



Capítulo 7.

Interferencia filogenética al interior del género *Alouatta* con secuencias de ADN mitocondrial

Introducción

Colombia tiene el privilegio de poseer una de las faunas más variadas del mundo, debido en parte a su ubicación ecuatorial y a la compleja topografía del país; aunque otra variedad de factores probablemente favorece también esta alta biodiversidad (Defler, 2010). Es uno de los países con mayor número de especies de primates, junto con Brasil, Zaire, Camerún, Indonesia, Madagascar y Perú (Mittermeier y Oates, 1985); sin embargo, no es posible saber con absoluta certeza el número de especies de primates que habitan en Colombia.

El orden Primates lo constituyen 237 especies y pertenece a uno de los 18 órdenes dentro de la clase *Mammalia* (Cheney *et al.*, 1987). El género *Alouatta* lo comprende nueve especies: *Alouatta seniculus*, *A. sara*, *A. nigerrima*, *A. belzebul*, *A. guariba*, *A. palliata*, *A. coibensis*, *A. caraya* y *A. pigra* (Rylands *et al.*, 2000) de las cuales dos han sido registradas en Colombia: *A. seniculus* y *A. palliata*. Se han realizado varios estudios para indagar la evolución de su estructura filogenética y su comportamiento de expansión poblacional. Por ello se hace muy interesante poder ahondar aún más en su filogenia a través de sus genes mitocondriales. Los estudios moleculares como la construcción de árboles filogenéticos de máxima verosimilitud, *neighbour-joining*, y bayesianos, son herramientas útiles para generar información acerca de la historia evolutiva de un grupo o especie en particular y ratificar el estado genético de sus poblaciones con miras a la conservación; permitiendo, además, detectar especies crípticas, las cuales no son reconocidas de manera morfológica.

¹ Magíster. Docente de tiempo completo de la Corporación Universitaria Minuto de Dios – UNIMINUTO. Grupo de Investigación en Pedagogía y Desarrollo Humano. Correo: aceronpatio@uniminuto.edu.co.

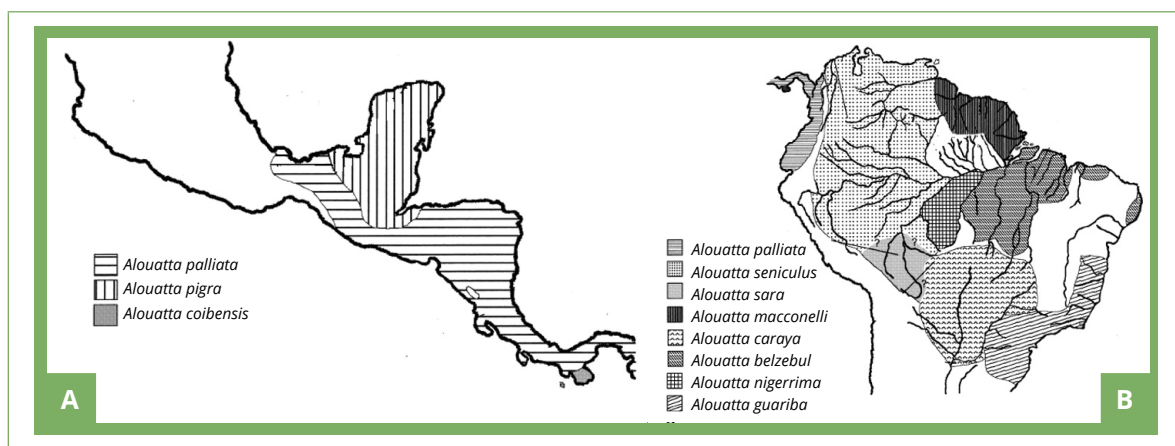
Las especies pertenecientes al género *Alouatta* tienen nombres comunes como aullador y mono cotudo. El primero de ellos hace alusión a su fuerte vocalización y el segundo a su abultada garganta que resulta del exagerado crecimiento del hioides que le sirve de cámara de resonancia. Los miembros de este género son de gran talla, los adultos pueden pesar entre 6 y 10 kg, poseen una fuerte cola prensil capaz de soportar el peso de su cuerpo (Defler, 2010). En relación con la distribución, son considerados especies neotropicales. Se pueden encontrar desde el sur de México hasta el norte de Argentina (figura 7.1), y desde la costa pacífica hasta la selva atlántica del Brasil, desde el nivel del mar hasta los 3.200 m s. n. m. (figura 7.1), aunque diferentes especies varían en las preferencias de hábitat (Crockett, 1998; Cortés-Ortiz *et al.*, 2003).

Tradicionalmente los monos aulladores fueron clasificados en 6 especies: *A. palliata*, *A. pigra*, *A. seniculus*, *A. belzebul*, *A. fusca* y *A. caraya* (Hill, 1962; Hershkovitz, 1972). Varias subespecies fueron elevadas al rango de especie según dos revisiones sistemáticas posteriores (Rylands *et al.*, 2000; Groves, 2001, Gregorin, 2006; Rylands y Mittermeier, 2009). Hill, (1962, como se citó en Cortés-Ortiz *et al.*, 2003) manifiesta que el género *Alouatta* está compuesto de cinco o seis especies; pero los más recientes estudios taxonómicos reconocen entre 9 y 10 especies y hasta 19 subespecies (Groves, 2001; Rylands *et al.*, 1995, 2000). Según los autores se distribuyen de la siguiente manera, tal como se muestra en la figura 7.1: las tres especies de Mesoamérica, (1) *A. palliata* con tres subespecies, las cuales se encuentran distribuidas desde México hasta Ecuador; (2) *A. pigra* restringida a la vertiente del Caribe, desde México hasta el norte de Honduras; (3) *A. coibensis* con dos subespecies, una se encuentra en el pacífico de la Isla de Coiba y la segunda se encuentra en la Península de Azuero, Panamá.

En la figura 7.1 se encuentran las siete especies restantes en Suramérica, (1) *A. seniculus* la cual tiene de tres a seis subespecies y su distribución limita con el occidente de la cordillera de Los Andes en Colombia, y abarca gran parte del norte de Suramérica por encima del río Amazonas; (2) *A. maconnelli* (no se reconoce en la taxonomía propuesta por Rylands *et al.*, 2000) se encuentra en Surinam, Guyana, Guyana Francesa y Brasil, al norte del Amazonas; (3) *A. sara*, al parecer se restringe a la Amazonía boliviana y sur de Perú; (4) *A. belzebul* con tres subespecies, su distribución se extiende desde el sur del

tallo principal del río Amazonas, y al este del río Tapajos en la costa norte del Bosque Atlántico de Brasil; (5) *A. nigerrima*, delimitada al norte del río Amazonas, al este y oeste de los ríos Trombetas y Madeiras, respectivamente, y al sur en su límite parapátrico con *Alouatta caraya*; (6) *A. guariba*, con dos subespecies distribuidas alopátricamente en la mitad entre el norte y el sur del Bosque Atlántico de Brasil; y (7) *A. caraya* distribuido al sur de Brasil, Bolivia, Paraguay y el norte de Argentina.

Figura 7-1. Distribución de las especies y subespecies de *Alouatta* (Hill, 1962). Especies de *Alouatta* (A) Mesoamérica y (B) Suramérica (Groves, 2001)



Fuente: Cortés-Ortiz et al. (2003) (modificada y adaptada al estudio en curso).

Entre los primates del nuevo mundo, el género *Alouatta* se ha estudiado ampliamente en cuanto a la ecología (Rodríguez-Luna et al., 1993; Estrada et al., 1999; Zunino et al., 2001). Se adaptan muy fácilmente ya que aprovechan los hábitats de acuerdo con lo que encuentren en ellos, pueden estar en ambientes de selva, xerófilos y con distintos sistemas sociales (Crockett y Eisenberg, 1987). Una característica relevante es que ambos sexos pueden dispersarse del grupo natal (Crockett, 1984; Rumiz, 1990).

Descripción de las especies

Alouatta palliata

Comúnmente llamado aullador negro, mono negro o mono cotudo, es un primate de gran tamaño, robusto; la longitud cabeza-cuerpo varía entre 48,1 cm y 67,5 cm, con un valor medio para los machos de 56,1 cm y para las hembras de 52 cm; la longitud cabeza-cola varía entre 54,5 cm y 65,5 cm con un valor medio para los machos de 58,3 cm y para las hembras de 60,9 cm. En su mayoría son negros, pero tienen en su espalda, costados y hombros un pelaje de color marrón claro o acanelado.

Alouattas eniculus

Comúnmente llamado mono colorado, mono cotudo, roncador o araguata, es uno de los primates más grandes de Colombia, alcanzando la longitud cabeza-cuerpo de 43,9 cm a 69 cm y 54 cm a 79 cm para la cola. Los machos tienen un peso promedio de 7,5 kg y las hembras de 6,3 kg. Su pelaje suele ser caoba rojizo, otros pueden exhibir una tonalidad dorada rojiza en la espalda, el lomo y la porción distal de la cola.

Alouatta caraya

Comúnmente llamado aullador negro, manechi o manechi negro, es un primate que vive en las copas de los árboles, en grupos organizados de 3 a 20 individuos con un macho dominante. Es grande y robusto, su longitud de tronco-cabeza es de 65 cm y la longitud de la cola es de 70 cm aproximadamente.

Alouatta pigra

Comúnmente llamado araguato de Guatemala, mono aullador negro o saraguato, saraguato negro, este primate se encuentra principalmente en la selva tropical, zonas riverañas inundadas, en bosques primarios y secundarios. Come hojas y frutos, y sus dientes están especialmente adaptados

para ello; tiene cola prensil, su rasgo más característico es que tienen una fuerte cámara de resonancia la cual hacen sonar muy temprano en la mañana y se puede oír a casi aproximadamente a 2,1 km de distancia.

Alouatta sara

Comúnmente llamado aullador rojo, manechi o manechi colorado, es reconocida como una especie completa. Esta especie se encuentra en bosques tropicales teniendo las mismas características de todos los de su género.

De acuerdo con lo anterior, se hace necesario determinar la estructura genética de *A. palliata* y sus relaciones filogenéticas con otras especies de *Alouatta* mediante el marcador mitocondrial COII; de igual manera, los posibles cambios demográficos durante la historia evolutiva. Además, comprobar si existen diferencias moleculares apreciables entre las subespecies de *A. palliata* y analizar las relaciones filogenéticas entre *A. palliata* y otras especies de monos aulladores.

Método

Para la investigación se utilizaron 148 muestras del género *Alouatta*, con orígenes geográficos conocidos (tabla 7.1). El ADN de piel, músculo, dientes, pelo con bulbo y mancha de sangre fue extraído en el Laboratorio de Genética y Biología Molecular de la Pontificia Universidad Javeriana. El ADN de músculo y piel fue obtenido con fenol-cloroformo (Sambrook *et al.*, 1989), mientras que el de sangre, dientes y pelo fue obtenido con resina Cheelex al 10 % (Walsh *et al.*, 1991). Una vez que se obtuvo el ADN, se realizó PCR (reacción en cadena de la polimerasa) para amplificar la región del gen mtCOII. Los alineamientos de las secuencias se realizaron manualmente y con la ayuda del programa ALIGN (Fluxus Technology Ltd.). Se utilizaron muestras de *Lagothrix* como *outgroups*. Cabe resaltar que los

especímenes utilizados en este estudio fueron cazados por comunidades indígenas para su alimentación, eran mascotas en comunidades indígenas o de colonos, o fueron capturados en el medio natural para llevar a cabo estudios veterinarios paralelos (caso de las muestras de Costa Rica).

Tabla 7-1. Orígenes geográficos de las muestras analizadas para el gen COII

	Taxa	País	Región	Cantidad
<i>Alouatta</i>	<i>Palliata</i>	Costa Rica		103
		Ecuador	Pachijal	2
			Esmeraldas	1
			Porto Viejo	2
			Olan	2
			Monteverde	1
		Colombia	Los Katios - Chocó	1
			Córdoba	2
	<i>Coibensis trabeata</i>	Panamá	El Montuoso	3
	<i>Pigra</i>	Guatemala	Petén	3
	<i>Caraya</i>	Bolivia	Santa Ana-Yacumo	1
	<i>Sara</i>	Perú	Madre de Dios	5
		Bolivia	Mamoré	1
	<i>Seniculus</i>	Perú	Javarí	2
			Requema-Ucayali	2
Zapote-Napo			1	
Pachitea			1	
Colombia		Valle del Cauca	2	
		Antioquia	3	
<i>Lagothrix</i>	<i>Lagothricha cana</i>	Brasil	Manicoré	5
			Novo-Anipuana	3
			Humaita	2

Los análisis filogenéticos fueron realizados por el programa Modeltest (Posada y Crandall, 1998) y el programa Mega 06:05 (Tamura *et al.*, 2013). Para determinar los posibles cambios que han tenido las diferentes especies de *Alouatta* analizadas se realizaron los siguientes procedimientos:

1. La distribución *mismatch* (diferencias en los pares de secuencias) se obtuvo siguiendo el método de Rogers y Harpending (1992) y Rogers *et al.* (1996).
2. Tests Fu and Li D* and F* (Fu y Li, 1993), el estadístico Fu FS (Fu, 1997), el test D Tajima (Tajima, 1989) y el estadístico R² de Ramos-Onsins y Rozas (2002) para determinar posibles cambios en los tamaños poblacionales de las especies de *Alouatta* analizadas (Simonsen *et al.*, 1995; Ramos-Onsins y Rozas, 2002).

Resultados y discusión

Los árboles filogenéticos resolvieron de manera clara las relaciones entre las especies de *Alouatta* con las cuales se trabajaron como *A. palliata*, *A. sara*, *A. pigra*, *A. trabeata*, *A. caraya* y *A. seniculus*. A continuación, se señalan algunos detalles.

En dos de los tres árboles realizados con las distintas especies de *Alouatta* (anexos 7.1 y 7.2), la especie *A. caraya* tiene un comportamiento definido ya que es la más basal y diverge del resto de especies con las cuales se trabajaron.

Este estudio demuestra la heterogeneidad genética entre las distintas especies de *Alouatta* es significativa. Es claro que las especies *A. sara* y *A. seniculus* están estrechamente relacionadas, ya que desde el punto de vista morfológico son idénticas, pero son totalmente discernibles entre sí molecularmente. Esto coincide con Cortés-Ortiz *et al.* (2003), quienes usando diferentes secuencias de otros genes mitocondriales también diferenciaron esas dos especies de aulladores. Los genes mitocondriales han resultado ser más efectivos y útiles que los genes nucleares para poder discriminar las diferencias

genéticas entre las distintas especies del género *Alouatta*. Un ejemplo de trabajo con genes nucleares lo hicieron en el estudio de Cortés-Ortiz *et al.* (2003), tratando de resolver las relaciones filogenéticas entre las diferentes especies *Alouatta*. Sin embargo, los genes nucleares no recuperaron adecuadamente las relaciones filogenéticas entre especies de aulladores, mientras que los genes mitocondriales sí lo hicieron.

Las subespecies *A. palliata* sp. *palliata* y *A. palliata* sp. *aequatorialis* no se diferencian molecularmente ya que los individuos de ambas subespecies morfológicas quedan entremezclados independientemente del lugar de su procedencia geográfica (Costa Rica, Colombia y Ecuador) (anexos 7.1, 7.2 y 7.3). Igualmente, las muestras trabajadas de Panamá (*A. trabeata coibensis*) tampoco se diferencian molecularmente de *A. palliata*, ya que en ninguno de los árboles forma un grupo o clado aislado (anexos 7.1, 7.2 y 7.3). Probablemente, los rasgos morfológicos utilizados para diferenciar esta supuesta especie (dermatoglifos) (Frohelich y Froelich, 1987) y algunas mínimas diferencias en características del pelaje no son buenos caracteres filogenéticos para establecer relaciones entre esas poblaciones de aulladores en Panamá. Similar resultado al nuestro fue encontrado por Cortés-Ortiz *et al.* (2003) con diferentes genes.

El tiempo de diversificación del género *Alouatta* en este trabajo fue de 7.21 millones de años (Ma), esto coincide aproximadamente con Cortés-Ortiz *et al.* (2003), ya que ellos estimaron un tiempo de 6.8 Ma. Esta información encaja con la formación del norte de Los Andes (Lundberg *et al.*, 1998) y la formación de los ríos amazónicos principales según la hipótesis paleogeográfica (Hoorn *et al.*, 1994, 2010). La estimación temporal de la diversificación de *A. palliata* y *A. pigra*, con respecto a las formas sudamericanas, fue estimada en unos 3.12 Ma, mientras que Cortés-Ortiz *et al.* (2003) la estimaron en unos 3 Ma, siendo esta similitud bastante importante para la veracidad de los resultados de este trabajo. Esa datación coincide con la finalización del istmo de Panamá (Estrada y Cortes-Estrada, 1984); esto incluye y aumenta la importancia de este istmo en la especiación de los monos centroamericanos. Por tal razón, la evolución molecular de los monos aulladores suramericanos precede a la evolución molecular de los monos centroamericanos. Igualmente, la red de haplotipos mostró que *A. palliata* y *A. pigra* pueden proceder de dos migraciones desde Suramérica diferentes, fenómeno que no es observable en los árboles de naturaleza jerárquica. Esto es debido a que los árboles jerárquicos únicamente recogen

eventos cladogenéticos, mientras que las redes de haplotipos permiten simultáneamente la coexistencia de haplotipos ancestrales y descendientes y, por lo tanto, de fenómenos de evolución reticular u anagénesis (Posada y Crandall, 2001).

Conclusiones

Las especies mostraron niveles altos de diversidad genética y bajos niveles de flujo génico como un todo, lo cual es evidencia de que se analizaron especies bien diferenciadas. Sin embargo, las dos especies mesoamericanas mostraron niveles de diversidad genética claramente inferiores a las especies suramericanas, por lo que parecen las primeras haber descendido de ancestros de las segundas.

El gen mitocondrial COII claramente pudo diferenciar dos especies sinmórficas (*A. seniculus* y *A. sara*) al igual que lo hacen los cariotipos, pero no la morfología. Por primera vez, hemos encontrado evidencia molecular que los aulladores rojos del sur de la Amazonia peruana representan al taxón *A. sara*, con lo cual el mismo no sería endémico exclusivamente de Bolivia.

Las diferencias genéticas entre individuos y poblaciones de *A. palliata* en Suramérica (Colombia y Ecuador) y Centroamérica (Costa Rica) son muy pequeñas lo cual aboga por la inexistencia de subespecies con claro sentido biológico. Por lo tanto, únicamente se reconocería a *A. palliata* sin subespecies. Igualmente, *A. coibensistrabetta* no pareciera ser una entidad real al nivel específico a partir de los resultados moleculares presentados. Sin embargo, estudios con otros marcadores moleculares, cariotípicos o de aislamiento reproductivo serían necesarios para determinar la realidad de esa pretendida especie.

Claramente, *A. palliata* muestra haber tenido una clara expansión poblacional con todos los análisis llevados a cabo. No queda tan claro cuál ha sido el comportamiento demográfico de los otros taxones analizados debido a que sus tamaños muestrales fueron menos representativos.

Estimamos que el proceso de divergencia al interior del género *Alouatta* comenzó hace unos 7 Ma, es decir durante la última fase del Mioceno. Sin embargo, la aparición de los linajes mitocondriales típicos de las dos especies centroamericanas, *A. palliata* y *A. pigra*, se dio en torno a 3.1 Ma, lo cual coincide con el cierre definitivo de istmo de Panamá durante el Plioceno. Divisiones de linajes haplotípicos al interior de esas dos especies se dieron básicamente durante el Pleistoceno.

Referencias

- Cortés-Ortiz L., Bermingham, E., Rico, C., Rodríguez-Luna, E., Sampaio, I. y Ruiz-García, M. (2003). Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26(1), 64-81. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12470939/>
- Cheney, D.L. y Wrangham, R.W. (1987). Predation en B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker (eds.), *Primate societies* (pp. 227-239). The University of Chicago Press.
- Crockett, C.M. (1998). Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*, 19(3), 549-578. https://www.researchgate.net/publication/226096575_Conservation_Biology_of_the_Genus_Alouatta
- Crockett, C. M. (1984). Family feuds. *Natural History*, 93(8), 54-63.
- Crockett, C. y Eisenberg, J. (1987). Howlers: variations in group size and demography. en B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker (eds.), *Primate societies*. The University of Chicago Press.

- Defler, T. R. (2010). *Historia natural de los primates colombianos*. Universidad Nacional de Colombia (2ª. ed.). Facultad de Ciencias, Departamento de Biología.
- Estrada, A., Juan-Solano, S., Ortiz-Martínez, T. y Coates-Estrada, R. (1999). Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48(3), 167-183. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10380993/>
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (1984). Some observations on the present distribution and conservation of *Alouatta* and *Ateles* in southern Mexico. *American Journal of Primatology*, 7(2), 133-137. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350070207>
- Fu, Y. X. (1997). Statistical tests of neutrality against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 147(2), 915-925. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9335623/>
- Fu, Y. y Li, W. (1993). Statistical Tests of Neutrality of Mutations. *Genetics*, 133(3), 693-709. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1205353/>
- Froehlich, J.W. y Froehlich, P.H. (1987). The status of Panama's endemic howling monkeys. *Primate Conservation*, 8, 58-62.
- Gregorin, R. (2006). Taxonomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède (Primates, *Atelidae*) no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1), 64-144. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000100005>
- Groves, C.P. (2001). *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press.
- Hershkovitz, P. (1972). The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographical and ecological review en A. Keast, F. Erk y B. Glass (eds.), *Evolution, mammals, and southern continents* (pp. 311-431). State University of New York Press.

- Hill, W.C.O. (1962). *Primates Comparative Anatomy and Taxonomy. V. Cebidae. Part. B.* Edinburgh University Press.
- Hoorn, C. (1994). Fluvial palaeoenvironments in the intracratonic Amazonas Basin (Early Miocene-early Middle Miocene, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109(1), 1-54. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(94\)90117-1](https://doi.org/10.1016/0031-0182(94)90117-1)
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Hovikoski, J. y Guerrero, J. (2010). The development of the Amazonian megawetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia) en C. Hoorn, y F.P. Wesseling (eds.), *Amazonia, landscape and species evolution: A look into the past* (pp. 123-142). Wiley-Blackwell.
- Lundberg, J.G., Marshall, L., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, C. y Wesselingh, F. (1998). The stage for neotropical fish diversification: history of a tropical South American river en *Phylogeny and classification of neotropical fishes*, 13-48.
- Mittermeier, R.A. y Oates, J.J. (1985). Primate diversity: The world's top countries. *Primate Conservation*, 541-548.
- Posada, D. y Crandall, K.A. (1998). MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14(9), 817-818. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9918953/>
- Posada, D. y Crandall, K.A. (2001). Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(1), 37-45. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02026-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02026-7)
- Ramos-Onsins, S.E. y Rozas, J. (2002). Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular Biology and Evolution*, 19(12), 2092-2100. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a004034>
- Rodríguez-Luna, E., García-Orduña, F. y Canales- Espinosa, D. (1993). Translocación del mono aullador *Alouatta palliata*: una alternativa conservacionista en A. Estrada, E. Rodríguez- Luna, L. Cortés-Ortíz y J. Martínez-Contreras, (eds.), *Estudios primatológicos en México* (vol. II) (pp. 113-148). Biblioteca de la Universidad Veracruzana de Xalapa.

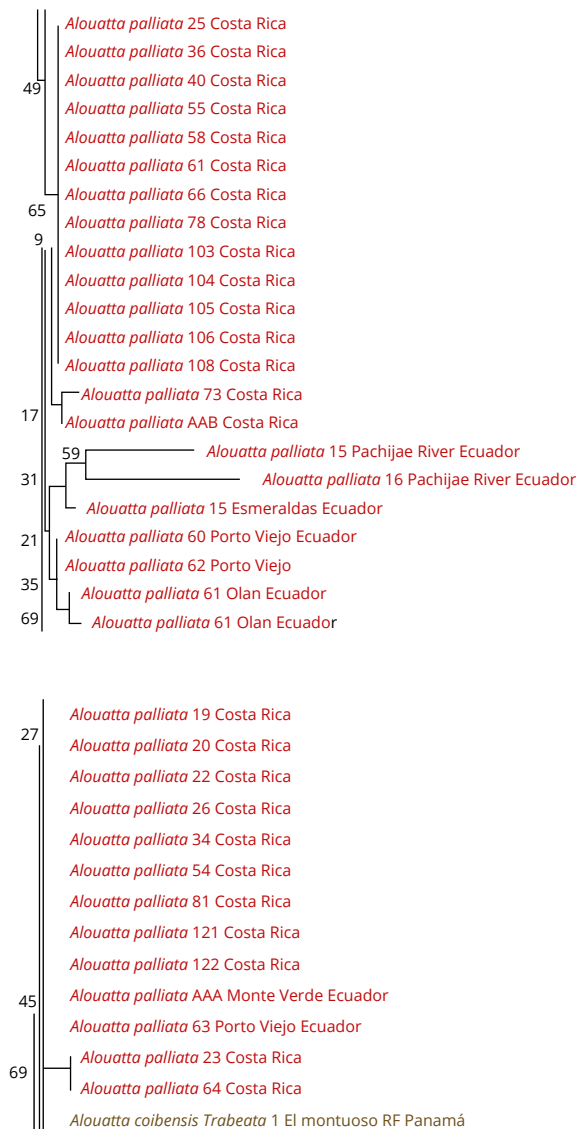
- Rogers, A.R. y Harpending, H.C. (1992). Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*, 9(3), 552-569. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/1316531/>
- Rogers, A.R., Fraley, A.E., Bamshad, M.J., Watkins, W.S. y Jorde, L.B. (1996). Mitochondrial mismatch analysis is insensitive to the mutational process. *Molecular Biology and Evolution*, 13(7), 895-902. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8751998/>
- Rylands, A.B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R.A., Groves, C.P. y Rodríguez-Luna, E. (2000). An assessment of the diversity of New World primates. *Neotropical Primates*, 8, 61-93.
- Rylands, A.B. y Mittermeier, R.A. (2009). The diversity of the New World primates (*Platyrrhini*): An annotated taxonomy en P.A Garber, A. Estrada, J.C. Bicca-Marques, E.W. Heymann y K.B. Strier (eds.), *South American Primates. Comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation* (pp. 23-54). Springer Science+Business Media.
- Rylands, A.B., Mittermeier, R.A. y Rodríguez-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 Primate*, 3, 113-160.
- Rumiz, D.I. (1990). *Alouatta caraya*: Population density and demography in Northern Argentina. *American Journal of Primatology*, 21(4), 279-294. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350210404>
- Sambrook, J., Fritsch, E.F. y Maniatis, T. (1989). *Molecular Cloning. A laboratory manual* (2a. ed.). Cold Spring Harbor Press.
- Simonsen, K., Churchill, G. y Aquadro, C. (1995). Properties of statistical tests of neutrality for DNA polymorphism sata. *Genetics*, 141(1), 413-429. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8536987/>
- Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123(3), 585-595. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/2513255/>

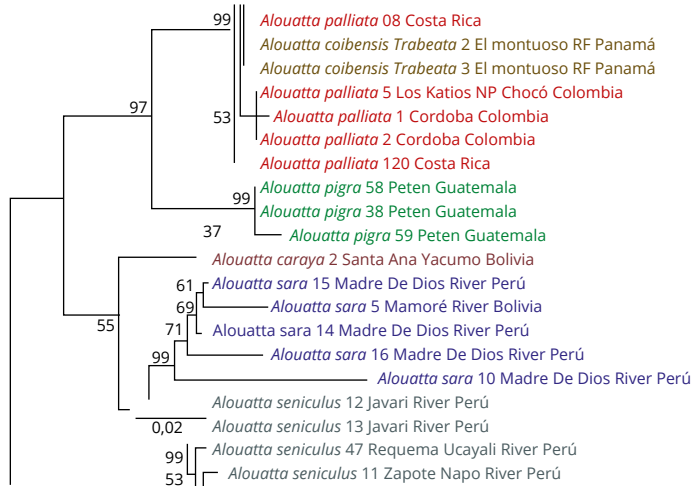
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A. y Kumar S. (2013). MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30(12), 2725-2729. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24132122/>
- Walsh, P., Metzger, D.A. y Higuchi, R. (1991). Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. *BioTechniques*, 54(10), 506- 513. <https://doi.org/10.2144/000114018>
- Zunino, G.E., González, V., Kowalewski, M.M. y Bravo, S.P. (2001). *Alouatta caraya*. Relations among habitat, density and social organization. *Primate Report*, 61, 37-46.

Anexos

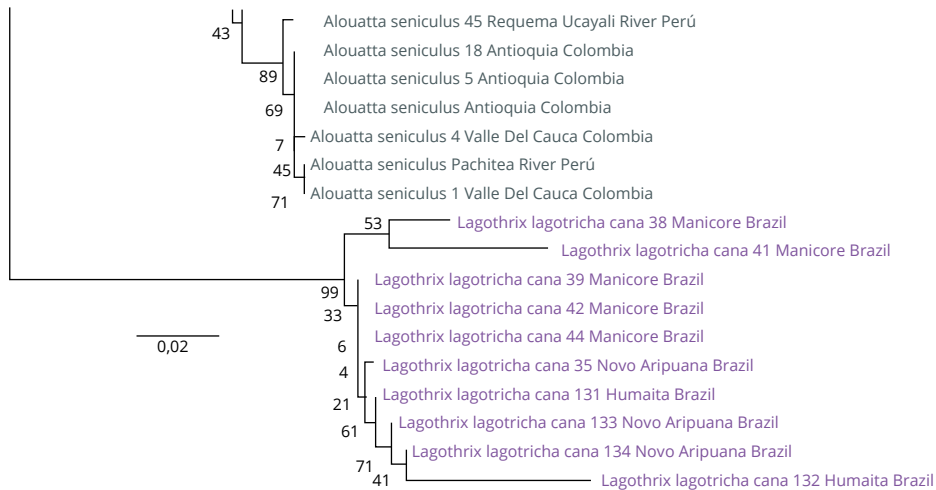
Anexo 7.1. Árbol *neighbor-joining* con la distancia Kimura 2, para diferentes especies de *Alouatta*







Anexo 7.2. Árbol de máxima verosimilitud con la distancia Kimura 2, para diferentes especies de *Alouatta*

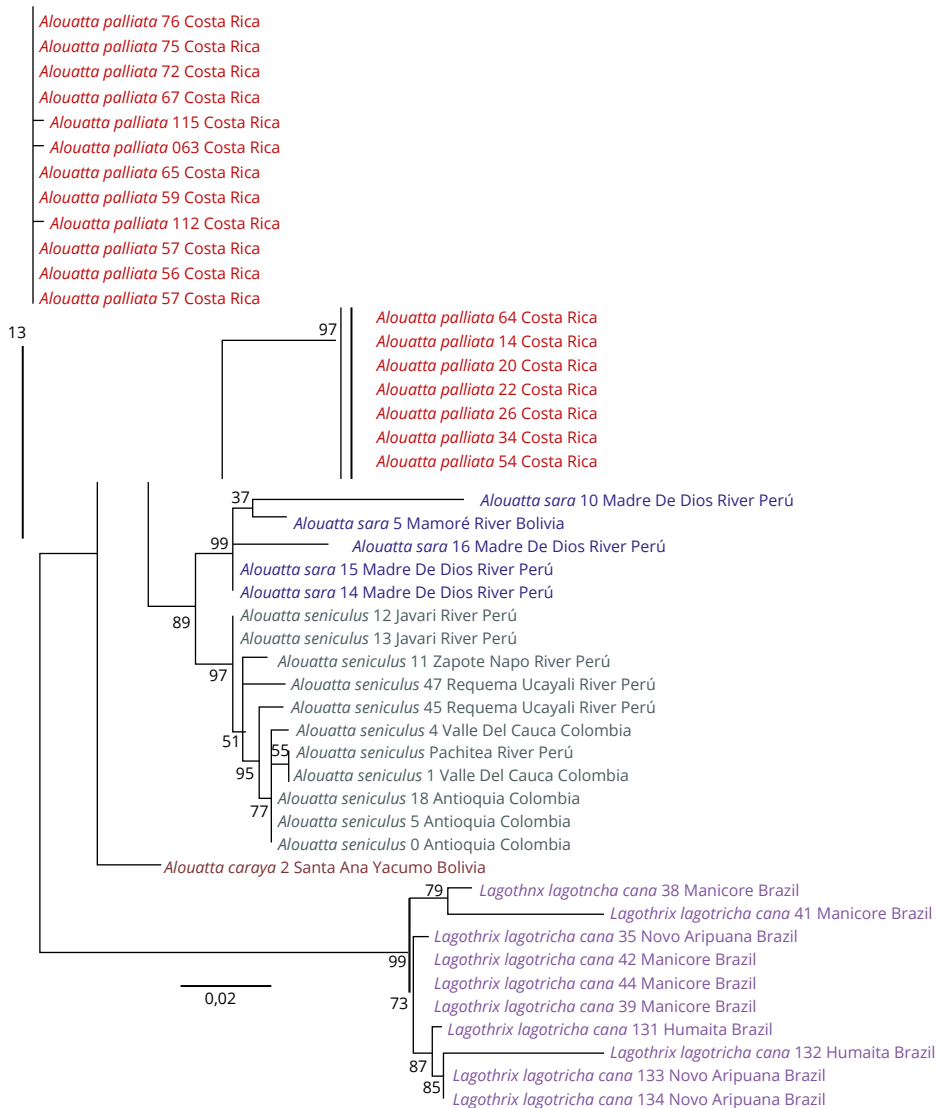


Alouatta palliata 003 Costa Rica
Alouatta palliata 012 Costa Rica
Alouatta palliata 01 Costa Rica
Alouatta palliata 001 Costa Rica
Alouatta palliata 119 Costa Rica
Alouatta palliata 123 Costa Rica
Alouatta palliata 116 Costa Rica
Alouatta palliata 113 Costa Rica
Alouatta palliata 111 Costa Rica
Alouatta palliata 110 Costa Rica
Alouatta palliata 109 Costa Rica
Alouatta palliata 107 Costa Rica
Alouatta palliata 102 Costa Rica
Alouatta palliata 99 Costa Rica
Alouatta palliata 98 Costa Rica
Alouatta palliata 97 Costa Rica
Alouatta palliata 68 Costa Rica
Alouatta palliata 63 Costa Rica
Alouatta palliata 11 Costa Rica
Alouatta palliata 10 Costa Rica
Alouatta palliata 9 Costa Rica
Alouatta palliata 96 Costa Rica
Alouatta palliata 95 Costa Rica
Alouatta palliata 94 Costa Rica
Alouatta palliata 89 Costa Rica
Alouatta palliata 84 Costa Rica
Alouatta palliata 80 Costa Rica
Alouatta palliata 79 Costa Rica
Alouatta palliata 77 Costa Rica

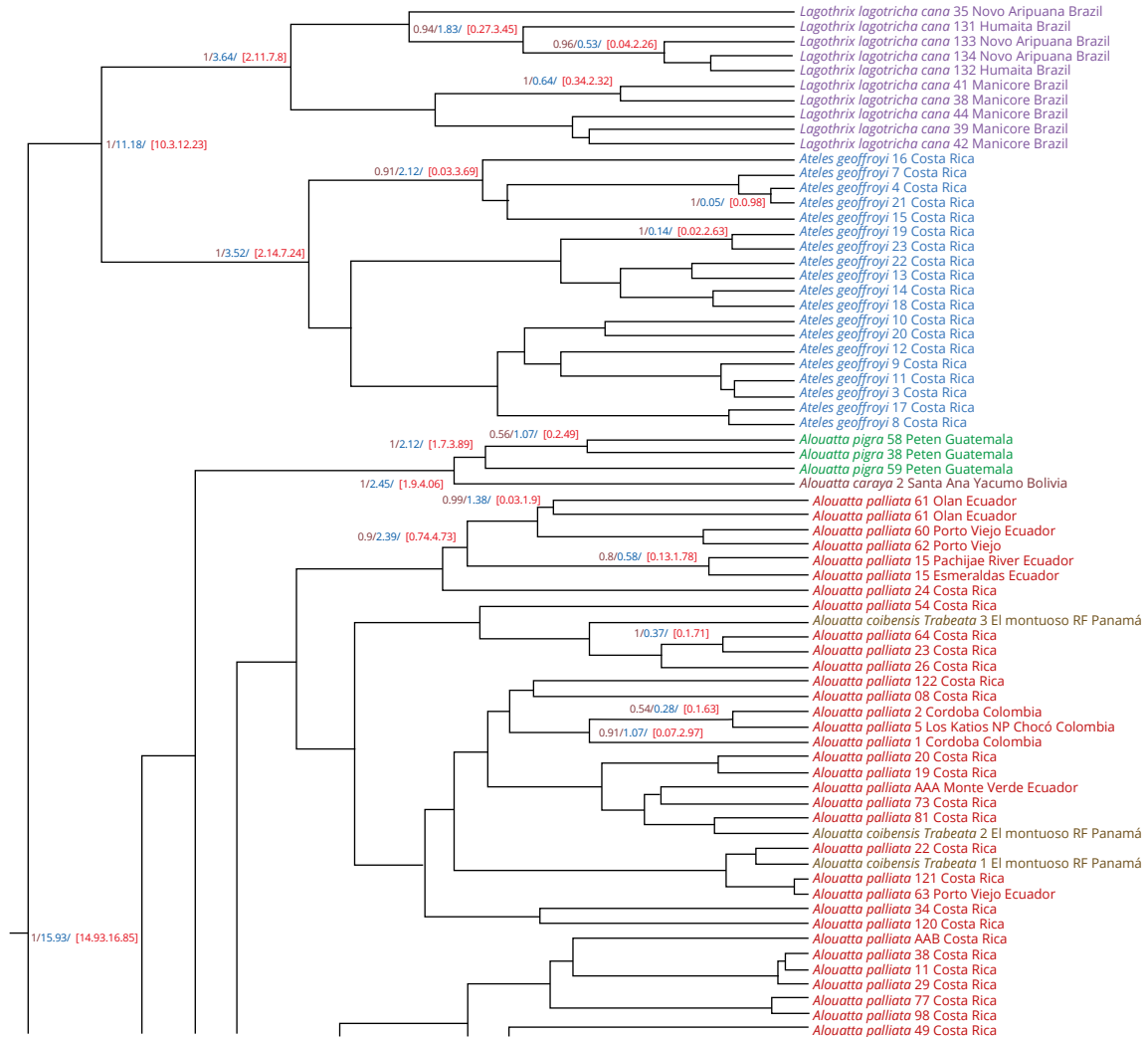
Alouatta palliata 42 Costa Rica
Alouatta palliata 41 Costa Rica
Alouatta palliata 39 Costa Rica
Alouatta palliata 38 Costa Rica
Alouatta palliata 37 Costa Rica
Alouatta palliata 35 Costa Rica
Alouatta palliata 33 Costa Rica
Alouatta palliata 32 Costa Rica
Alouatta palliata 31 Costa Rica
Alouatta palliata 30 Costa Rica
Alouatta palliata 29 Costa Rica
Alouatta palliata 28 Costa Rica
Alouatta palliata 27 Costa Rica
Alouatta palliata 21 Costa Rica
Alouatta palliata 14 Costa Rica
Alouatta palliata CRJN Costa Rica
Alouatta palliata 9 Costa Rica
 59 | *Alouatta palliata* 62 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 85 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 13 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 100 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 49 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 25 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 24 Costa Rica

47 | *Alouatta palliata* 36 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 40 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 55 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 58 Costa Rica
 53 | *Alouatta palliata* 61 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 66 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 78 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 103 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 104 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 105 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 106 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 108 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* AAB Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 73 Costa Rica
 57 | *Alouatta palliata* 15 Pachijae River Ecuador
 37 | *Alouatta palliata* 16 Pachijae River Ecuador
 | *Alouatta palliata* 15 Esmeraldas Ecuador
 29 | *Alouatta palliata* 60 Porto Viejo Ecuador
 | *Alouatta palliata* 62 Porto Viejo
 55 | *Alouatta palliata* 61 Olan Ecuador
 | *Alouatta palliata* 61 Olan Ecuador
 69 | *Alouatta palliata* 23 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 64 Costa Rica
 | *Alouatta palliata* 23 Costa Rica

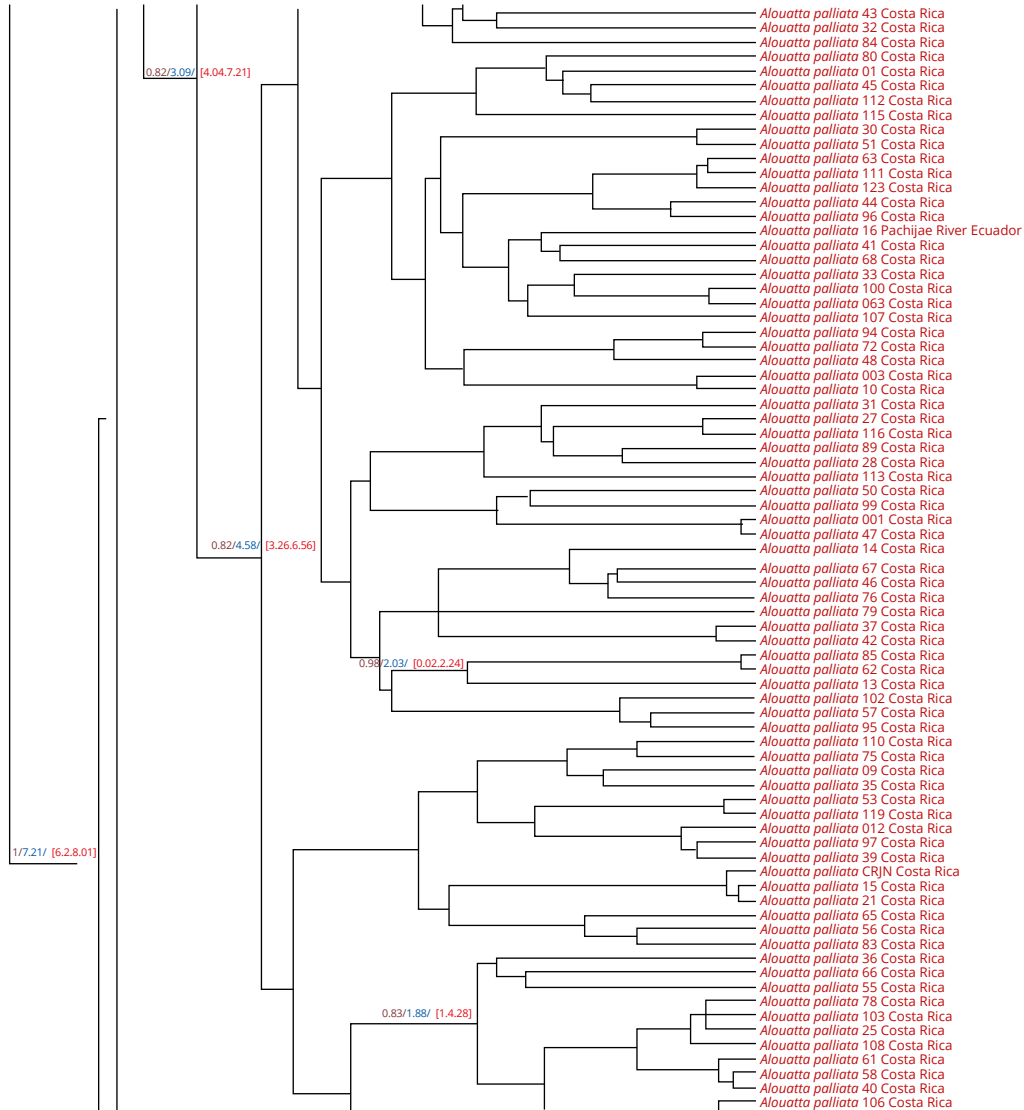
Capítulo 7. Interferencia filogenética al interior del género *Alouatta* con secuencias de ADN mitocondrial

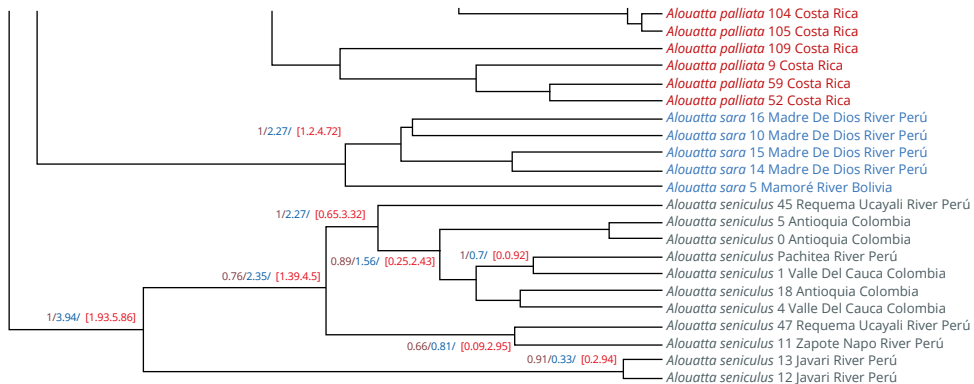


Anexo 7.3. Árbol bayesiano para diferentes especies de *Alouatta*



Capítulo 7. Interferencia filogenética al interior del género *Aloouatta* con secuencias de ADN mitocondrial





2.0