



ESTUDIO DE MORFOMETRÍA DE CRÁNEO DE DOS DIFERENTES POBLACIONES DE *SAPAJUS* (PRIMATES: PLATHYRRINI), CON NOTAS SOBRE LA TAXONOMÍA DEL GÉNERO

IGNACIO AVILA¹

¹Cátedra de Anatomía de Vertebrados, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Asunción, Paraguay, Email: riavilat@hotmail.com.

Resumen.- El género *Sapajus* Kerr, 1792, comprende primates conocidos vulgarmente como capuchinos con copete o robustos, habitando desde Colombia hasta el norte de la Argentina. La taxonomía del género es muy compleja y continúa pobremente entendida. Se realizó un estudio morfométrico de 18 medidas craneanas, en 40 cráneos del género *Sapajus* provenientes de las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (MNHNPy) y del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN). Las poblaciones estudiadas están separadas por el río Paraná, 17 cráneos provienen de la margen derecha del río, el resto, 23 cráneos fueron colectados en la Provincia de Misiones, Argentina, margen izquierda del Paraná. Las poblaciones han sido separadas en dos especies diferentes, basado exclusivamente en caracteres fenotípicos de coloración, en *Sapajus cay* al oeste del río Paraná y *Sapajus nigritus* en la margen opuesta del mismo río. El objetivo del presente trabajo es probar si existen diferencias significativas en el tamaño del cráneo entre ambas poblaciones y hacer un análisis taxonómico del género. Se realizó un Análisis de Funciones Discriminantes para examinar si las poblaciones pueden diferenciarse entre sí. El resultado del análisis fue significativo. Todos los especímenes fueron clasificados dentro de su grupo. La primera función discriminante separa ambas especies y la segunda función discriminante nos muestra claramente el dimorfismo sexual que hay dentro de cada especie.

Palabras clave: Cebus, Sapajus, morfometría, taxonomía, especiación alopatrica

Abstract.- The genus *Sapajus* Kerr, 1792, comprises robust tufted capuchin monkeys, occurring from Colombia to northern Argentina. The taxonomy of the genus is complex and still poorly understood. A phenotypic and morphometric study based on 40 preserved crania of *Sapajus* from collections housed at the Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN) and the Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (MNHNPy) was performed. Seventeen skulls are from eastern Paraguay, west side of the Parana river, the remaining 23 skulls are from Misiones Province, Argentina, east side of the river. Populations have been separated into two different species, based exclusively on color characteristics, *Sapajus cay* west of the Paraná river and *Sapajus nigritus* on the opposite bank of the river. The aim of this study was to test whether there are significant differences in skull size between the two populations and perform a taxonomic analysis of the genus. Discriminant Function Analysis was used to examine how well each subspecies can be differentiated. The results of the analysis was significant. The first function clearly discriminates both populations. The second discriminant function confirms the sexual dimorphism that exists inside each species.

Key words: Cebus, Sapajus, morphometrics, taxonomy, allopatric speciation.

El género *Sapajus* Kerr, 1792 comprende primates neotropicales conocidos vulgarmente como capuchinos con copete o robustos, y que poseen una distribución muy amplia, habitando desde Colombia hasta el norte de la Argentina (Lynch Alfaro *et al.*, 2011).

La taxonomía del género *Sapajus* (= *Cebus partim*) es muy compleja, y continúa pobremente entendida (Aristide *et al.*, 2014; Avila, 2004; Cabrera, 1917; Lynch Alfaro *et al.*, 2012; Lynch Alfaro *et al.*, 2011; Mittermeier y Coimbra-Filho, 1981; Mittermeier *et al.*, 1988; Delprat,

1990; Materson, 1995). Los primeros estudios al respecto corresponden a Elliot (1913) quien describe 24 formas de los cuales 20 reciben un estatus de nivel específico, siendo divididos en dos grupos: A) sin copete sobre la cabeza del macho y B) con copete en machos.

Cabrera (1917) reconoce 31 formas, con 26 de ellas de rango específico y los separa en 5 grupos: I. Grupo *Cebus apella*, II. Grupo *Cebus nigrivittatus*, III. Grupo *Cebus albifrons*, IV. *Cebus* sin copete no referido a ningún grupo, y V. Grupo *Cebus capucinus*. Tate (1939) distingue

25 formas con 21 especies y los separa en dos grupos: con copete y sin copete y los subdivide a su vez en cuatro subgrupos: Grupo I: sin copete, Grupo II: sin copete y de distribución amazónica, Grupo III: sin copete y de distribución centroamericana, Grupo IV: con copete. Pusch (1941) describe 36 formas, pero su trabajo ha sido criticado por incluir al género *Saimiri* como un subgénero de *Cebus* (Avila, 2004).

Hershkovitz (1949), Cabrera (1957) y Hill (1960) reconocen 4 especies, pero solo los dos primeros autores las reúnen en los grupos dispuestos por Tate (1939). La clasificación dada por Hershkovitz (1949) fue mayormente aceptada por autores que publicaron sobre el género en la década de los 80 y 90 (Mittermeier y Coimbra-Filho, 1981, Mittermeier *et al.*, 1988, Materson, 1995, Ford y Hobbs, 1996). De esta manera se aceptaba que el género comprendía cuatro especies: *Cebus albifrons*, *C. apella*, *C. capucinus* y *C. olivaceus* (Hershkovitz, 1949) y a la que se agregaría la posteriormente descrita *C. kaapori* (Queiroz, 1992). Hershkovitz (1949) y Hill (1960) separan al género en dos grupos: sin copete, incluyendo a *C. capucinus*, *C. olivaceus*, *C. albifrons* y el grupo con copete, incluyendo solo a *C. apella*.

Hershkovitz (1949) realiza una revisión de las formas sin copete describiendo 13 subespecies de *C. albifrons*, 5 subespecies de *C. capucinus*, y 5 de *C. olivaceus* (= *nigrivittatus*). Cabrera (1957) describe 11 subespecies de *C. albifrons*, 2 de *C. capucinus*, y 5 de *C. olivaceus* (= *nigrivittatus*), mientras que Hill (1960) reconoce 13 subespecies de *C. albifrons*, 5 de *C. capucinus*, y 4 de *C. olivaceus* (= *griseus*). Mittermeier y Coimbra-Filho (1981) reconocen las subespecies de *C. albifrons* descritas por Hershkovitz (1949), pero no aceptan las subespecies de *C. capucinus* y *C. nigrivittatus* por el hecho de que Hershkovitz (1949) sólo nombra a las subespecies pero no hace ninguna discusión o descripción de los mismos.

El grupo con mechón (*C. apella*) fue revisado por Cabrera (1957) reconociendo 11 subespecies

y Hill (1960) describiendo 16 formas de dicho rango taxonómico. Revisiones incompletas fueron realizadas por Kinzey (1979) describiendo 5 subespecies que habitan la Mata Atlántica brasileña y por Torres (1983, 1988) que distingue 6 razas distribuidas dentro del territorio brasileño, sin designarle nombres subespecíficos a ninguna de ellas.

Mittermeier *et al.* (1988), Torres (1988) y Ford y Hobbs (1996) reconocían la posibilidad de que otras especies válidas existan entre las designadas a un nivel subespecífico.

Mittermeier *et al.* (1988) y Rylands *et al.* (1995) propusieron elevar *C. a. xanthosternos* a un rango específico y no como subespecie de *C. apella*, basándose en un trabajo realizado por Seuanez *et al.* (1986) que muestra diferencias cariológicas con otros *C. apella*, aparte de presentar rasgos morfológicos distintos. Materson (1995) pone en duda la validez de *C. kaapori* como especie, argumentando la poca cantidad de especímenes colectados (un macho adulto y una hembra juvenil) y la poca cantidad de medidas utilizadas en el análisis comparativo (seis medidas craneométricas) para la descripción de la especie. Groves (2001) separó al complejo *C. apella* en 4 diferentes especies.

Lynch Alfaro *et al.* (2011) y Lynch Alfaro *et al.* (2012), estudiaron la filogenia de todas las especies del género, utilizando caracteres moleculares del gen 12S de ARN ribosomal y citocromo b mitocondrial y rasgos morfológicos, respectivamente. Ambos trabajos concluyen que existen en el complejo genérico *Cebus*, dos clados bien soportados, en grupos morfológicamente distintos, los gráciles y los que designó como robustos, denominándole genéricamente *Cebus* a los primeros y *Sapajus* a los segundos.

Lynch Alfaro *et al.* (2011), separa a la especie reconocida como *Sapajus* (= *Cebus*) *libidinosus* por Groves (2001) y Avila (2004) en *Sapajus cay* para las poblaciones del sur de Bolivia, sur de Matto Grosso do Sul del Brasil y las poblaciones paraguayas, dejando como *S. libidinosus* a las poblaciones del Cerrado brasileiro, siguiendo una

distribución hacia el nordeste hasta la catinga, debido a que los tres especímenes de *S. cay* que utilizó están bien soportados en un clado, separados de los dos especímenes analizados de *S. libidinosus*.

Por otro lado, los cinco especímenes que estudió de *Sapajus nigrinus*, no están soportados en ningún clado monofilético, sino más bien presentan una distribución parafilética dentro del cladograma publicado en su trabajo, de hecho las únicas especies que tienen distribución monofilética dentro del clado que soporta a todo el género *Sapajus*, son solamente *S. cay* y *S. libidinosus*, mientras que *S. xanthosternus*, *S. robustus*, *S. apella* y *S. macrocephalus*, observan el mismo patrón de parafiletismo que *S. nigrinus*.

Con este trabajo se buscó analizar comparativamente las diferencias intraespecíficas e interespecíficas de diferentes poblaciones del género *Sapajus* y analizar la compleja taxonomía del género.

MATERIALES Y METODOS

El estudio morfométrico de 18 medidas craneanas fue realizado en 40 cráneos del género *Cebus*, provenientes de las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (MNHNP) y el Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN). Se utilizaron solamente especímenes adultos, considerándose como tales a todos los ejemplares con la fórmula dentaria completa y con la sutura esfeno-occipital soldada (Fig. 1). Se descartaron piezas de procedencia dudosa. Las medidas se tomaron con calibre digital Essex de 0,01 mm de precisión.

Las poblaciones estudiadas están separadas por el río Paraná, 17 cráneos provienen de la margen derecha del río, el resto, 23 cráneos fueron colectados en la Provincia de Misiones, Argentina, margen izquierda del Paraná (Fig. 2). Se destacan las colecciones del MACN por el buen estado de conservación de los mismos



Figura 1. Cráneos de *Sapajus cay* de la colección del MNHNPY, macho a la izquierda y hembra a la derecha.

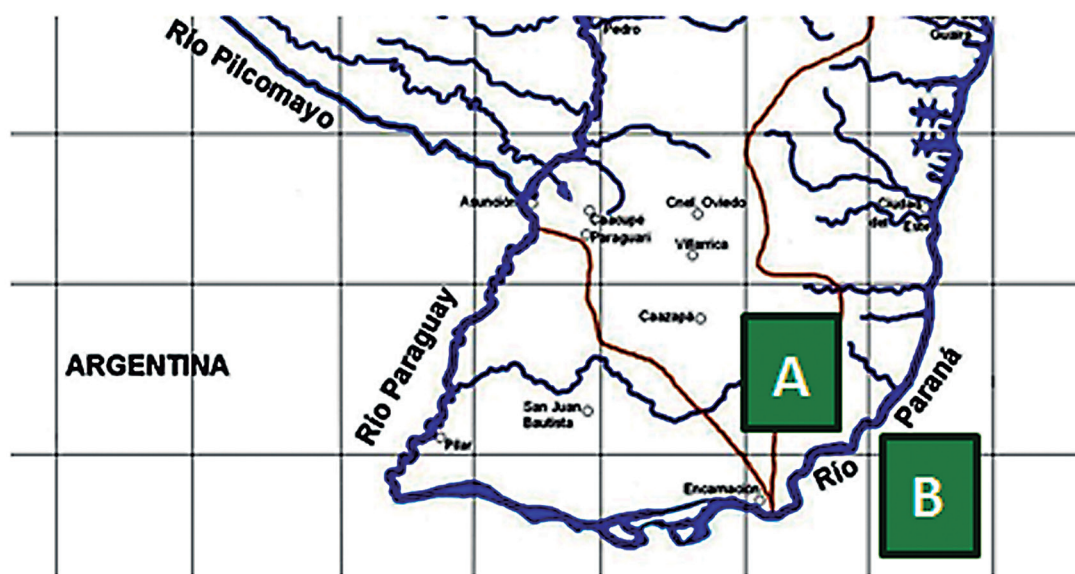


Figura 2. Locación de los especímenes examinados: A – Poblaciones del este del Paraguay (*S. cay*). B – Poblaciones de la provincia de Misiones Argentina (*S. libidinosus*).

(Martínez *et al.* 2005, Ascunce *et al.* 1999).

Los caracteres utilizados son los siguientes: Longitud total del cráneo, longitud condilobasal, ancho entre arcos zigomáticos, ancho de la caja craneana a parietales, ancho orbital, ancho postorbital, ancho interorbital, ancho cavidad ocular derecha, altura de la cavidad ocular derecha, ancho entre procesos postglenoideos, ancho cavidad nasal, ancho del foramen mágnum, longitud de la bula, longitud de la mandíbula, altura del coronoidal, longitud del coronoidal, ancho entre caninos superiores.

Los caracteres fueron elegidos en base a estudios morfológicos y anatómicos realizados en diferentes especies del género, especialmente por Hill (1960), Hershkovitz (1949, 1977) y Avila (2004).

La diferenciación específica y subespecífica fue examinada por medio de Análisis de la Función Discriminante (AFD). El AFD sirvió para determinar si existe dimorfismo sexual en las diferentes especies, y cuál de los caracteres posee diferencias significativas interespecíficas e intraespecífica. Como también para examinar si la diferenciación de cada población posee

significación estadística.

RESULTADOS

El Análisis de Función Discriminante (AFD) corrido a la matriz de medidas craneales fue significativo (Wilks Lambda : 0.0000967, F : 5.08435, $p < 0.00001$). La primera Función claramente discrimina ambas poblaciones. La segunda Función Discriminante contrasta el dimorfismo sexual existente dentro de cada población (Fig. 3). De la matriz de Clasificación resultante del AFD, se observa que todos los especímenes fueron clasificados correctamente dentro de su grupo y sexo (Tabla 1).

DISCUSIÓN

Groves (2001) separa, en base a observaciones hechas sobre coloración de pelaje, las dos poblaciones tradicionalmente consideradas subespecies diferentes de *Cebus apella*, en dos especies distintas: A las poblaciones del este del Paraguay los clasificó como *Cebus libidinosus paraguayanus*, mientras que las poblaciones de la provincia de Misiones se los consideró como *Cebus nigritus nigritus*. Lynch Alfaro, *et al.*

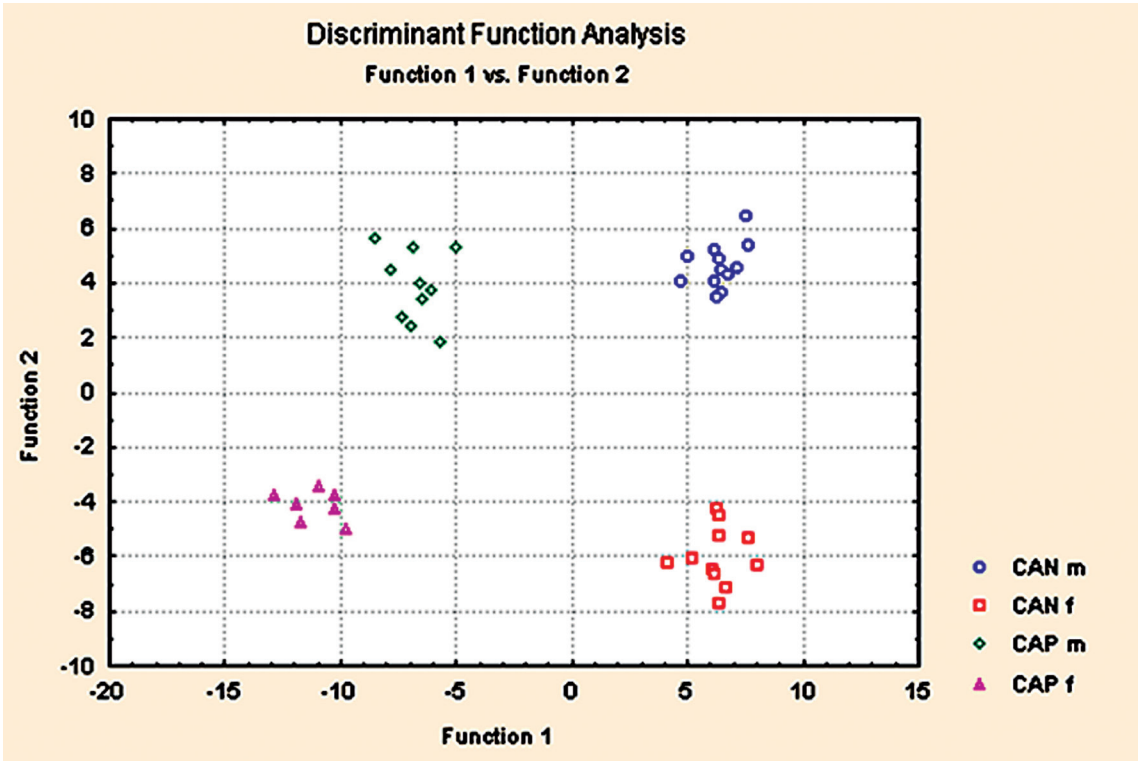


Figura 3. Grafico resultante del Análisis de Funciones Discriminantes (AFD). Ver leyendas en la Tabla 1.

(2011), basado en datos moleculares, designa a *C. libidinosus paraguayanus* como *Sapajus cay* y a *Cebus nigrinus nigrinus* como *Sapajus nigrinus*, clasificación que se sigue en este trabajo, debido a que sus resultados mostraron claramente la separación de los géneros *Cebus* y *Sapajus* en el Mioceno tardío. Aunque Lynch

Alfaro, *et al.* (2011) no discrimina a nivel sub-específico, se considera para este trabajo, que los especímenes de *S. cay* analizados pertenecen a la subespecie *S. cay paraguayanus*, debido a que sus tres muestras provienen, dos del este paraguayano y uno del estado de Mato Grosso do Sul en Brasil, sin haber muestreado las poblaciones

Tabla 1. Matriz de clasificación. CAN m = *Sapajus nigrinus* machos provenientes de Misiones Argentina. CAN f = *Sapajus nigrinus* hembras provenientes de Misiones Argentina. CAP m = *Sapajus cay* machos provenientes del este del Paraguay. CAP f = *Sapajus cay* hembras provenientes del este del Paraguay.

Group	Percent Correct	CAN m N:	CAN f N:	CAP m N:	CAP f N:
CAN m	100	12	0	0	0
CAN f	100	0	11	0	0
CAP m	100	0	0	10	0
CAP f	100	0	0	0	7

de Bolivia, donde Avila (2004) y Aristide *et al.* (2013) describen a la sub especie *S. caypalidus*. En cuanto a la especie *S. nigritus*, Groves (2005) cita tres sub especies, siendo *S. nigritus cucullatus* el que habitaría los bosques de la provincia de Misiones en Argentina.

En los resultados de este trabajo, la primera función discriminante separa ambas especies, apoyando de esta forma la propuesta de Groves (2001) de separar a ambas poblaciones de monos capuchinos o caí que viven a ambas márgenes del río Paraná en dos especies diferentes, también descrita por Aristides *et al.* (2014), en cuanto a una diferenciación significativa en el tamaño del cráneo en ambas poblaciones, mientras que la segunda función discriminante nos muestra claramente el dimorfismo sexual que hay dentro de cada especie, ya descrita por varios autores (Cabrera, 1917, Hill, 1960, Torres, 1983, 1988, Avila, 2004,).

Ambas poblaciones están separadas por el río Paraná, los grandes ríos han sido propuestos como importantes barreras para la dispersión de fauna y flora, siendo este un factor importante para el mecanismo de especiación alopátrica, ya que las poblaciones quedan aisladas unas de las otras sin ningún tipo de flujo genético entre ellos (Peres *et al.*, 1996). Los resultados de este trabajo apoyan esta teoría.

Hay una clara diferenciación de tamaño en ambas poblaciones estudiadas, tanto intraespecíficamente (dimorfismo sexual), como interespecíficamente, ya que ambas poblaciones logran separarse y agruparse en sus propios grupos en un ambiente multivariado como es el Análisis Discriminante.

En esclarecer la sistemática de este grupo de primates, Lynch Alfaro *et al.* (2011) realiza un detallado trabajo, aunque la muestra de especímenes analizados en la definición de las especies aquí discutidas no son bien representativas, ya que para soportar *S. cay* solo estudió 3 especímenes, mientras que para *S. nigritus*, sus resultados muestran que los 5 especímenes examinados se distribuyen parafiléticamente, dando

a entender que el grupo todavía no está resuelto, para lo cual se hace necesario realizar mayores estudios fenotípicos y genéticos de todas las formas específicas y subespecíficas descritas para el género y de esta forma esclarecer, de manera multidisciplinaria, las relaciones filogenéticas de estos monos neotropicales. Una reestructuración taxonómica en el ámbito específico y subespecífico podría tener consecuencias interesantes en la categorización del estado de conservación de cada especie y sus respectivas subespecies y modificar o mejorar las estrategias y manejo vigentes para la conservación de los mismos.

AGRADECIMIENTOS

A la Lic. MSc. Isabel Gamarra de Fox del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay y al Dr. Gabriel Zunino del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", por la colaboración en el acceso y revisión de las colecciones de los respectivos museos. Proyecto financiado por la Universidad Nacional de Asunción. Código: FACEN 03/06.

BIBLIOGRAFIA

- Ascunce, M., Martinez, R., Avila, I. y Mudry, M. 1999. New World primates of the Argentinean Museum of Natural Science "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires. *Neotropical Primates*, 7: 28-29.
- Aristide, L., Soto, I., Mudry, M. y Nieves, M. 2014. Intra and interspecific variation in cranial morphology on the southernmost distributed *Cebus* (Platyrrhini, Primates) species. *Journal of Mammalian Evolution*, 21: 349-355.
- Avila, I. 2004. Morphological variation between two subspecies of *Cebus libidinosus* (Primates: Cebidae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*, 15: 1-8.
- Cabrera, A. 1917. Notas sobre el género "*Cebus*". *Revista de la Academia Científica de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, 16: 221-244.

- Cabrera, A. 1957. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 4: 159-170.
- Delprat, M.A. 1990. Cebidos: una familia cariológicamente controvertida. *Boletín Primatológico Latinoamericano*, 2: 80-90.
- Elliot, D.G. 1913. A review of the primates. *American Museum of Natural History Monograph*, 1(2): 1-382.
- Ford, S.M. y Hobbs, D.G. 1996. Species definition and differentiation as seen in the postcranial skeleton of *Cebus*. En: Norconk, M.A., Rosenberger, A.L. y Garber, P.A., (Eds.). *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press, New York, pp. 229-249.
- Groves, C. 2001. *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington, 350 pp.
- Groves, C. 2005. Order Primates. En: Wilson, D.E. y Reeder, D.M. (Eds.) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 137-138.
- Hershkovitz, P. 1949. Mammals of Northern Colombia. Preliminary report No. 4: Monkeys (Primates), with taxonomic revision of some forms. *Proceedings of the United States National Museum*, 98: 323-427.
- Hershkovitz, P. 1977. *Living New World monkeys, Part 1 (Platyrrhini), with an introduction to Primates*. Chicago University Press, Chicago, 1132 pp.
- Hill, W.C.O. 1960. *Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy. IV. Cebidae, Part A*. Edinburgh University Press, Edinburgh, 537 pp.
- Kinzey, W.G., 1979. Distribution of primates and forest refuges. *Proceedings of the fifth International Symposium of the Association for Tropical Biology*, pp. 455-482.
- Lynch Alfaro, J., Boubli, J, Olson, L., Di Fiore, A., Wilson, B., Gutiérrez Espeleta, G., Chiou, K., Schulte, M., Neitzel, S., Ross, V., Schwochow, D., Nguyen, M., Farias, I., Janson, C.H. y Alfaro, M. 2011. Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*, 39: 1-17.
- Lynch Alfaro, J., De Sousa e Silva J.R. y Rylands, A. 2012. How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, 74: 273-286.
- Martinez, R.A., Alvarez, M., Ascunce, M.S., Avila, I. y Mudry, M. 2005. Assessing collection resources and preservation issues in Argentinean Museums: A model survey and evaluation of the New World Primates collection. *Collections: A Journal for Museum and Archives Professionals*, 1: 275-292.
- Materson, T.J. 1995. Morphological relationships between the Ka'apor Capuchin (*Cebus kaapori* Queiroz, 1992) and other male *Cebus* crania: A preliminary report. *Neotropical Primates*, 3: 165-169.
- Mittermeier, R.A. y Coimbra-Filho, A.F. 1981. Systematics: species and subspecies. En: Coimbra-Filho, A.F. y Mittermeier, R.A. (eds.). *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, Vol 1. Academia Brasileira de Ciências. p. 29-109.
- Mittermeier, R.A., Rylands, A.B. y Coimbra-Filho, A.F. 1988. Systematics: Species and subspecies - an update. En: Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Coimbra Filho, A.F. y Da Fonseca G.A.B. (Eds.). *Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 2*, World Wildlife Fund, Washington, DC, p.13-75
- Peres, C.A., Patton, J.L. y Da Silva, M.N. 1996. Riverine barriers and gene flow in Amazonian Saddle Black Tamarins. *Folia Primatologica*, 67: 113-124.

- Pusch, B. 1941. Die arten der gattung *Cebus*. *Zeitschrift für Saugetierkunde*, 16: 183-237.
- Queiroz, H.L. 1992. A new species of capuchin monkey, genus *Cebus* Erxleben 1777 (Cebidae: Primates) from eastern Brazilian Amazonia. *Goeldiana Zoologia*, 15: 1-13.
- Rylands, A.B., Mittermeier, R.A. y Rodriguez Luna, E. 1995. A species list for the New World Primates (Platyrrhini): Distribution by country, endemism, and conservation status according to the Mace-Land system. *Neotropical Primates*, 3: 113-164.
- Seuanez, H.N., Armada, J.L., Freitas, L., Silva, R., Pissinatti, A. y Coimbra-Filho, A.F. 1986. Intraspecific chromosome variation in *Cebus apella* (Cebidae, Platyrrhini). The chromosomes of the yellow breasted capuchin *Cebus apella xanthosternos* Wied, 1820. *American Journal of Primatology*, 10: 237-247.
- Tate, G.H. 1939. The mammals of the Guiana region. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 76: 151-229.
- Torres, C. 1983. An ecological study of the primates of southeastern Brazil, with a reappraisal of *Cebus apella* races. PhD Thesis, University of Edinburgh, Edinburgh. 280 pp.
- Torres, C. 1988. Resultados preliminares de revalidação das raças do macaco-prego *Cebus apella* (Primates: Cebidae). *Revista Nordestina de Biologia*, 6: 15-28.