un tercer conjunto de variables para mejorar la precisión, este incluye al ser humano.

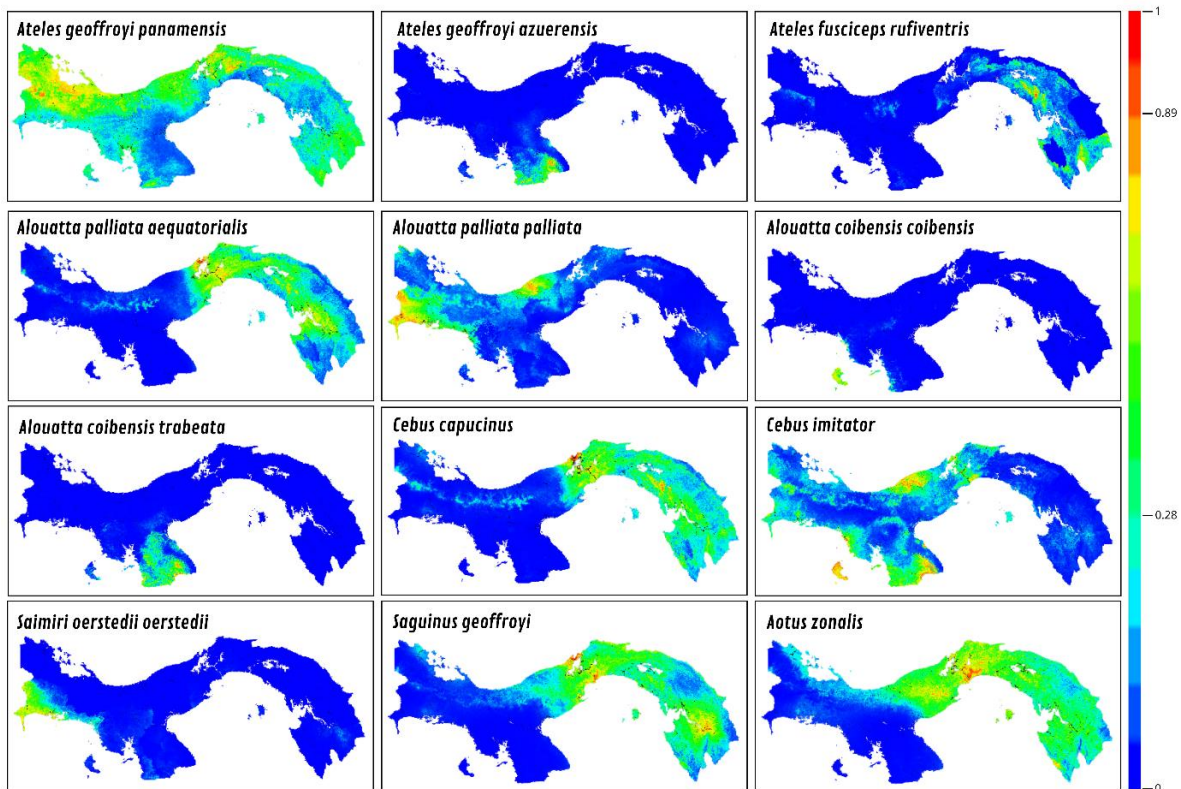
En el Modelo 3, la inclusión de efectos antrópicos mejoró los resultados de AUC para las familias Aotidae, Atelidae, y Cebidae, incluyendo especies como *A. c. trabeata*, *A. p. palliata*, *A. zonalis* y *S. o. oerstedii*. El AUC disminuyó o se mantuvo igual para *A. c.*



coibensis, *C. capucinus* y *C. imitator* con una media general de 0.88 (SD±0.10). Los valores de AUC para las variables ambientales disminuyeron cuando se agregaron factores antrópicos. El cambio más fuerte observado fue en *A. p. palliata*, donde la estacionalidad de la temperatura cambió del valor AUC 52 a 29.1. El Modelo 3 mostró que no todas las especies de primates se ven drásticamente afectadas por la densidad de población humana, con un AUC que oscila entre 0.7 y 10.4. La suma de los valores de contribución para las dos variables antrópicas fue de 54.9% para *A. f. rufiventris*, 46.6% para *S. o. oerstedii* y 28.9% para *A. p. palliata*. En contraste, la contribución combinada de *A. c. coibensis*, *A. g. azuerensis* y *A. g. panamensis* fue inferior al 5%, con todas las demás subespecies intermedias entre estos valores. La inclusión de valores antrópicos mejoró el desempeño del Modelo 1 y 2 con los datos de prueba de omisión promedio que excedieron el valor aleatorio de ausencia. El Modelo 3 mejoró la probabilidad de presencia para todas las subespecies, aunque la subespecie *A. c. trabeata* no se movió de la línea uniforme. Los valores de AUC para la prueba Jackknife fueron > 0.80 AUC. El gráfico de omisión frente al área predicha fue similar al de los Modelos 1 y 2. La prueba de Jackknife destacó que las variables antrópicas, en particular la presencia de poblaciones indígenas, eran importantes para limitar *A. c. coibensis*, *A. c. trabeata*, *A. p. aequatorialis*, *A. p. palliata*, *A. f. rufiventris*, *A. g. azuerensis*, *C. capucinus* y *C. imitator* con valores AUC 0.70-0.90 para áreas indígenas (Fig. 2 y 3).

Figura 2.

Mapas con Modelaje 3, muestran los hábitats idóneos mejor definidos y la distribución potencial para las especies de primates en Panamá, donde lo rojo y amarillo simbolizan hábitats idóneos para estas subespecies según la escala anexa.



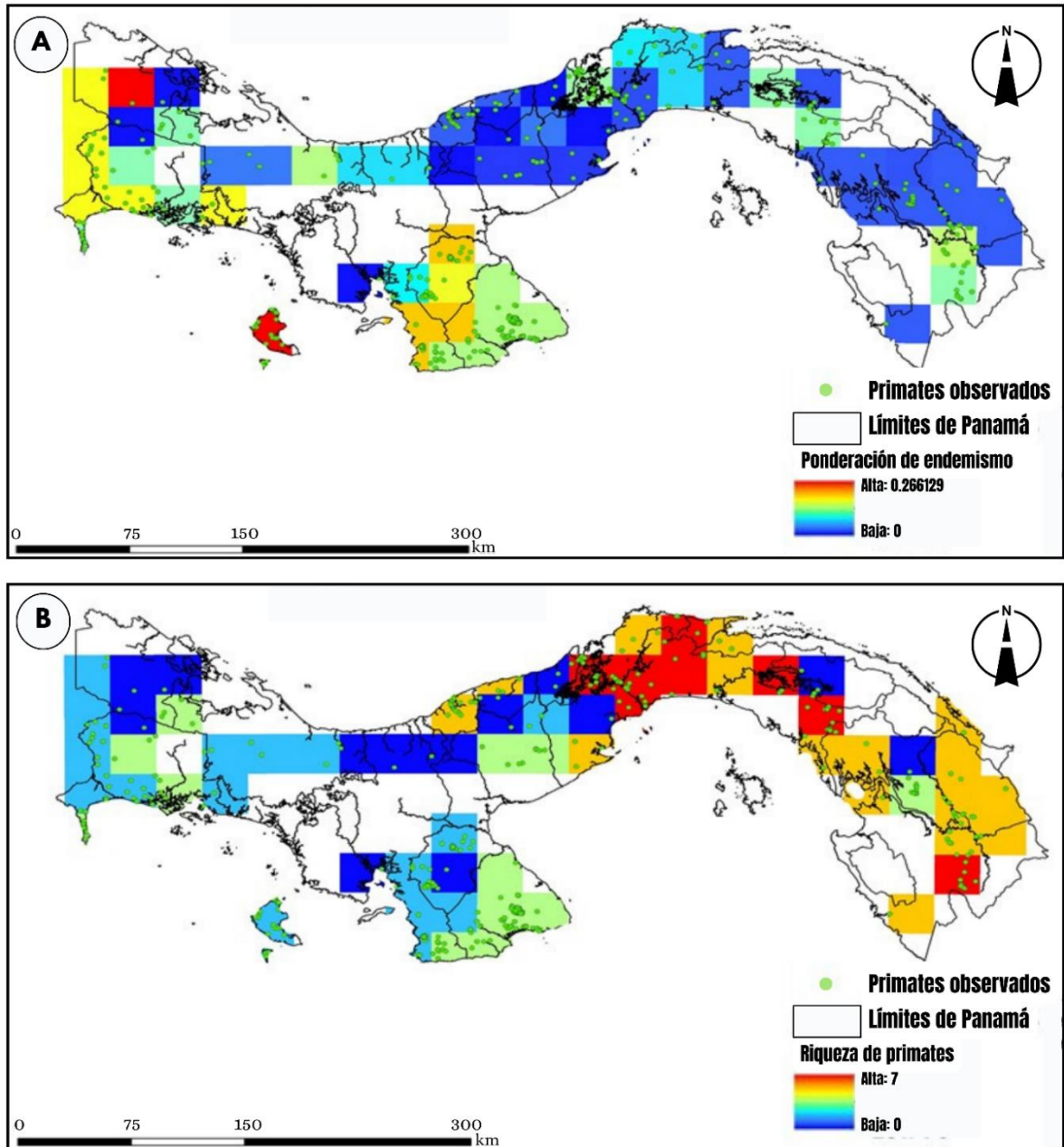
Diversidad de especies y endemismo

Con base en los resultados obtenidos para cada género, el programa identificó las áreas que son más relevantes en cuanto a endemismo de especies de primates y en cuanto a diversidad y simpatria, para la conservación directa en función de la idoneidad del hábitat (Fig. 3).



Figura 3.

(A) Mapa de endemismo, donde los cuadrantes rojos y amarillos simbolizan las áreas de mayor endemismo de primates en Panamá; (B) Mapa de diversidad, donde los cuadrantes rojos y amarillos simbolizan las áreas de mayor simpatria de especies de primates en Panamá



DISCUSIÓN

Modelado de distribución de especies

Los modelos de distribución de especies que utilizan datos biogeográficos y ecológicos son importantes para evaluar el estado de conservación de las especies de primates (Wittmann *et al.*, 2016; Calixto-Pérez *et al.*, 2018; Randin *et al.*, 2020). El Modelo 1 identificó seis variables relacionadas con la presencia de primates, tres fueron particularmente importantes: Rango diurno medio, Estacionalidad de la temperatura y Estacionalidad de la precipitación. Estas variables pueden tener un impacto directo en la disponibilidad de alimentos, patrones de dispersión, cambios en la estructura del grupo (van Schaik, 1983) y cambios marginales en la población (Sexton *et al.*, 2009). Estos hallazgos difieren ligeramente de otros estudios de especies de primates con masa corporal similar en el Neotrópico. Se ha reportado que los grupos *A. palliata*, *A. pigra* y *A. geoffroyi* están limitados por la Temperatura media del trimestre más cálido y la Precipitación durante el trimestre más frío en México (Vidal-García y Serio-Silva, 2011). Estas variables fueron excluidas de mi análisis debido a la correlación con otras variables, aunque ninguna se correlacionó fuertemente con las de estacionalidad identificadas como importantes en el Modelo 1. En contraste, mis resultados para *C. imitator* son similares a los de *C. albifrons* en Ecuador (Campos y Jack, 2013). En este trabajo se encontró extensiones de lluvia correlacionadas con la mortalidad del mono aullador cuando la temporada de lluvia se extiende como sucede en la península de Azuero para *A. c. trabeata* (Méndez-Carvajal, 2013). En isla Coiba se encontró bajas densidades y bajas proporciones en la relación hembras: crías para *A.c.coibensis* (Méndez-Carvajal, 2012a: 2019), lo que sugiere que la población está disminuyendo (Clarke, 1982). Otras muertes de primates en IBC, zona del Canal de Panamá, se han relacionado empíricamente con la cantidad de lluvia durante largos períodos (Méndez-Carvajal, 2013; 2014). La lluvia extrema afecta la abundancia de insectos y por lo tanto indirectamente afecta a *C. imitator* en su población, y por hipotermia a los monos aulladores (Milton y Giacalone, 2014). Aunque las variables ambientales contribuyeron a más del 0.85 de los valores de AUC de ganancia de entrenamiento en Modelo 1, se sugiere mejorarlo. El Modelo 2 tuvo un rendimiento similar al Modelo 1 para algunas subespecies (*A. palliata* spp. y *A. f. rufiventris*) y solo mejoró ligeramente el rendimiento para *A. g. panamensis* y *Cebus* spp. Entre las tres capas de NDVI seleccionadas para nuestro estudio, la más importante en los modelos fue NDVI en el punto de productividad anual mínima (abril), lo que sugiere que esta es una restricción clave para los primates. En el Modelo 3 fue el más completo, las variables antrópicas mejoraron el rendimiento de los modelos anteriores y fueron las variables más importantes para casi todas las subespecies, incluyendo *A. g. panamensis*, una de las cuatro subespecies de monos araña considerada En Peligro Crítico (Méndez-Carvajal *et al.*, 2022). El EVI y NDVI (Modelo 2), y los efectos antrópicos (Modelo 3), fueron importantes en el modelaje de distribución de varias subespecies donde la cobertura forestal se ve afectada por prácticas del ser humano, tal cual lo sugiere Shanee *et al.* (2015).



Efectos de variables en la distribución de primates en Panamá

Los efectos de la estacionalidad de la temperatura sugieren que los primates están afectados por el calentamiento global por actividades humanas como la deforestación. Las especies en Panamá que mejor predicen esta variable son *A. zonalis* y *A. palliata*, que también tienen una de las mayores áreas de idoneidad predicha, cubriendo todo el Tabasará panameño, Veraguas, Coclé, Colón (cordillera occidental de Panamá), Panamá, San Blas y Darién (la cordillera oriental), incluyendo las áreas protegidas de la Cuenca del Canal de Panamá y el Parque Nacional Darién. Las temperaturas y las precipitaciones han ido cambiando en Panamá, un ejemplo de los efectos de esto es en la península de Azuero, donde individuos de monos aulladores mueren cada año cuando se retrasa la temporada de lluvias y las altas temperaturas persisten por períodos cada vez más prolongados (Méndez-Carvajal, 2005; 2019). Las muertes de primates han ido en aumento en la región, y los informes de más de 50 monos aulladores que murieron casi al mismo tiempo en México, Honduras, Nicaragua, Panamá y otros países de Sudamérica generaron especulaciones a principios de 2016, se pensó que estas muertes se debieron principalmente a la tala de vegetación y posible virus por exposición humana (García-Nisa, 2016). Posteriormente en 2020, la pandemia de Covid-19 afectó al mundo entero, por lo que quizá la vigilancia zoonótica con nuestros monos debe tomarse mucho más en cuenta como indicadores en un trabajo mancomunado con las autoridades de salud y del ambiente.

Se ha sugerido que los efectos climáticos son la razón principal de la ausencia de *A. zonalis* en varios lugares donde solía ser abundante. En Panamá, se informó que este primate era abundante en el bosque del Darién a principios del siglo XX (Anthony, 1916). Sin embargo, *A. zonalis* ahora no se detecta o es escaso en algunas áreas boscosas (por ejemplo, Chagres) (Svensson *et al.*, 2010), Cordillera Majé, algunas partes de Pirre, Cana y el Parque Nacional Darién (Méndez-Carvajal, 2014; 2019). Recientemente se han encontrado individuos de *A. zonalis* muertos en bosques protegidos en Donoso-Colón y el Parque Nacional Soberanía (Méndez-Carvajal *et al.*, 2023). La temperatura y la precipitación pueden cambiar los patrones de actividad circadiana en primates, como en *A. azarae*, el mono búho de Argentina (Fernández-Duque, 2016). Esos dos factores también pueden aumentar la incidencia de brotes de enfermedades infecciosas (Harvell *et al.*, 2002). En Panamá, las variables ambientales más predictivas de la presencia de *A. zonalis* fueron el Rango anual de temperatura y el Rango diurno medio (>0.75 AUC), lo que significa que son vulnerables a la reducción del bosque y la luminosidad. Esto contrasta con los resultados para otra especie del mismo género, *A. miconax* en Perú, donde la Precipitación del cuarto más húmedo fue la variable más relevante (Shanee *et al.*, 2015). La diferencia entre estas dos especies podría estar relacionada con la latitud, la influencia de la deforestación y la alta humedad que generalmente se presenta en Panamá, ya que el país es estrecho y está fuertemente influenciado por los mares en ambos lados, a diferencia del área de distribución de *A. miconax* (Méndez-Carvajal, 2019). El *S. oerstedii* está restringido a una pequeña porción de la parte occidental de la provincia de Chiriquí y la costa del Pacífico oriental de Costa Rica



en Panamá (Méndez-Carvajal, 2019). Su rango observado en nuestros modelos coincide con el calculado por Rodríguez-Vargas (2003), donde la península Burica alberga la población principal, con meta-poblaciones periféricas aisladas en el norte de Chiriquí. Sin embargo, el modelo detectó hábitat idóneo para zonas más al suroeste de Veraguas. Si evaluamos esta distribución aislada y pequeña, el modelo detecta claramente una mala idoneidad del hábitat para esta especie (0.62%-0.92% AUC). Esto apoya la idea de que las modificaciones del paisaje por la agricultura humana y las presiones climáticas alteran la dispersión de especies, tal cual resaltan Dale *et al.* (2001). El modelo detectó Rango anual de temperatura como la variable más limitante para *Saimiri* lo que significa que la fragmentación en las zonas de su dispersión amenaza la presencia de este primate en zonas agrícolas (con >0.90 AUC).

Para los géneros *Saguinus* y *Cebus*, el Rango diurno medio (0.75 y 0.90 AUC), fue influyente. Esta variable está relacionada con las variaciones de temperatura diurna que se producen cuando la energía solar calienta la superficie terrestre (Qu *et al.*, 2014). En el bosque, esta variable podría afectar los componentes ácidos de las frutas, cambiando directamente sus propiedades químicas, así como los patrones de actividad de los primates forrajeros (Janmaat *et al.*, 2006). Estas temperaturas pueden cambiar según los vientos locales, el tipo de suelo, el agua corporal, las nubes y el vapor. En Panamá, las dispersiones de *Cebus* y *Saguinus* incluyen el Parque Nacional Darién, San Blas, el lado este de Colón y la provincia de Panamá, pero *Saguinus* se extiende hasta Coclé y la parte noroccidental de Veraguas. Por otro lado, especies del género *Cebus* mostraron la mayor probabilidad de presencia (0.92), particularmente en la zona norte de la provincia de Colón (incluyendo el Parque Nacional San Lorenzo), la provincia de Los Santos (El Valle de Tonosí), la provincia de Veraguas (Golfo de Montijo), las áreas de manglares, y el bosque protegido del Parque Nacional Isla Coiba. Hubo una probabilidad moderada de presencia en 0.62 para áreas cercanas a pueblos, campos agrícolas y vegetación ribereña para las provincias de Bocas del Toro y Chiriquí. Todas estas áreas difieren en temperatura y experimentan los efectos antrópicos más fuertes debido a la urbanización, la producción de cultivos y las carreteras primarias y secundarias. El aumento de la densidad de población humana cambia el paisaje de bosque a tierras agrícolas, pueblos o uso industrial que reduce la conectividad del bosque tal cual sugieren Kamilar y Tecot (2016). Donde los monos son parte de la dieta indígena local, esto también es perjudicial para su supervivencia (Peck *et al.*, 2011). La principal variable ambiental relacionada con la presencia de *C. imitator* fue la Estacionalidad de la temperatura (0.75 AUC), que influye en la cadena trófica de los ecosistemas, es decir, relaciones planta-polinizador (Takemoto *et al.*, 2014). Se encontró una influencia de la población humana y comunidades indígenas sobre *C. capucinus* y *C. imitator* con >70 AUC, similar a Ecuador y Perú, donde variables similares estaban afectando a *C. albifrons* (Campos y Jack, 2013). Los habitantes están reduciendo sus poblaciones locales de primates al dispararles para el consumo y también porque consideran que los monos son plagas que se alimentan de sus cultivos (Riley *et al.*, 2023). En cuanto al clima, Panamá reportó la reducción poblacional de más del 70% de *C. imitator* en IBC, en la Cuenca del Canal de



Panamá, debido a la disminución de los picos de artrópodos por las altas precipitaciones pluviales (Milton y Giacalone, 2014).

Se prevé que especies del género Atelidae se encuentren en el bosque tropical seco de la península de Azuero en el suroeste de Panamá, dentro de las provincias de Herrera, Los Santos y sureste de Veraguas. Azuero es un área altamente fragmentada y las variables climáticas están relacionadas con los cambios de lluvia. La Precipitación del trimestre más cálido, que es el promedio de los tres meses más cálidos del año, fue la variable más importante en estos modelos, afectando su estabilidad. Esta variable tiene un efecto marcado: todos los años se encuentran individuos muertos o con altos niveles de deshidratación, especialmente en la estación seca entre febrero y mayo (Méndez-Carvajal, 2013). Otros estudios relacionan la distribución de atelidos con el Rango de temperatura anual, incluyendo *A. caraya* en Argentina (Holzmann *et al.*, 2015). Para *A. g. panamensis*, el rango pronosticado se extiende a todo el lado del Caribe y Cordillera Central, con AUC de 0.62-1.0, incluyendo toda la Cordillera de San Blas, algunas áreas cercanas a la frontera norte de Darién, provincia de Panamá (Parque Nacional Chagres), provincia de Colón (Parque Nacional Portobelo, Parque Nacional San Lorenzo), provincia de Coclé (Parque Nacional Omar Torrijos), norte de la provincia de Veraguas (Parque Nacional Santa Fe), Provincias de Chiriquí y Bocas del Toro (Bosque de Protección Palo Seco, Parque Internacional La Amistad). Los factores que limitan la idoneidad del hábitat de esta subespecie son la cubierta forestal, particularmente en la estación seca, expresada por EVI de abril de 2015, que también se correlaciona con la estacionalidad de las precipitaciones (ambas con AUC > 0.75). Las áreas más importantes para conservar con base en las AUC más altas son, de oeste a este: Parque Internacional Palo Seco y La Amistad, Cauchero, Rambala, Buri en Bocas del Toro y el Parque Nacional Chagres en las provincias de Colón y Panamá. Observaciones en México encontraron a la variable Precipitación del cuartil más frío como la principal variable relacionada con la idoneidad del hábitat para *A. geoffroyi* (Vidal-García y Serio-Silva, 2011). La subespecie *A. g. panamensis* ha experimentado presiones antrópicas, pero en el modelo estos efectos aún son pequeños. Sufre presión de cacería en la parte occidental cerca de Bocas del Toro, ya que esta zona tiene tres grupos indígenas diferentes: el pueblo Bri-Bri cerca de Costa Rica (río Sixaola), el pueblo Naso (El Empalme) y el pueblo Ngäbe-Buglé, en partes de Palo Seco, Piedra Roja, Jadeberi, Cerro Tolica y Chichica. Estos pueblos usan *A. g. panamensis* como recurso proteico y mantienen crías de la especie como mascota (Smith, 2005). En la parte central de la cordillera de Talamanca y cerca de la extensa selva de Coclé y Colón, la actividad minera está fragmentando el Corredor Biológico Mesoamericano en un área muy sensible que aún conecta la vegetación primaria entre América del Norte y América del Sur. Los únicos lugares donde esta especie se ve menos afectada por actividad humana son el Parque Nacional Chagres, Parque Nacional Portobelo, la Cordillera de San Blas y el río Mamóní, Reserva Cocobolo (parte este de Panamá).



Los monos del género *Ateles* están distribuidos en diferentes partes de Panamá, el modelo detectó dos tipos de variables ambientales que influyen en su población: Isotermalidad (rango medio diurno/rango anual de temperatura) con 0.80 AUC, y Estacionalidad de temperatura (AUC = 0.82), pero también incluye población humana, en particular los indígenas Emberá-Wounaan (0.92 AUC), limitan su dispersión debido a la pérdida de hábitat y la cacería para consumo (Méndez-Carvajal, 2012). Para *A. c. coibensis* incluye grupos pequeños cuya dispersión está restringida a dos islas, Coiba y Jicarón a unos 24 km de la costa en el Pacífico occidental de Panamá, con posibilidades de presencia en otras islas y Golfo de Montijo. Ambas islas tienen bosque húmedo tropical protegido, y el modelo identificó la Precipitación del trimestre más frío (0.95-0.98 AUC), como la variable más importante para esta subespecie, lo que significa que un cambio abrupto en el mes más frío será la variable más determinante de una mortalidad inesperada por hipotermia. Se esperaba esta influencia ya que la isla más grande (Coiba), tiene una baja densidad de monos aulladores y las limitaciones climáticas se sugirieron como una de las causas naturales que restringen su tasa poblacional (Méndez-Carvajal, 2012a).

Mapas de diversidad de especies y su conservación

Los mapas obtenidos coinciden con los hábitats que tienen más vegetación remanente adecuada para *Alouatta* y *Ateles*. Para *A. c. trabeata*, las principales áreas que necesitan protección son: Santa María, París, Parita, Reserva Lavadero en Ocú, Reserva Forestal El Montuoso (Herrera). Las especies de *Ateles* no están presentes en la RF El Montuoso, pero el área podría ser un sitio viable para esfuerzos de reintroducción de *A.g. azuerensis* si se lleva a cabo el procedimiento correcto. Esas áreas deben ser regeneradas con vegetación nativa y se debe promover la conexión del bosque usando puentes aéreos entre caminos, a su vez, combinar estas actividades con programas de educación ambiental. Los mapas de diversidad marcan como zonas de conservación los pueblos de Mariato, Torio, Arenas, Pixvae, El Parque Nacional Cerro Hoya, Quebro (Veraguas), y señalan regiones más relevantes para Los Santos como Canajaguas, Mensabé, Valle Rico, La Miel, Oria y el sur de Los Santos en El Valle de Tonosí, Pedasí, La Zahína, y Venao, incluyendo la Reserva Forestal La Tronosa, estas deben permanecer casi intocables, mientras que la educación ambiental, conexión por puentes aéreos y la reforestación con especies nativas deben mantenerse activas en estas áreas.

Los primates de las familias Atelidae y Cebidae se distribuyen a ambos lados del lago Gatún en la Cuenca del Canal de Panamá, en el centro de Panamá y Cerro Azul, Bayano, serranía de San Blas, serranía del Majé, y Reserva Natural Privada Cerro Chucantí. Las principales áreas importantes para conservar *A. palliata*, *C. capucinus* y *A. f. rufiventris* en el este de Panamá son Bayano, Piriati, Cordillera Majé, Cordillera Pirre y Cordillera Sapo. Todos los ecosistemas cercanos a estas montañas ya están amenazados. En Darién, las áreas detectadas con las condiciones de hábitat más adecuadas están siendo fragmentadas por las actividades humanas incluyendo la extracción de madera legal e ilegal, incendios, la siembra de palma



de aceite, y la inmigración masiva de personas desde Colombia, rompiendo el tapón del Darién panameño (Méndez-Carvajal, 2019; *et al.*, 2021). Lugares de urgente protección deben establecerse en Cémaco, Tuquesa, Gariche, Boca de Sábalo, Boca de Pavarando, río Chucunaque, río Balso y río Sambú ya que estos hábitats tienen las variables más adecuadas para la supervivencia en Darién de *C. capucinus*, *A. p. aequatorialis* y *A. f. rufiventris*. En provincias como Chiriquí, Bocas del Toro, Veraguas norte, Coclé y Colón, es necesario proteger a las especies de las familias Atelidae y Cebidae, con atención enfocada en Miguel de la Borda, Reserva Chorogo, y La Concepción, Puerto Armuelles (Chiriquí), Puerto Viejo (Bocas del Toro). Es necesario visitar y hacer censos respectivos en las islas tanto de la costa Caribe como de la costa Pacífica, tomando en cuenta los falsos positivos de presencia de especies por traslocación debido a turismo mal llevado y tráfico ilegal. Islas como Bastimentos y otras en el Golfo de los Mosquitos se deben visitar para confirmar la presencia de *A. p. palliata*, *A. zonalis* y *S. o. oerstedii* (según la predicción de los mapas), e identificar cualquier amenaza antrópica.

CONCLUSIÓN

Probamos el uso de modelos de hábitats idóneos de especies para predecir la presencia de los monos en Panamá. Los resultados sugieren que los usuarios de modelajes de distribución de especies mejorarían sus resultados al considerar factores adicionales a las variables ambientales. La adición de datos de cobertura boscosa con sensores remotos mejora los modelos de idoneidad, pero se debe tomar en cuenta que la fotosíntesis se detecta tanto en bosque continuo como en pastizales. Los datos poblacionales indígenas ayudaron a identificar lugares donde necesitamos esfuerzos urgentes de censos y de conservación en Panamá enfrentando la realidad del uso de los primates como fuente de proteína. En términos de conservación, estos resultados mostraron que la tasa más alta de endemismo se encuentra en las provincias de Bocas del Toro, Chiriquí, Veraguas, Los Santos, y Herrera, incluyendo isla Coiba. Mientras que la mayor diversidad de taxas se da en provincias de Panamá, Colón y Darién. Según estos modelos, hay dos perspectivas; una es atender a especies endémicas con un grado más alto de vulnerabilidad y endemismo, la otra es enfocar esfuerzos en zonas de alta simpatria de subespecies. Las variables limitantes para cada subespecie son diferentes, unas pueden ser más resilientes a cambios climáticos, otras quizá más amenazadas por efectos antrópicos directos y de permanencia por lo que actos con mayor cooperación gubernamental y ciudadana serán cruciales. Los estudios de distribución de especies deben guardar prudencia y dedicar tiempo y metodología correcta si realmente se quiere evaluar la distribución de una especie. El uso de genética molecular para determinar límites de simpatria entre subespecies de igual fenotipo debe incorporarse. De preferencia no nos conformemos con la detección in situ, busquemos el historial. La conservación ideal para Panamá debe ser para todo el país, ya que todas las subespecies representan un valor cultural y aportan con su papel ecológico a la supervivencia de nuestras culturas y poblaciones humanas. La vigilancia zoonótica debe aplicarse con autoridades de salud y ONG's conservacionistas, debe



sustentarse apoyándose de la etnoprimatología, si queremos que realmente las comunidades sean aliados en la conservación.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Secretaría Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación de Panamá (Senacyt), y al Instituto para la Formación y Aprovechamiento de los Recursos Humanos (Ifarhu) del Gobierno de Panamá, por otorgarme la beca doctoral. A Jo Setchell, Kris Kovarovic, Russ Hill, y Marco Nebbia de Durham University y Anna Nekarís de Oxford Brookes University, Reino Unido. Agradecimientos a la Universidad de Panamá, Servicio Nacional de Fronteras de Panamá, y Ministerio de Ambiente. Mis reconocimientos por datos complementarios a Yaguará Panamá, CREA, Adopta Bosque Panamá, ANCON, Fundación Rapaces y Bosques, y ciudadanos científicos parte del “programa ojo al mono” de FCPP. Agradecimientos a Karol Gutiérrez-Pineda por la ayuda en los diseños de las figuras. Por consultas en uso de MaxEnt a Sam Shanee y Francisca Vidal-García. Por fondos de investigación a: Idea Wild, Rufford Small Grants (6), Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund (5), Primate Conservation Inc., St Mary’s College Research Grant, Anthropology Department of Durham University, Wild Future, Re:wild, Primate Society of Great Britain, International Primatological Society Conservation Grants, y Primate Action Funds. A revisores de Tecnociencia por sus comentarios.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anthony, H. E. (1916). Panama mammals collected in 1914-1915. *Bulletin of the American Museum of Natural History*.
- Boubli, J.P. & M.G. De Lima. (2009). Modeling the geographical distribution and fundamental niches of *Cacajao* spp. and *Chiropotes israelita* in Northwestern Amazonia via a maximum entropy algorithm. *International Journal of Primatology*, 30(2), 217-228.
- Brockelman, W.Y. & R. Ali. (1987). ‘Methods of surveying and sampling forest primate populations’, pp. 23-63 in C.W. Marsh and R.A. Mittermeier (eds). *Primate Conservation in Tropical Rainforests*. New York: Alan R. Liss.
- Brockelman, W.Y. & T. Geissmann. (2008). *Hylobates lar*. IUCN Red List of Threatened Species.
- Brown, J.L. (2014). SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(7), 694-700.



- Buckingham, F. & S. Shane. (2009). Conservation priorities for the Peruvian yellow-tailed woolly monkey (*Oreonax flavicauda*): a GIS risk assessment and gap analysis. *Primate Conservation*, 24(1), 65-71.
- Calixto-Pérez, E., J. Alarcón-Guerrero, G. Ramos-Fernández, P. A.D., Días, A. Rangel-Negrín, M. Améndola-Pimenta... & E. Martínez-Meyer. (2018). Integrating expert knowledge and ecological niche models to estimate Mexican primates' distribution. *Primates*, 59, 451-467.
- Campos, F.A. & K.M. Jack. (2013). A potential distribution model and conservation plan for the critically endangered Ecuadorian capuchin, *Cebus albifrons aequatorialis*. *International Journal of Primatology*, 34(5), 899-916.
- Campbell, G., J. Head, J. Junker, K.A.I. Nekaris, S. Wich & A. Marshall. (2016). Primate abundance and distribution: background concepts and methods. *An introduction to primate conservation*. 79-110.
- Carneiro, J., J. De Sousa E Silva Jr., I. Sampaio, A. Pissinatti, T. Hrbek, M. Rezende Messias, ... & H. Schneider. (2016). Phylogeny of the titi monkeys of the *Callicebus moloch* group (Pitheciidae, Primates). *American Journal of Primatology*, 78(9), 904-913.
- Carvalho, S.B., J.C. Brito, E.J. Crespo & H.P. Possingham. (2010). From climate change predictions to actions—conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology*, 16(12), 3257-3270.
- Clarke, M. R. (1982). Socialization, infant mortality, and infant-nonmother interactions in howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. University of California, Davis, USA.
- Cracknell, A.P. (2001). The exciting and totally unanticipated success of the AVHRR in applications for which it was never intended. *Advances in Space Research*, 28(1), 233-240.
- Chetan, N., K.K. Praveen & G.K. Vasudeva. (2014). Delineating ecological boundaries of Hanuman langur species complex in peninsular India using MaxEnt modeling approach. *PloS one*, 9(2), e87804.
- Cotton, A., F. Clark, J.P. Boubli & C. Schwitzer. (2016). IUCN red list of threatened primate species. In: *An introduction to primate conservation* (pp. 31-38). Oxford, England: Oxford University Press.



- Dale, V. H., L.A. Joyce, S. McNulty, R.P. Neilson, M.P. Ayres, M.D. Flannigan, ... & B.M. Wotton. (2001). Climate change and forest disturbances: climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *BioScience*, 51(9),723-734.
- Elith, J., S.J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y.E. Chee & C.J. Yates. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*, 17(1), 43-57.
- El-Gabbas, A. & C.F. Dormann. (2018). Improved species-occurrence predictions in data-poor regions: using large-scale data and bias correction with down-weighted Poisson regression and Maxent. *Ecography*, 41(7), 1161-1172.
- Fernández-Duque, E. (2016). Social monogamy in wild owl monkeys (*Aotus azarae*) of Argentina: the potential influences of resource distribution and ranging patterns. *American Journal of Primatology*, 78(3), 355-371.
- Fourcade, Y., J. O. Engler, D. Rödder & J. Secondi. (2014). Mapping species distributions with MaxEnt using a geographically biased sample of presence data: a performance assessment of methods for correcting sampling bias. *PloS one*, 9(5), e97122.
- Franklin, J., F.W. Davis, M. Ikegami, A.D. Syphard, L.E. Flint, A.L. Flint, L. Hannah. (2013). Modeling plant species distributions under future climates: how fine scale do climate projections need to be? *Global Change Biology*, 19(2), 473-483.
- García-Nisa, I. (2016). Las misteriosas muertes de los monos de Azuero. *Boletín APE*, 23(1),1-2. Barcelona.
- Harvell, C. D., C.E. Mitchell, J.R. Ward, S. Altizer, A.P. Dobson, R.S. Ostfeld & M. D. Samuel. (2002). Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*. 296(5576), 2158-2162.
- Hijmans, R.J. & C.H. Graham. (2006). The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global change biology*, 12(12), 2272-2281.
- Holzmann, I., I. Agostini, K. DeMatteo, J.I. Areta, M.L. Merino & M.S. Di Bitetti. (2015). Using species distribution modeling to assess factors that determine the distribution of two parapatric howlers (*Alouatta* spp.) in South America. *International Journal of Primatology*, 36(1), 18-32.



- Janmaat, K. R., R.W. Byrne & K. Zuberbühler. (2006). Primates take weather into account when searching for fruits. *Current Biology*, 16(12), 1232-1237.
- Jiménez-Valverde, A., A.T. Peterson, J. Soberón, J.M. Overton, P. Aragón & J.M. Lobo. (2011). Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions*, 13(12), 2785-2797.
- Kamilar, J. M., & Tecot, S. R. (2016). Anthropogenic and climatic effects on the distribution of *Eulemur* species: an ecological niche modeling approach. *International Journal of Primatology*, 37, 47-68.
- Kay, R. F., Madden, R. H., Van Schaik, C., & Higdon, D. (1997). Primate species richness is determined by plant productivity: implications for conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(24), 13023-13027.
- Leo-Luna, M. (1987). Primate Conservation in Peru: a case study of yellow-tailed monkey. *Primate Conserv*, 8, 122-123.
- Lozier, J.D., P. Aniello & M.J. Hickerson. (2009). Predicting the distribution of Sasquatch in western North America: anything goes with ecological niche modelling. *Journal of Biogeography*, 36(9), 1623-1627.
- Marcer, A., L. Sáez, R. Molowny-Horas, X. Pons & J. Pino. (2013). Using species distribution modelling to disentangle realised versus potential distributions for rare species conservation. *Biological conservation*, 166, 221-230.
- Méndez-Carvajal, P. G. (2005). Population Survey of the Azuero Howler Monkey (*Alouatta palliata trabeata*) in Herrera Province, Republic of Panama. *Neotropical Primates*, 13(3), 1-6.
- Méndez-Carvajal, P. G. (2012). Censo preliminar de primates en la Reserva Natural Chucantí, provincia de Darién, República de Panamá. *Mesoamericana*, 16(3), 22-29.
- Méndez-Carvajal, P. G. (2012a). Population Study of Coiba howler monkeys (*Alouatta coibensis coibensis*) and Coiba capuchin monkeys (*Cebus capucinus imitator*), Coiba Island National Park, Republic of Panama. *Journal of Primatology*, 1(2), 1-4.
- Méndez-Carvajal, P.G. (2013). Population size, distribution and conservation status of howler monkeys (*Alouatta coibensis trabeata*) and spider monkeys (*Ateles geoffroyi azuerensis*) on the Azuero Peninsula, Panama. *Primate Conservation*, 26(1), 3-15.



- Méndez-Carvajal, P., I. Ruiz-Bernard, Y. González, K. Sánchez, V. Franco, S. Silva & G. De León. (2013). Strategies for the conservation of two critically endangered, endemic primates in Panama. *Primate Conservation*, 2013(27), 13-21.
- Méndez-Carvajal, P. G. (2014). The Orion Camera System, a new method for deploying camera traps in tree canopy to study arboreal primates and other mammals: a case study in Panama. *Mesoamericana*, 18(1), 9-23.
- Méndez-Carvajal, P.G. (2019). *A long-term monitoring study to evaluate the primate conservation status in Panama using species distribution modelling and complementary information* (Doctoral dissertation), Durham University, Durham, UK.
- Méndez-Carvajal, P. G., I.G. de Huertas, K.M. Gutiérrez-Pineda, R.S. Moreno, M.A. Peñafiel, A. Girón-Rengifo, ... & P.A. González-Hernández. (2020). Potencial regenerativo de bosques de galería en base a diversidad y abundancia de mamíferos en la Reserva Forestal El Montuoso y afluentes del río La Villa, Herrera, Panamá. *Mesoamericana*, 24(1): 58-76.
- Méndez-Carvajal, P. G., A. Batista, O. Jaramillo, B. Rodríguez-Beitía & K.M. Gutiérrez-Pineda. (2021). Biodiversity assessment at the southeastern side of Darien National Park, Panama: Diversity of southwestern Darien. *Mesoamericana*, 25(1), 22-36.
- Méndez-Carvajal, P. G., González-Hernández, P. A., Hernández-Jaramillo, A., & Shanee, S. (2023). Field surveys and conservation status of the Panamanian owl monkey (*Aotus zonalis*). In Owl Monkeys: Biology, Adaptive Radiation, and Behavioral Ecology of the Only Nocturnal Primate in the Americas (pp. 601-622). Cham: Springer International Publishing.
- Méndez-Carvajal, P.G., Moreno, R., & Gutiérrez-Pineda, K. M. (2024). Diversidad de mamíferos en la Reserva Natural Privada Cerro Chucantí, Darién, Panamá. *Tecnociencia*, 26(1), 129-150.
- Milton, K., D.M. Windsor, D. W. Morrison & M.A. Estribi. (1984). Fruiting phenologies of two neotropical Ficus species. *Ecology*, 63(3), 752-762.
- Milton, K. & J. Giacalone. (2014). Differential effects of unusual climatic stress on capuchin (*Cebus capucinus*) and howler monkey (*Alouatta palliata*) populations on Barro Colorado Island, Panama. *American Journal of Primatology*, 76(3), 249-261.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.



- Norris, D., F. Rocha-Mendes, R. Marques, R. de Almeida Nobre & M. Galetti, (2011). Density and spatial distribution of buffy-tufted-ear marmosets (*Callithrix aurita*) in a continuous Atlantic forest. *International Journal of Primatology*, 32(4), 811-829.
- Ogutu, J.O., N. Bhola, H.P. Piepho & R. Reid. (2006). Efficiency of strip-and line-transect surveys of African savanna mammals. *Journal of Zoology*. 269(2), 149-160.
- Peck, M., J. Thorn, A. Mariscal, A. Baird, D. Tirira, & D. Kniveton. (2011). Focusing conservation efforts for the critically endangered brown-headed spider monkey (*Ateles fusciceps*) using remote sensing, modeling, and playback survey methods. *International Journal of Primatology*, 32(1), 134-148.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson & R.E. Schapire. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3), 231-259.
- Qu, Y., P.G. Ericson, Q. Quan, G. Song, R. Zhang, B. Gao & F. Lei. (2014). Long-term isolation and stability explain high genetic diversity in the Eastern Himalaya. *Molecular Ecology*. 23(3), 705-720.
- Rabinowitz, A. (2003). *Manual de Capacitación para la Investigación de Campo y la Conservación de la Vida Silvestre*. Wildlife Conservation Society, Bronx, New York. Pp. 310.
- Randin, C. F., M.B. Ashcroft, J. Bolliger, J. Cavender-Bares, N. C. Coops, S. Dullinger, ... & D. Payne. (2020). Monitoring biodiversity in the Anthropocene using remote sensing in species distribution models. *Remote sensing of environment*, 239, 111626.
- Riley, E. P., Loría, L. I., Radhakrishna, S., & Sengupta, A. (2023). Shared ecologies, shared futures: Using the ethnoprimateological approach to study human-primate interfaces and advance the sustainable coexistence of people and primates. In *Primates in Anthropogenic landscapes: Exploring primate behavioural flexibility across human contexts* (pp. 203-224). Cham: Springer International Publishing.
- Rodríguez-Vargas, A. R. (2003). Analysis of the hypothetical population structure of the squirrel monkey (*Saimiri oerstedii*) in Panamá. In *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 53-62). Boston, MA: Springer US.
- Ross, C. & N. Reeve. (2003). Survey and census methods: population distribution and density. *Field and laboratory methods in primatology*, pp.90-109.



- Rudran, R. (1996). Observational techniques for nonvolant mammals. In Wilson, D. E., Cole, F. R., Nichols, J. D., Rudran, R., & Foster, M. S. (Eds.). *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Method for Mammals*, pp. 81-104.
- Sarma, A. D., Molla, A. R. & G. Pandurangan. (2015). Distributed computation in dynamic networks via random walks. *Theoretical Computer Science*, 581, 45-66.
- Schwitzer, C., R.A. Mittermeier, S.E. Johnson, G. Donati, M. Irwin, H. Peacock, ... & P.C. Wright. (2014). Averting lemur extinctions amid Madagascar's political crisis. *Science*, 343(6173), 842-843.
- Sexton, J. P., P.J. McIntyre, A.L. Angert & K.J. Rice. (2009). Evolution and ecology of species range limits. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst*, 40, 415-436.
- Shanee, S., N. Allgas, N. Shanee & N. Campbell. (2015). Distribution, ecological niche modelling and conservation assessment Of the Peruvian night monkey (Mammalia: Primates: Aotidae: *Aotus miconax* Thomas, 1927) in northeastern Peru, with notes on the distributions of *Aotus* spp. Gray, 1870. *Journal of Threatened Taxa*, 7(3), 6947-6964.
- Smith, D. A. (2005). Garden game: shifting cultivation, indigenous hunting and wildlife ecology in western Panama. *Human Ecology*, 33, 505-537.
- Soberón, J. & T. Peterson. (2004). Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1444), 689-698.
- Svensson, M.S., R. Samudio, S.K. Bearder & K.A.I. Nekaris. (2010). Density estimates of Panamanian owl monkeys (*Aotus zonalis*) in three habitat types. *American Journal of Primatology*, 72, 187-192.
- Takemoto, K., S. Kanamaru & W. Feng. (2014). Climatic seasonality may affect ecological network structure: Food webs and mutualistic networks. *Biosystems*. 121, 29-37.
- Terborgh, J. (1986). The social systems of New World primates: an adaptionist view. *Primate ecology and conservation*, 199-211.
- Tosi, J.A. (1971). *Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study*. Pergamon Press, Oxford.



- van Schaik, C. P. (1983). Why are diurnal primates living in groups?. *Behaviour*, 87(1-2), 120-144.
- Vidal-García, F. & J.C. Serio-Silva. (2011). Potential distribution of Mexican primates: modeling the ecological niche with the maximum entropy algorithm. *Primates*, 52(3), 261-270.
- Walck, J. L., J.M. Baskin & C.C. Baskin. (2001). Why is *Solidago shortii* narrowly endemic and *S. altissima* geographically widespread? A comprehensive comparative study of biological traits. *Journal of Biogeography*, 28(10), 1221-1237.
- Whitmore, T. C. (1998). Potential impact of climatic change on tropical rain forest seedlings and forest regeneration. *Potential Impacts of Climate Change on Tropical Forest Ecosystems*. 289-298.
- Willems, E.P. & R.A. Hill. (2009). A critical assessment of two species distribution models: a case study of the vervet monkey (*Cercopithecus aethiops*). *Journal of Biogeography*, 36(12), 2300-2312.
- Wittmann, M. E., M.A. Barnes, C.L. Jerde, L.A. Jones & D.M. Lodge. 2016. Confronting species distribution model predictions with species functional traits. *Ecology and Evolution*, 6(4), 873-879.
- Wright, S. J., H. Zeballos, I. Domínguez, M.M. Gallardo, M.C. Moreno & R. Ibáñez, R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a Neotropical Forest. *Conservation Biology*, 14(1), 227-239.

