

p u b l i c a c i o n e s

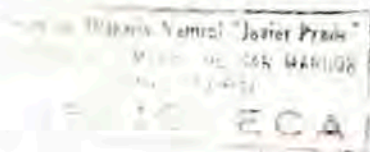
del

MUSEO DE HISTORIA NATURAL "JAVIER PRADO"

Serie A
Zoología

Lima, Diciembre de 1980

No. 28



CENSO DE PRIMATES EN SELVA HUMEDA TROPICAL

por

CHARLES JANSON

y

JOHN TERBORG

Pub. Mus. His. Natur. Javier Prado, Serie A Zoología No. 28 Diciembre 1980

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

DIRECCION UNIVERSITARIA DE BIBLIOTECA Y PUBLICACIONES

Apartado 454

Lima - Perú

LEYENDA DE LAS FIGURAS

Fig. 1a. Distribución de distancias, partiendo de los centros de tropillas detectadas de *Cebus apella* al punto más cercano del sendero censual.

Fig. 1b. Distribución de distancias, partiendo del primer individuo avistado en tropillas detectadas de *Callicebus moloch* al punto más cercano del sendero censual.

Fig. 2a. Distribución de distancias, partiendo del primer individuo avistado en tropillas detectadas de *Cebus apella* al observador.

Fig. 2b. Distribución de distancias, partiendo del primer individuo avistado en tropillas detectadas de *Callicebus moloch* al observador.

Fig. 3. Incremento de área censada en función de la distancia x partir del observador. El observador está a 0 m a lo largo del sendero. Se verá fácilmente que el área incluida dentro de anillos sucesivos, aumenta regularmente con la distancia. Desde que los métodos censales mediante sección transversal, suponen densidad constante de animales por sobre toda el área, las probabilidades de encuentro son mayores en los anillos más grandes y alejados.

Fig. 4. Cuenta de tropilla promedio de *Saimiri sciureus*, como función de la registrada distancia de detección observador-0 nimal. Los grupos mayores, fueron detectados a distancias más considerables que los menores.

Fig. 5. Frecuencia de encuentros con tropillas de *Saimiri sciureus* en los 22 días de caminatas censales.

Mapa 1. Mapa del área de estudio, mostrando el área de trochas (1974) y la división general del hábital, especificada mediante líneas sombreadas. Las categorías empleadas y las especies vegetales típicas son:

- I - Sedimento fluvial reciente (caña brava, *Cecropia*).
- II - Inundado estacionalmente (*Ficus insipida*, *Calycophyllum*, Inga).
- III - Fontano (*Ficus trigona*, *Heliconia*).
- IV - Encorchado estacionalmente (*Calycophyllum*, *Brosimum rubescens*, bejuco).
- V - Suelo elevado (*Ficus estrangulador*, *Brosimum alicastrum*, *Celba pentandra*, *Dipteryx micrantha*).

Mapa 2. Ilustración sobre el empleo de avistamientos simultáneos en tropillas de *Callicebus moloch*, para inferir la extensión del dominio vital y densidad de tropilla. Todos los pares de observaciones "simultáneas" están conectadas mediante líneas rectas. Los conjuntos de puntos no-conexos, están separados entre sí mediante límites hipotéticos de dominio vital y se señalan mediante líneas discontinuas.

CENSO DE PRIMATES EN SELVA HUMEDA TROPICAL

Referido a la comunidad de Primates existente en la Estación Biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu del Perú*

CHARLES JANSON y JOHN TERBORG

Department of Biology
Princeton University
Princeton, New Jersey 08540, U.S.A.

RESUMEN

Se describen y aplican cuatro métodos de censo para evaluar densidades poblacionales de ocho especies de monos neotropicales, en el Parque Nacional Manu. Dos de los métodos, utilizan las posiciones de encuentro con tropillas o sus movimientos graficados en mapa, para determinar la magnitud de dominio vital (home range). Los otros dos, dependen de estimar la ringla o racha de detección cubierta en transectos determinados por caminatas. En las Tablas 2 y 3, se especifican las densidades calculadas mediante estos métodos: primero *grosso modo* y luego con el ajuste para fuentes de sesgo. Muchos factores potencialmente sesgantes, se originan por violación de las hipótesis fundamentales de las diferentes técnicas de censo: distribución no aleatoria, movimiento del animal, dispersión de grupo, magnitud de grupo y variación de comportamiento. Se discuten estos efectos, estimándose sus magnitudes. Otras causas de error, son los sesgos inherentes a los estimadores utilizados (en los métodos de transecto) y el conocimiento

* Traducción del manuscrito en inglés por Hernando de Macedo y revisada por Odon Guadamur, profesor del Departamento Académico de Matemáticas de la U.N.M.S.M.

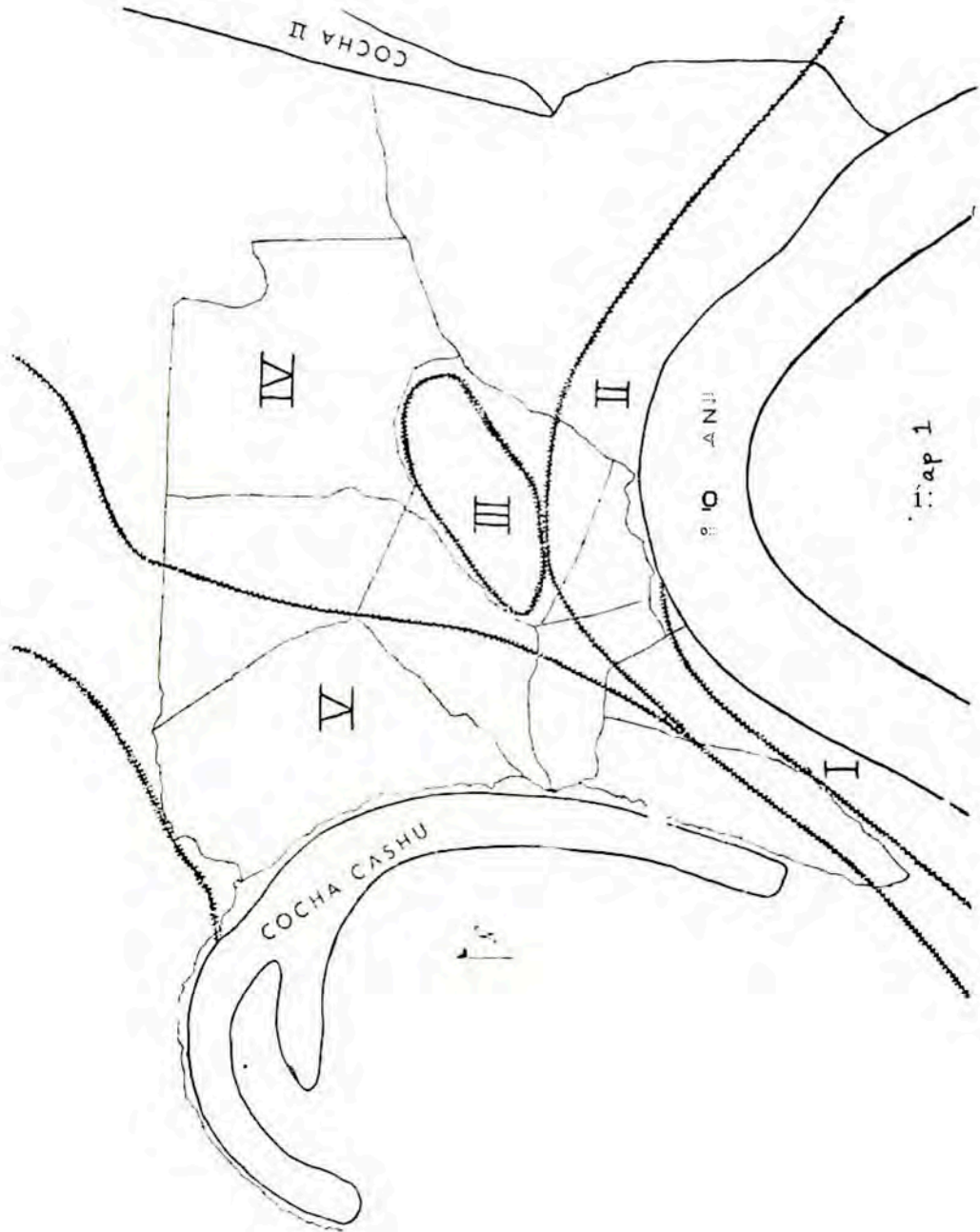
incompleto del comportamiento de dispersión (en los métodos de grafiado con mapa). Se discute la aplicación de la estadística a los estimados de densidad derivados mediante el uso de métodos de transecto y se da un estimado no refinado de la muestra mínima necesaria. Se examinan ventajas y puntos débiles de los métodos censales en relación con los objetivos deseados y con el tiempo y personal disponibles por el investigador.

SUMMARY

Four census methods applicable to rainforest primates are described and used to evaluate the densities of eight Neotropical monkeys in the Manu National Park, Peru. Two of the methods use the positions of troop encounters or movements plotted on maps to determine home range size. The other two depend on estimating the swath of detection covered while walking transects. The densities calculated by these methods are given first in raw form, then with adjustment for sources of bias, in Tables 2 and 3. Many potential biasing factors are caused by violation of the underlying assumptions of the different census techniques: non-random distribution, animal movement, group dispersion, group size, variation of behavior. These effects are discussed and their magnitudes estimated. Other causes of error are inherent biases in the estimators used (in transect methods) and incomplete knowledge of ranging behavior (in map-plotted methods). The application of statistics to density estimates derived by transect methods is discussed and a crude estimation of minimum necessary sample size is given. The advantages and weaknesses of the census methods are discussed in relation to desired objectives and time/manpower available to the researcher.

INTRODUCCION

No pocos estudios ecológicos y de manejo de vida silvestre exigen como primer paso, la obtención de un censo exacto de la población que interesa. En raras ocasiones, tal censo puede realizarse mediante recuento directo, como en el caso de una manada de vicuñas o de una colonia de lobos marinos pero -y mucho más corrientemente- es necesario aplicar métodos indirectos en los cuales, se utiliza alguno o los conocidos procedimientos de muestreo. En selva tropical, los métodos indirectos son virtualmente los únicos susceptibles de aplicarse en estudio de poblaciones animales, pues la vegetación tupida oculta eficazmente a la mayoría de individuos que se desea censar.



Se han emprendido pocos intentos para censar animales en selvas tropicales y debemos decir que éstos han empleado métodos sencillos o *ad hoc*, de incierta confiabilidad (Eisenberg y Thorington 1973; Mittermeier 1973; PAHO report 1974, etc.). Aunque en la literatura sobre biometría ya encontramos descritos métodos mejores (p.e. Colwell 1971; Anderson y Posphala 1970; King 1929, *in* Leopold 1933), los biólogos de campo los han pasado por alto en gran medida. Algunos de estos métodos pueden aplicarse de inmediato en el ambiente de selva tropical siempre y cuando se esté bien advertido de las posibles fuentes de error y de las correcciones que necesariamente deben efectuarse, para asegurar la máxima exactitud bajo las más diversas circunstancias. En la siguiente exposición, presentamos cuatro métodos que consideramos apropiados para censar animales en selva tropical y luego, a manera de ilustración, los aplicaremos para estimar las densidades de población correspondientes a 8 especies de primates de la localidad Cashu Cocha, sita en el Parque Nacional Manu (Mapa 1).

MÉTODOS DE CENSO

Al escoger el mejor método para censar una población en particular, deben tenerse en cuenta muchos factores: visibilidad del animal, características de su medio ambiente (habitat), su dispersión dentro del habitat, nivel de exactitud requerido, así como el tiempo, personal y recursos financieros disponibles por el investigador. El medio ambiente configurado por la selva tropical, plantea problemas *sui generis*: no es posible en general, definir los límites de la población que interesa y de otro lado, la visibilidad está seriamente restringida; además no podemos esperar que en un día cualquiera, encontremos todos los individuos que de determinada especie, explotan un área definida. Si bien estas circunstancias restringen indudablemente la gama de técnicas factibles de emplearse exitosamente, nos queda todavía una amplia selección de métodos aplicables en potencia. Los cuatro que luego describiremos, de ningún modo constituyen una relación completa y se escogieron solo por el hecho de rendir precisión adecuada a costo mínimo y (los dos primeros) por dar resultados susceptibles de evaluarse estadísticamente, hasta cierto punto. Otros métodos, como los que involucran técnicas de captura -marcación- liberación y recaptura, muy utilizados por biólogos especializados en estudios de vida silvestre, requieren de inversiones mayores en equipo, tiempo y personal, con escasa ganancia compensatoria en la exactitud. Por eso, los juzgamos menos adecuados para encarar las condiciones prevalentes en la selva húmeda peruana.

Los métodos indirectos para estimar densidades de población, son de dos clases: 1) aquellos en que el área que contiene la población, se estima durante la realización de censo y conocidos como métodos sin parcelamiento (plotless methods) y 2) aquellos en que el censo se conduce dentro de un área previamente definida.

MÉTODOS SIN PARCELAMIENTO

Todos los métodos sin parcelamiento, descansan sobre un procedimiento por el cual, se cuenta directamente el número de animales encontrados, estimándose luego, el área en que fueron hallados. Para obtener los mejores resultados, el observador deberá efectuar el censo a lo largo de un camino, directo o casi rectilíneo, de longitud conocida. Cuanto más largo el sendero, tanto mayor será el número de encuentros y la confiabilidad del censo. Para proveer una muestra de magnitud suficiente como para permitir el análisis estadístico, el procedimiento debe repetirse cierto número de veces. (Más tarde, nos dedicaremos a la cuestión de cuantas repeticiones son necesarias, para asegurar la confianza en los resultados).

El procedimiento es básicamente sencillo. El observador camina a lo largo de un sendero medido de antemano, alerta a todas las señales y sonidos de movimiento; al cabo de unos pasos, se detiene, para escuchar ruidos animales en la distancia.

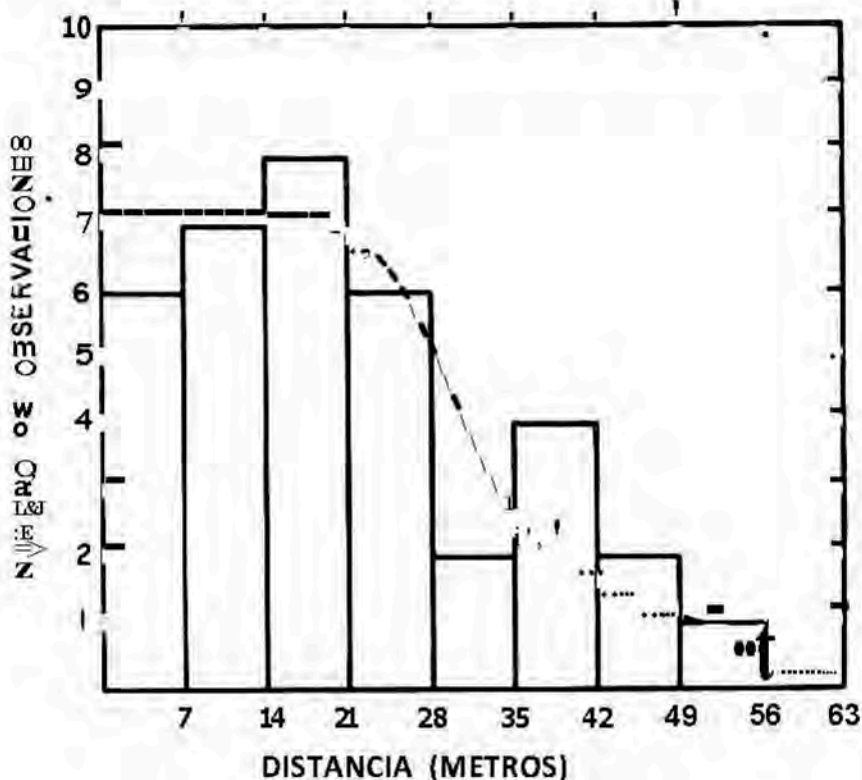
Según nuestra experiencia, un observador que trate de ser lo más cuidadoso que le sea posible, caminará a la tasa de 1 a 15 km por hora. Cada vez que detecte un animal o grupo de animales, el observador deberá anotar por lo menos, lo siguiente: 1) especie, 2) número de individuos presentes, 3) modo de detección (si se realizó por visualización, vocalización o sonido producido por el animal al moverse dentro de la vegetación, etc.), 4) su posición sobre el sendero y 5) posición del animal allí donde se detectó por primera vez. Después de intentar la Verificación del número de animales presentes, el observador debe entonces, efectuar dos medidas: 1) magnitud de la distancia existente desde la posición en el sendero (cuando primero detectó al animal o animales) hasta la posición del animal (es) en ese instante y 2) la distancia más corta (perpendicular) desde la posición del animal (es), hasta el sendero. Estas dos medidas, junto con la longitud conocida del curso, servirán para definir el área del censo mediante dos métodos analíticos ligeramente diferentes. Estos se denominarán, respectivamente, método de observador animal y método de sendero animal. Información adicional, tal como hora del día, altura a que está el animal (es) en la selva o grado de dispersión del grupo, puede ser útil para interpretar los resultados.

El elemento clave en ambos métodos, es la acumulación de una muestra estadísticamente adecuada de las distancias de detección. Debe comprenderse que las distancias de detección, son influenciadas por una serie de factores que incluyen entre otros, al monto de ruido de fondo en la selva, al nivel de actividad de los animales, o si están o no vocalizando, al grado de dispersión (en el caso de grupos) y a la vez el observador. Algunas de estas fuentes potenciales de error se discutirán más tarde pero por el momento, se supondrá que estos factores son invariables; esto es, que las distancias registradas, dependen únicamente del comportamiento medio de la población bajo censo.

Método sendero-animales Propuesto inicialmente por Kelker (1945) y modificado por una serie de autores (Leopold *et al.* 1951; Eberhardt 1968; Gates *tal.* 1968; Hirst 1969; Anderson y Pospkala 1970; Emlen 1971; Frye *in* Overton 1971), es el más directo de ambos métodos sin parcelamiento. En nuestra versión, basada principalmente en Emlen (1971) y Eberhardt (1968), las distancias medidas de sendero a animal, se emplean para definir una magnitud que llamamos "distancia de detección 100%". La definición de distancia de detección 100%, emana de una reflexión acerca de la distribución de distancias medidas del animal al sendero. En la mayoría de casos, las distancias de sendero a animal, tendrán una distribución semejante a la mostrada en la figura 1a. (Nótese que las medidas individuales, están agrupadas en clases convenientes de distancias, p.e. 0-7, 7-14, etc.). La distribución ostenta una "meseta" que comprende a las clases de distancia más cortas, lo cual sugiere que la eficiencia del observador fué máxima dentro de esta gama; punto importante que debatiremos más todavía, para excluir cualquier ambigüedad posible. En la situación representada por la figura 1a, se efectuaron pocas detecciones más allá de 28 m. y ninguna, más allá de 56 m, sugiriendo que las señales producidas por *Cebus apella*, son demasiado débiles como para ser percibidas más allá de la última distancia. Por contraste, no se produjo incremento en la frecuencia de detecciones a distancias menores de 21 m. Suponiendo que en la selva, los animales están distribuidos al azar con respecto al sendero, ello implicaría que el observador detectó a todos los animales que estuvieron dentro de 21 m. del sendero. (Esta suposición se calificará en la discusión subsiguiente sobre fuentes de error). A distancias comprendidas entre 56 y 21 metros, la probabilidad de detección se incrementa desde 0 hasta 100%. Ahora bien, la distancia de detección 100%, se define como sigue:

$$(1) \quad \frac{\text{I de todas las observaciones}}{\text{I de observaciones en la meseta}} \times \text{distancia de la meseta}$$

Fig. 1a.



Enunciada en términos cualitativos, la distancia de detección 100% es la distancia dentro de la cual se hubiera efectuado el número dado de observaciones, siempre y cuando la eficiencia del observador hubiera sido de 100% a esa distancia y de 0% más allá. Así, dos veces la distancia de detección 100%, es la ringla o hilera efectiva cubierta por el censador, ya que los animales son detectados hacia ambos lados del sendero. De este modo, el área del censo es: $2 \times$ distancia de detección 100% \times longitud del sendero (en metros); y la densidad estimada de la población en individuos por km^2 es como sigue:

$$(2) \frac{\text{número de animales observados}}{\text{área del censo}} \times 10^6 \text{ m}^2/\text{km}^2$$

En algunos casos, se encontrará que los datos no conforman una meseta (Fig. 1b). Hay tres explicaciones posibles para esto. Una de ellas, es que la eficiencia de detección no alcanza al 100% aún en el intervalo de distancia más cercano. Tal resultado, puede anticiparse en el caso de especies particularmente tranquilas o crípticas. En estos

casos, el método de sendero - animal no es válido y en lugar de él, deberá usarse el de observador - animal. Otra posibilidad, es que la magnitud de la muestra sea demasiado pequeña; es decir, que el error de muestreo fué tan grande, que oscureció los límites de la meseta. Aquí, el remedio evidente es aumentar el número de observaciones. Por último, es posible que se estén empleando intervalos de distancia que son excesivamente amplios. Si ello es así, debería aparecer una meseta al dividirse por la mitad, los intervalos de distancia; naturalmente siempre y cuando, el tamaño de la muestra sea adecuado.

Método Observador - Animal. Aunque este procedimiento, inicialmente establecido por King (1929, in Leopold 1933), descansa igualmente en estimar una distancia de detección 100%, su justificación básica es más compleja y contiene ambigüedades que se evitan al trabajar con el método sendero a animal. El hecho de haberse propuesto gran número de modelos muy característicos (Webb 1942; Gates 1966; Hayne 1949; Brewer 1972) y la mayoría de ellos no fiables empíricamente (Robinette *et al.* 1974), ilustra la confusión reinante dentro de esta técnica. Así, podría presumirse que semejante técnica es menos útil, lo

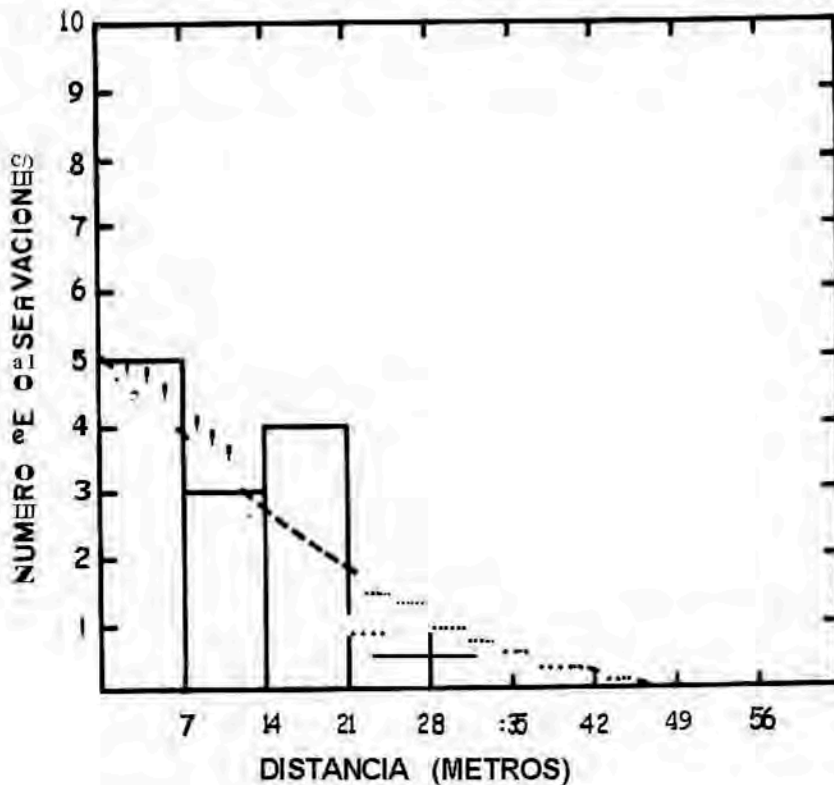


Fig. 1b.

cual sería evidente de no ser por el hecho de que puede permitirle a uno detectar y compensar en parte los animales perdidos, en casos en que el primer método, deje de exhibir una meseta. En regla general, el método sendero - animal, ofrece la mejor alternativa disponible. Además, el método de King converge más rápidamente hacia una respuesta fiable, que ningún otro de los censos sin parcelamiento (véase Discusión). Como establecido anteriormente, el análisis principia con una consideración sobre la distribución de distancias de detección que se midieron. Una distribución típica, se muestra en la fig. 2a. Hay pocas distancias de detección cortas, pues los animales -*Cebus apella*- viajan en grupos que uno siempre advierte por lo menos a 5 metros más allá. Con muestras lo suficientemente grandes, las distancias de detección máximas, deberían ser las mismas que en el método sendero a animal.

Examinando la situación con más cuidado, notemos que la distribución de las distancias observador a animal, contiene un sesgo potencial. La explicación de esto, se ilustra en la Fig. 3: se ve que el área situada dentro de anillos de amplitud constante, se expande con la distancia creciente a partir del observador. Por consiguiente, en el método observador - animal, la probabilidad de presencia de un animal; es una función en incremento de la distancia a partir del observador; mientras tanto, en el método sendero - animal, esa probabilidad de presencia es independiente de la distancia presente a partir del sendero. Para eliminar el sesgo aparente, el método Hayne (1949), divide cada observación, por la distancia a partir del observador. Si se agrupan las observaciones por clases de distancia, el número de observaciones en cada clase, debería dividirse por los valores de punto-medio de los intervalos de clase. Entonces, el nuevo juego de valores, es la distribución corregida, de las distancias observador a animal. *

* Un incremento lineal del número de animales presentes por sobre cualquier distancia a partir del observador, se mantiene sólo en el caso de que animales y observador, permanezcan estacionarios. Para un observador en movimiento, la suposición de incremento lineal es aproximadamente verdadera, si los animales emiten señales de continuo, como frecuentemente es evidente en mono. No obstante, si los animales son detectables solo de modo intermitente, como en el caso de un ave que cantara a intervalos de tiempo, la probabilidad de detección, depende más del tiempo que de la distancia por se. El análisis de este problema es más complejo y no se tratará aquí. El caso en que los animales estén emitiendo señales de continuo y en que ambos, animales y observador, estén en movimiento, se examinará más tarde. Para animales crípticos que saltan alejándose cuando asustados -tales como agutís y sajinos- el método es válido, porque la probabilidad de detección (es decir, de asustar a los animales de manera que huyan) es muy probablemente, función de la distancia, antes que del tiempo.

Las fórmulas apropiadas para los métodos de King y P_{cyn} e, se dan en las ecuaciones 3 y 4 respectivamente:

$$(3) D = \frac{KN}{2L \cdot d}$$

$$(4) D = \frac{K}{2L} \cdot \frac{N}{\sum_{i=1}^{n_1} d_i}$$

donde: D = densidad
 N = número total de animales bajo censo
 L = longitud de sendero censado
 K = conversión al área base deseada, p.e. 10⁶ m²/km²
 d = media aritmética de las distancias de detección
 n₁ = número de observaciones a la distancia de detección d_i o en el intervalo de distancia i-ésimo.
 d_i = la i-ésima distancia de detección o el punto medio del intervalo de la distancia i-ésima.
 intervalo de la distancia i-ésima.

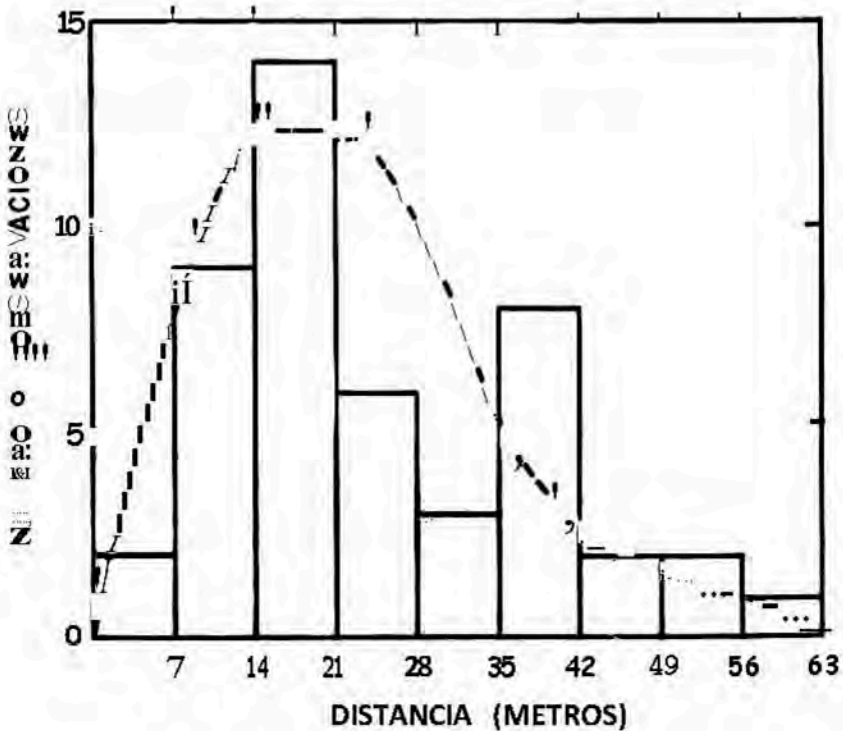
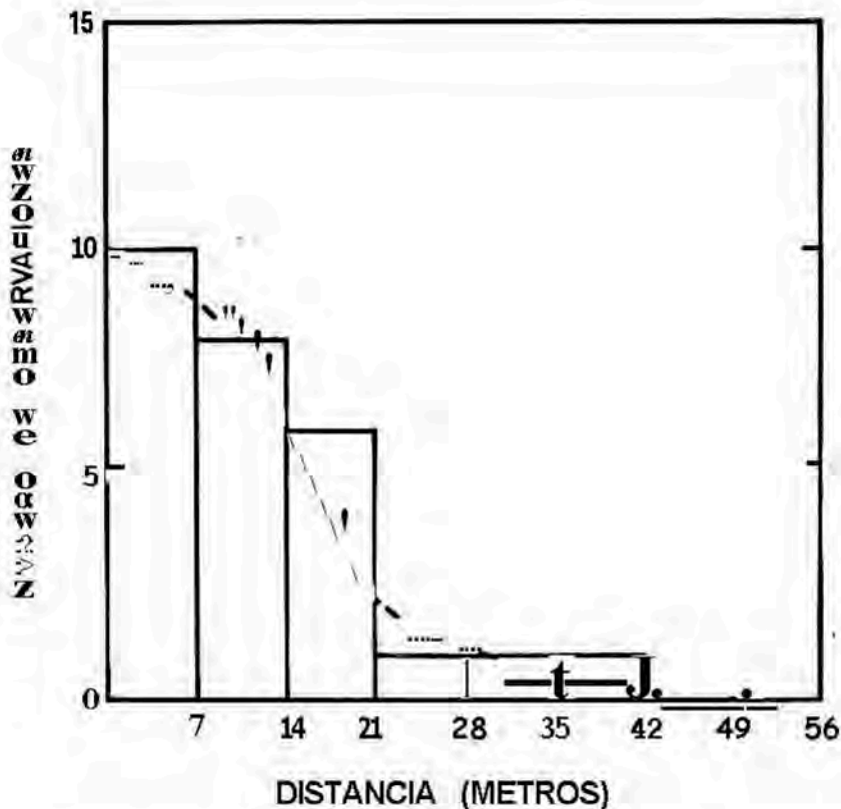


Fig. 2a

Fig. 26.



Las comprobaciones de campo (Robinette *et al.* 1974), han demostrado que ninguno de estos métodos dá resultados tan confiables, como la técnica de censo sendero-animal. Particularmente, la fórmula Hayne parece dar sobreestimados generosos de densidad, mientras el método King subestima, aunque hay que manifestar que la magnitud del error inherente al último método, es pequeña. La principal dificultad teórica con los métodos de distancia de observador a animal, reside en una comprensión incompleta de la compleja acción mutua entre los cambios reales de distancia [a medida que el observador se aproxima a un animal] y la detectabilidad específica de distancia del animal. Pese a haberse realizado algunos esfuerzos iniciales para modelar este proceso (Gates 1969), los resultados ofrecidos no permiten una comprensión más clara. Sin embargo, los métodos de observador a distancia del animal, pueden ser útiles como alternativa para las técnicas sendero-animal y, específicamente, para especies muy crípticas o raras.

Tomemos el caso específico ya citado, en que la distribución de las distancias sendero a animal, deja de exhibir una meseta. Las razones

que explican esta configuración, pueden ser las siguientes: 1) muestreo insuficiente, 2) intervalos de clase demasiado grandes o 3) tal cripticidad o comportamiento no homogéneo de la especie en cuestión que sea pasada por alto ocasionalmente, aún cuando el observador pase muy cerca de ella. En la última de estas situaciones, el método sendero-animal no es válido y por el contrario, pueden aprovecharse con ventaja, las propiedades definidas, del método observador-animal.

En la distribución de distancias del observador al animal hay normalmente, una distancia en que la frecuencia de detecciones de una manada es máxima (comparar con Fig. 2a). Las ocasiones en que se detectan por primera vez los animales a distancias mayores o menores, reflejan variaciones en el comportamiento del observador (viveza excepcional contra desatención) o en el comportamiento de la especie bajo censo (recorriendo o clamando ruidosamente contra descansando). La variación de los niveles alcanzados por los ruidos de fondo, pueden también influenciar a las distancias de detección. Así, algunos animales son advertidos invariablemente, a distancias mayores o menores que la distancia modal. Si la clase modal cae cerca del origen, es probable que alguna porción de los animales que estuvieron cerca del sendero, no fuera advertida por el observador (Fig. 2b) y especialmente, si también la distancia máxima es relativamente corta. (Esta situación es muy susceptible de originarse al censar animales arborícolas, pues la dimensión vertical de su habitat, puede sumarse apreciablemente a su distancia real desde el observador). Desafortunadamente, no hay manera de medir con exactitud el porcentaje real de los animales omitidos. Tratándose de animales bulliciosos, puede obtenerse una idea relativa, ordenando las especies de acuerdo con la razón de número de tropillas detectadas cerca del sendero, al número total hallado cerca del mismo, luego de que el observador caminó sobrepasándolas. Si la proporción es de cero, las posibilidades indicarían que no se omitió ningún animal y, a medida que la proporción se aproxime a la unidad, el número de animales omitidos podría ser bastante alto -quizá el 50%- aumentando ello, a medida que la proporción aumente más.

CENSO DENTRO DE UN AREA DEFINIDA PREVIAMENTE

Bajo ciertas circunstancias, resulta práctico llevar a cabo los censos, dentro de un área definida previamente. Este procedimiento se logra con mucho éxito, cuando el área tiene límites naturales, tal como en el caso de una isla, península o mancha de selva vestigial. Las tentativas para definir parcelas de censo dentro de grandes espacios de habitat uniforme, son susceptibles de conducir a resultados inaceptables, ya que los animales presentes no respetan los límites arbitrarios de la parcela.

No obstante y cuando se presentan circunstancias favorables, puede emplearse cualquiera de ambos procedimientos. Sin embargo, hay un requisito que debe cumplirse para que cualquier procedimiento sea válido, a saber, que especie en cuestión permanezca predominantemente, dentro de un dominio vital (*home range*) definido. Para algunas categorías generales de la especie, p.e. parejas de aves nidificantes y tropillas de muchas clases de monos, pueden suponerse con seguridad, dominios vitales fijos. Pero si se desconoce la condición de comportamiento de una especie o caso de duda, no deben emplearse los siguientes métodos de censo.

Confección de mapas de territorios o dominios vitales. - Esta aproximación es en potencia la más exacta, pero su atractivo como método aplicable en general, disminuye por la gran inversión de tiempo que requiere. En primer lugar, se debe reconocer el terreno y levantar el mapa del área a censar. Si no se puede pasar fácilmente a través del habitat, debe prepararse una red de senderos para facilitar el acceso dentro del área. Luego, deben seguirse por grandes extensiones o volverse a localizar repetidamente, las parejas o grupos individuales de animales a censar, con el objeto de establecer los límites exteriores de sus dominios vitales. Para alcanzar la mayor precisión en cualquier censo con mapa, debe establecerse la identidad de las diferentes parejas o grupos (la composición por edad y sexo o individuos claramente mar-

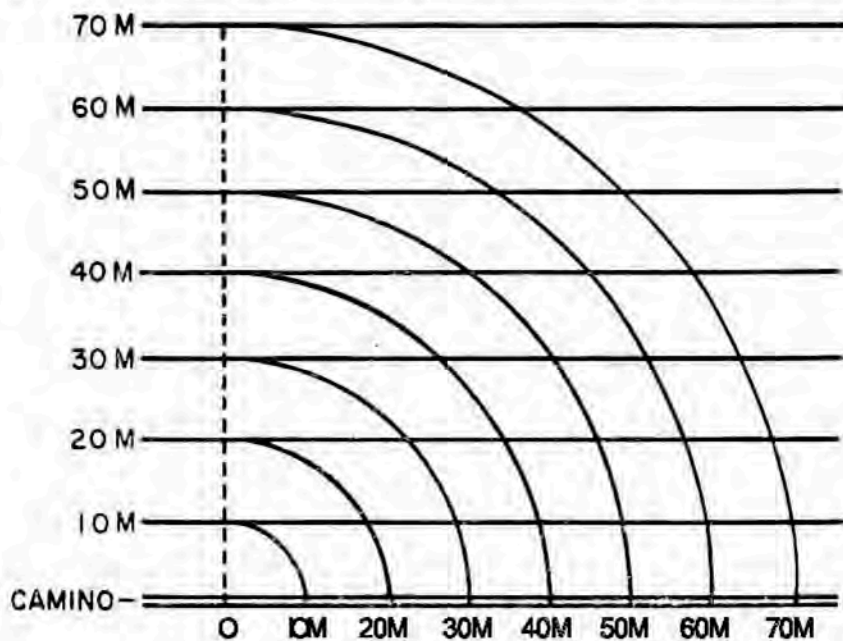


Fig. 3.

cadras, son útiles en tropillas de primates). Si el animal en estudio no es estrictamente territorial, debe medirse la extensión de áreas de superposición, entre dominios vitales adyacentes. Las áreas usadas por más de un individuo (o tropilla) deben prorratearse entre cada usuario y proporcionalmente a la intensidad de su uso, para representar exactamente, el área vital total de cada grupo. Por ejemplo, si un área pequeña es parte del área total del dominio vital correspondiente a dos grupos diferentes, una mitad de aquella área, es prorrateada entre cada grupo. Si coincidieran tres tropillas, entonces, cada una recibe un tercio del área y así sucesivamente. Nótese que este cálculo, es independiente de la *intensidad* de utilización de esa área por las diversas tropillas, si se conoce el dominio vital total de todas las tropillas y si la distribución de dominio vital estudiada, es representativa de la población como un todo. Puede obtenerse un estimado grosero de la superposición, aún en el caso de conocerse detalladamente un solo dominio vital, usando como índice del porcentaje de dominio vital compartido, a los límites de incursiones realizadas por todas las tropillas vecinas conocidas y luego, estimando el número promedio de tropillas que podrían hallarse en las áreas de superposición. Por ejemplo, en el área de estudio Cocha Cashu, los dominios vitales de *Cebus apella*, se superponen extensamente; casi ningún área es usada de modo exclusivo por una sola tropilla, pero pocas áreas son usadas por más de dos de ellas. La densidad de tropilla promedio, por sobre toda la extensión de la manada principal en estudio, es aproximadamente de dos, de manera que solo una mitad del dominio vital total registrado, es atribuido a un grupo. Naturalmente, es especies estrictamente territoriales, la densidad de tropilla promedio en un dominio vital es esencialmente de uno, no siendo necesaria ninguna corrección.

Cuando se ha levantado el mapa de los dominios vitales de todos los individuos o grupos existentes dentro del área definida y cuando se está seguro de no haber animales adicionales en ninguna de las zonas no ocupadas, el censo es completo. Naturalmente, deben tomarse cuidadosamente en cuenta, los dominios vitales parciales seccionados por los límites del área, así como la superposición de dominio vital y ello especialmente, cuando el área bajo censo es pequeña en relación con los dominios vitales de los animales que se están censando. Mediante este procedimiento, se cuenta cada individuo y por consiguiente, la exactitud es casi perfecta. Sin embargo, los reconocimientos de poblaciones silvestres, exigen rara vez una precisión tan elevada. Por lo general, será adecuada una aproximación algo menos refinada y de menor intensidad de trabajo.

La situación particular en que ha probado ser muy valioso el presente método, es al censar aves nidificantes y territoriales. En general,

los requerimientos espaciales de las aves, son mucho menores que los de mamíferos mayores y las densidades de población son frecuentemente elevadas, de modo que es necesario hacer un mapa de solo áreas pequeñas (p.e. 2-10 Ha) (Por contraste, el censo igualmente adecuado de una población de primates, tendría que llevarse a cabo dentro de un área de 100 a 300 Ha).

Más aún, las aves territoriales, revelan gratamente su presencia con cantos, simplificando enormemente la tarea de localizar los individuos. Este método, se utiliza ampliamente en la zona templada, donde las estaciones de reproducción son altamente sincrónicas y su aplicación puede ser posible en los habitats tropicales estacionales; pero falla en habitats tropicales no estacionales, por el hecho de no poderse contar con que todos los machos presentes en una población, estén en situación de cantar en determinado día.

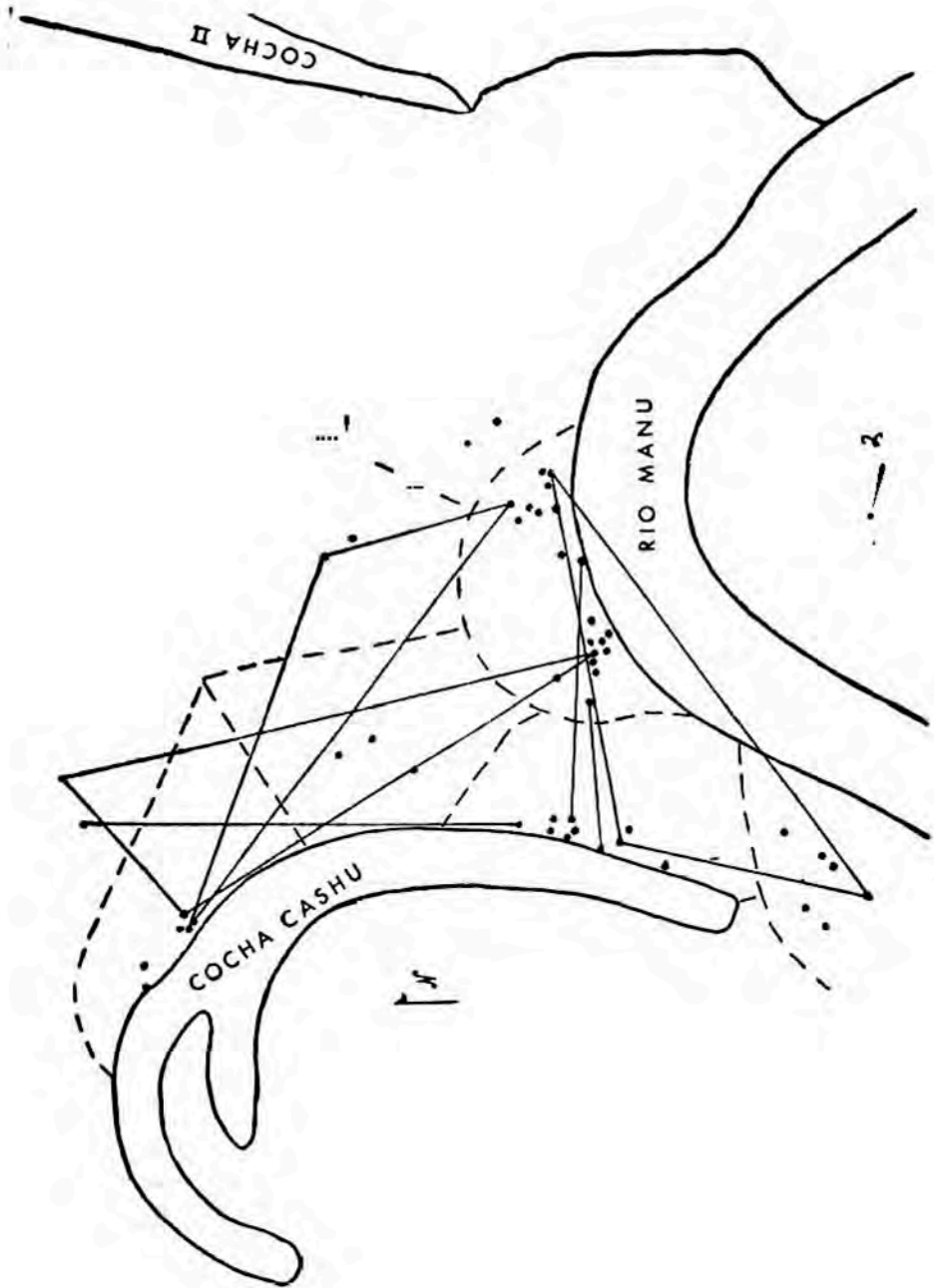
Avisamientos sincrónicos. Al igual que el precedente, este método requiere considerable inversión de tiempo y trabajo. Debe levantarse el plano del área definida y proveerse buen acceso, densa malla de senderos o gracias o transectos guiados con brújula, a través del área cubierta. Es imperativo que los espaciados de la malla de senderos o del reticulado de los cortes, sean menores que las dimensiones del dominio vital de la especie en estudio. En este procedimiento, dos o más observadores examinan simultáneamente, sectores diferentes del área. En cada encuentro, el observador anota el número de animales presentes, la identidad del grupo o del individuo (s) cuando posible, su localización dentro del área y la hora. Uno procede basado en la sólida hipótesis de que los animales o grupos individuales encontrados por dos observadores distantes y aproximadamente a mismo tiempo, son diferentes. Al objeto de establecer criterios apropiados a los intervalos de tiempo permisibles, ayuda el conocer algo sobre la tasa de movimiento de la especie en cuestión. Por ejemplo, los monos aulladores se mueven raramente a más de 200-300 metros en una hora, mientras los monos araña o las tropillas de monos ardilla, recorren ordinariamente, un kilómetro o más durante el mismo tiempo. Así, dos encuentros con monos aulladores que tuvieran lugar dentro de una hora y a una distancia de 300 metros uno de otro, podría considerarse con seguridad, como que representan dos tropillas. De otro lado, de haber sido los encuentros con monos ardilla, es de esperar que se hubieran producido dentro de 20 minutos, para estar seguros de que representaron a dos grupos diferentes. Naturalmente, ayuda mucho el que los individuos o grupos posean características distintivas, ya que esto capacita para juzgar decisivamente si los encuentros dobles y ampliamente separados en el tiempo, involucraron o no animales diferentes.

Una vez representado en el mapa un número suficiente de avistamientos simultáneos, vienen a ser muy claros los centros de actividad de animales diferentes. Una ocupación útil, es entonces conectar con líneas, los puntos que representan encuentros simultáneos (Mapa 2). Si la especie muestra comportamiento territorial o posee un dominio vital, los conglomerados de puntos poco espaciados entre sí, representarían encuentros repetidos con el mismo individuo (5), mientras que conglomerados adyacentes con muchas líneas de conexión, representan a individuos diferentes. La delimitación aproximada y con confianza, de los linderos de dominio vital, requiere de algún conocimiento sobre los modelos o tipos de movimiento propios de la especie (por ejemplo, la distancia recorrida por día). Una muestra adecuada de visualizaciones simultáneas, puede acumularse con esfuerzo considerablemente menor que el necesario para trazar mapas de territorios como en el método precedente, siempre y cuando la especie en cuestión sea común o sea fácilmente detectada a distancia. De este modo, el presente método es muy satisfactorio para enumerar tropillas de primates que son notorias y frecuentemente encontradas, pero sería inútil para censar especies solitarias y crípticas tales como el agutí, pues las visualizaciones simultáneas serían rarísimas. La densidad de población, se obtiene sumando todos los individuos que se sabe residen enteramente dentro del área, añadiendo valores fraccionarios para todos los individuos que residen solo parcialmente dentro del área y dividiendo por la magnitud del área expresada en Km² o en cualesquier otras unidades convenientes.

La ventaja principal del método de visualización simultánea, radica en que se establece la identidad de cada individuo o grupo de animales, sin necesidad de seguirlo por sobre largos períodos de tiempo. Sus limitaciones son las siguientes (1) se requiere de un sistema de senderos más extenso que para los métodos sin parcelamiento, 2) es aplicable solo para especies comunes o notorias y 3) no determina los territorios de individuos que viven cerca de los límites del área prescrita. Este último problema es particularmente grave si el área definida para el censo, no contiene por lo menos varias veces, al dominio vital promedio de la especie en estudio. Cuando no se cumple con esta condición, la precisión del método con mapa, puede caer por debajo de la de los métodos sin parcelamiento más fáciles.

En suma, los métodos de censo que dependen de contar los individuos de una especie dentro de áreas predeterminadas, tienen utilidad mucho menos general, que los métodos sin parcelamiento. Sin embargo, y bajo circunstancias favorables, pueden alcanzar precisión superior y están libres, en gran medida de los errores de muestreo que son corolario necesario de las técnicas sin parcelamiento.

Al proyectar un censo, el investigador debe hacer un balance de



las ventajas y limitaciones de los métodos disponibles, frente a las características de la especie que interesa, a la precisión deseada, al monto de tiempo y trabajo de que dispone y a la fisonomía del terreno y habitat (véase Discusión). En cualquier caso particular, hacer la mejor elección del método, es algo que requiere no solo de una comprensión teórica de la estadística pertinente, sino de un criterio sólido que únicamente puede adquirirse, a base de larga experiencia con *salmones* en el campo.

MÉTODOS

Se emprendió el censo, en el área cubierta por la red de senderos ilustrada en el Mapa 1. Con el objeto de obtener datos suficientes como para poder evaluar los diversos métodos anteriormente descritos, efectuamos 22 censos repetidos durante un mes, en Julio de 1974. Aparte de esto, un trabajo de campo posterior durante un año (1976-1977), proveyó datos como para levantar mapas de dominios vitales y también, para efectuar censos adicionales de transecto. En 1974, cada censo empleó de 3 a 4 observadores que caminaron por rutas no superpuestas de 2 a 3 km, para cubrir un total de 7.5 a 10 km de sendero por censo. El empleo de observadores múltiples, permitió la acumulación de datos para interpretar visualizaciones simultáneas. Se efectuaron 10 censos por la mañana (comenzando aproximadamente a las 8.30), 6 a medio día (empezando a las 11.30) y 6 en la tarde (princiando a las 14.30). Se hizo esta división, para comprobar los efectos de hora del día en las frecuencias de encuentro y las distancias de detección 100% correspondientes a las diferentes especies. Si la ruta lo permitía, también se invirtió periódicamente, la dirección del recorrido, para eliminar cualquier sesgo de hora del día sobre una sección particular del sendero. Se investigó una distancia total de 163.4 km en los 22 censos, dando como resultado 207 encuentros con tropillas de 9 especies.

En cada encuentro, anotamos lo siguiente: la especie, la hora, la localización en la red de senderos (los senderos llevan marcadores de reconocimiento, cada 100 metros), el cómo se detectó cada manada, el número de individuos en la tropilla, la elevación de los animales en la vegetación, la actividad predominante (alimentándose, reposando, recorriendo), la composición de la manada por edad y sexo (en cuanto posible) y, muy crucialmente, la distancia desde el observador hasta el primer animal detectado. Las mediciones y anotaciones se efectuaron por lo general en 10 minutos y así no interrumpieron mayormente la continuidad del censo. Debido al hecho de ser siempre difícil obtener recuentos exactos de tropillas grandes (especialmente cuando los animales están asustados) tendimos a subestimar constantemente el número

ro de individuos por tropilla en ciertas especies, por ejemplo en Saimiri y *Cebus albifrons*. Mirando retrospectivamente, hubiera sido mejor trabajar más arduamente para obtener recuentos completos en cada encuentro, que verse obligado a efectuar las correcciones subsiguientes.

Se empleó mayor esfuerzo de campo, para obtener la información necesaria que permitiera practicar los métodos de censo utilizando un área definida previamente. Si bien la mayoría de datos sobre visualizaciones simultáneas emanaron de nuestras diarias caminatas de censo, la información sobre velocidad de tropilla y tipos o modelos de movimiento, provino de seguir tropillas (de Saimiri, *Cebus apella*, *C. albifrons*, *Alouatta*, *Ateles*) por varias horas en una vez. El seguimiento de manadas por largos períodos, entre 1976 y 1977, permitió hacer un estimado del dominio vital total utilizado por nuestras principales tropillas bajo estudio (Saimiri, *Cebus apella*, *C. albifrons*, *Saguinus fuscicollis*, *S. imperator*) así como también, tener alguna idea sobre la superposición de dominio vital existente para cada especie.

RESULTADOS Y DISCUSION

La Comunidad de Primates en Cashu Cocha

Hay muy pocos lugares en el mundo, donde puedan encontrarse vi- viendo juntas tantas especies de primates, como en las extensiones de tierras bajas del Parque Nacional Manu. Un total de 13 especies, cuyo tamaño fluctúa desde los grandes *Alouatta* y *Ateles* hasta el diminuto *Cebuella*, se presentan en las vecindades de la Estación Biológica Cocha Cashu. En la Tabla I, se ofrecen algunas de las características de estas especies. Cada especie difiere de todas las demás, en los recursos que utiliza y/o en la manera de recolectarlos. Entre las diferencias típicas más evidentes, tenemos las siguientes: peso, dieta, ubicación vertical promedio en la selva, número de individuos por tropilla, modo principal de locomoción y utilización del habitat. Algunas son especialistas dietarios incluyéndose entre estas, *Alouatta* que devora grandes cantidades de hojas y *Cebuella*, que lame la savia manante de hileras de orificios que practica en los troncos de diversos árboles. Otras, tales como las dos especies de *Cebus*, son generalistas dietarios, devorando casi cualquier substancia comestible que puedan hallar: frutos, insectos, néctar, polluelos, nidos de avista, ranas, hongos, etc. La organización social varía ampliamente entre las 13 especies. Saimiri es la más gregaria; vive en grupos de hasta 60 individuos de todas las edades y de ambos sexos. En el extremo opuesto, están *Callicebus*, *Cebuella* y las dos especies de *Saguinus*. En el área Cocha Cashu, és-

tas forman conjuntos mínimos que consisten de una pareja monogámica y de su cría dependiente. Algunas especies son extremadamente activas, recorriendo hasta varios kilómetros por día, tales como *Saimiri*, *Ateles*, mientras otras son lentas como *Alouatta*, o extremadamente sedentarias como *Cebuella*. Si bien los primates neotropicales son generalmente diurnos, hay uno, *Aotus*, que es del todo nocturno. Constituye buena generalización, decir que las especies mayores -*Alouatta* *Ateles*- viven predominantemente en el estrato superior del bosque, mientras las especies de tamaño moderado o pequeñas, habitan los es-

TABLA 1. Características ecológicas de los primates hallados en la Estación Biológica de Cocha Cashu, Parque Nacional Manu, Perú.

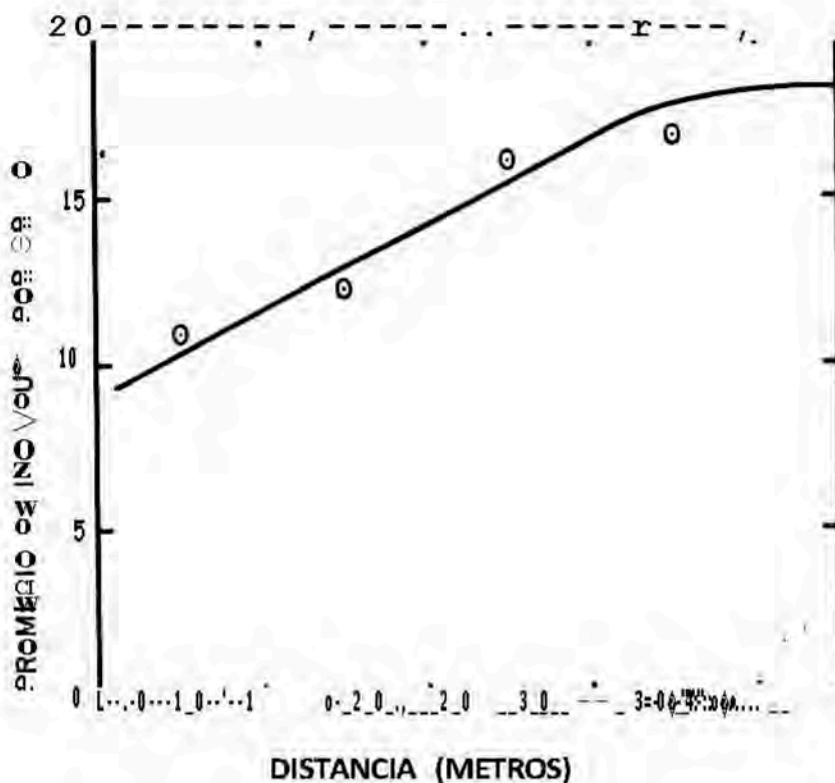
Nombre vulgar Nombre científico	Peso	Abundancia	Alimentación	Estrato	Uso del espacio	Velocidad
Pygmy Marmoset (<i>Cebuella</i>)	100 g	raro	I Savia	D, C	4-8	lenta
Goeldi's Marmoset (<i>Callimico goeldii</i>)	400 g	raro	?	D, C?	3-4	med. rápida
Saddlebacked Tamarin (<i>Saguinus fuscicollis</i>)	1000 g	Poco común	I, F	C, B	3-13	med. rápida
Emperor tamarin (<i>Saguinus imperator</i>)	500 g	Poco común	I, F	D, C	3-5	med. lenta
White Monkey (<i>Callicebus</i>)	800 g	común	F, L, I	D, C, B	3-4	lenta
Night Monkey (<i>Leontideus</i>)	1200 g	Poco común	F, I	C, B	2-4	lenta
Saki Monkey (<i>Pithecia</i>)	1500 g	raro	F?	9, A	4-6	media
Squirrel Monkey (<i>Saimiri</i>)	950 g	abundante	I, F	D, C, B	30-40	rápida
White-faced Howler (<i>Alouatta palliata</i>)	2500 g	común	F, I	D, C, B	8-16	lenta
Brown Capuchin (<i>Cebus</i>)	3000 g	común	F, I, L	D, C, B	4-12	media
Red Howler (<i>Alouatta palliata</i>)	1000 g	común	F, L	S, A	4-7	lenta
Black Spider (<i>Urocyon</i>)	6500 g	común	F, L	S, A	1-17	rápida intermitente
Spooky Woolly (<i>Lagothrix lagotricha</i>)	7000 g	preexistente en otra parte del Manu	F, I	B, A	10-15	media

1 I = insectos; F = frutos; L = hojas.

2 G = suelo; D = piso bajo, 0-7m; C = piso medio, 7-20m; B = cúpula, 20-35m; A = emergentes, 35-40m; Clasificación según Richards (1952).

* Ambos de estos registros son ampliaciones de distribución para estas especies, aunque también han sido halladas en Bolivia (Freese, cor. pers.).

Fig. 4.



tratos medio e inferior, más tupidamente entretrejidos y encubiertos. Otra característica de las especies mayores, es que raramente se aventuran más allá de los límites de los bosques altos y maduros. De otro lado, *Saimiri* y las dos especies de *Cebus* son excepcionalmente versátiles, utilizando virtualmente todo hábitat disponible: bosque maduro, pantano, cañaverales, bordes, claros cubiertos de herbaje, etc. Todavía otras, como *Callicebus*, *Cebuella* y las especies de *Saguinus*, no se distribuyen uniformemente a través de la matriz del bosque, sino más bien, se presentan irregularmente a lo largo de las orillas de lagos o ríos, o en la vecindad de grandes claros producidos por caída de árboles, en el interior del bosque. De esta manera, la utilización diferencial del hábitat, es uno de los medios primordiales que permiten alcanzar a la especie, una distinción ecológica. En resumen, notamos que mientras cada especie comparte con otras algo de sus características ecológicas, cada una posee una combinación singular de hábitos que la distingue, en mayor o menor grado, de todo el resto.

La Tabla 2, expone los cálculos de densidad correspondientes a las 8 especies encontradas más de una vez, durante el censo. Los resultados se dan en bruto, sin refinamientos para corrección de sesgos en la Tabla 2; mientras en la Tabla 3, se enumeran las fuentes de sesgo, su magnitud y un estimado corregido de densidad, para cada una de las especies. Aunque no es factible presentar todos los datos primarios, se ofrecen varios ejemplos de las distribuciones observadas, en las Figs 1, 2 y 5 así como en el Mapa 2.

Mientras se emprende una discusión detallada de los resultados en las secciones siguientes, trataremos aquí de algunos puntos generales. Primero, las diversas correcciones para el sesgo aplicadas a los métodos de transecto, no son individualmente grandes, pero cumulativamente pueden alterar el resultado en tanta magnitud como de un factor de dos o más; solo raramente se equilibrarán los sesgos entre sí. Segundo, la fluctuación de distancias de detección 100% para todas las especies, fué relativamente pequeña, dando como resultado el que otros factores (recuentos incompletos de tropilla, movimientos no aleatorios de las especies, etc.) pueden ser más importantes aún para limitar la exactitud

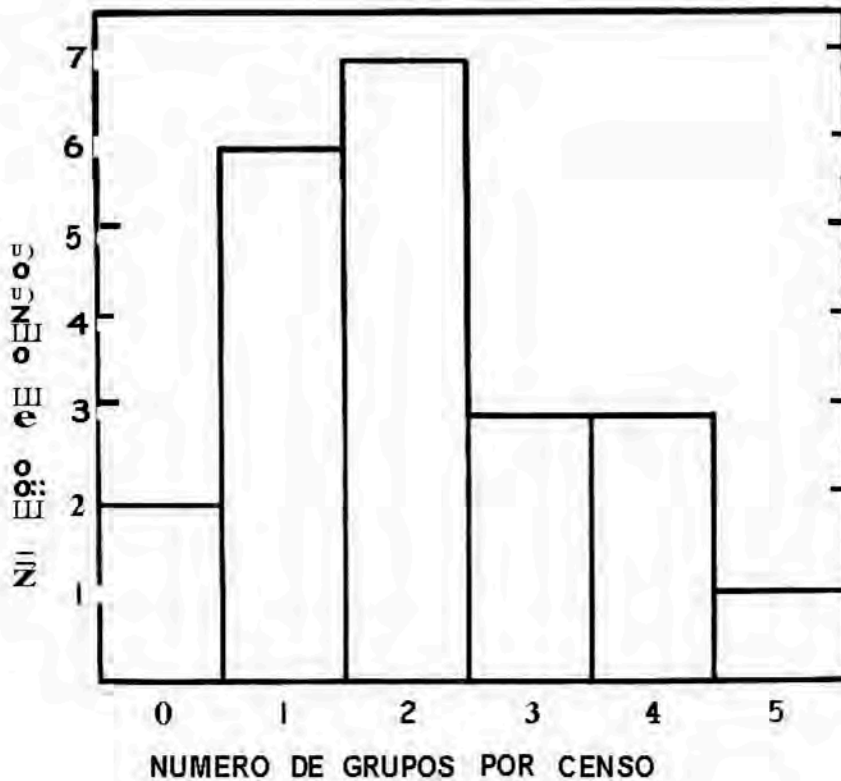


Fig. 5.

TABLA 2 Cálculo de densidades en bruto, de Primates cerca de Cocha Cashu

Especie	"distancia de detección 100," (ml)			*tropillas* halladas	llinds./ *trop.*	densidades en bruto(indf.lan ²)				Seguimto, tropillas	Domini vital total
	<u>Sulen</u>	Hyna	King			Bmlen	llayne	King	s.s.		
<u>Saimlri</u>	27,4	16,7	30,5	43	25	131	188	11/1	75	15	3300*ha
<u>Q. apelh.</u>	10,7	12,9	21,3	46	5,6	81	68	40	45	13	80-90ha
<u>Q. albifroas</u>	10,7	7,5	12,5	20	7,4,5	47	67	40	48	5	200*ha.
	18,3	11,2	28,7	46	3,8	32	52	20	24	—	150.hll.
<u>A.louatta</u>	21,3	9,4	25,2	22	7 6.0	21	47	18	UB	—	10*20ha
<u>Callicebus</u>	12,2	5,5	u. o.	17	3	14	31	16	24	24	10*12ha
<u>A. f'Uscieollis</u>	—	12,7	14,1	7	7	—	13	12	35	10-14	60*70ha.
<u>.imper2tor</u>	—	5,0	10,4	6	3	—	12	6	15	8-10	30-40 ha

1 Método de avistamientos 'sincrónicos'.

2 Basado en 12 meses de experiencia, Agosto 1976 - Agosto 1977; estimados solo para **Atetes**, **Alouatta**; dominio vital total utilizado (polígono cerrado mínimo), sin ajustar para superposición de dominio con otros grupos de la misma especie. El grupo estudiado de **Capella** fue mayor que el promedio; el de **C. albifrons** fue mas pequeño que el promedio.

de los censos, que la estimación de la detectabilidad relativa. Por último, hay que hacer notar que según cualquier medición, la densidad total de primates en Cocha Cashu es elevada, constituyendo elemento dominante de la fauna local.

Eliminación de Sesgos

Precisión relativa de los métodos sin parcelamiento.- Algunas de las técnicas de censo, poseen sesgos sistemáticos que pueden elevar o bajar las densidades aparentes de población. Para evaluar estos sesgos, deben examinarse rigurosamente las hipótesis inherentes a cada método, en relación con la situación real en el campo. La Sección A de la Tabla 2, compara la distancia de detección 100% derivada según el método sendero-animal, con los valores obtenidos mediante dos métodos de evaluar las distancias observador a animal: el de King (1929, in Leopold 1933) y el de Hayne (1949). El método de sendero-animal y la evaluación de King de distancias de detección observador a animal, producen en general resultados muy similares, en tanto que la fórmula de Hayne da distancias de detección 100% ilw., oriamente cortas, coliduciendo a su vez, hacia estimados elevados de densidad, tal como se aprecia en la Sección D de la Tabla 2. El sesgo sistemático propio de la técnica de Hayne, fué documentado asimismo, por las comprobaciones de Robinette *et al* (1974) en el campo, aunque Gates (1969) basándose en fundamentos teóricos, aduce que el estimador Hayne debería ser inssegado.

Distribución no aleatoria de animales. Otro sesgo, proviene del caso en que los animales no estan distribuidos al azar dentro del habitat. Este problema es particularmente grave cuando las tropillas permanecen varios días, en las vecindades de un gran árbol frutal. Durante el censo realizado en la estación seca de 1974 y cuando la fruta no era abundante, encontramos así, un grupo grande de *Ateles* que por un período de 14 días, se alimentaba o movía cerca de un conjunto de árboles de *Brosimum rubescens* en fructificación. Por el hecho de que este cúmulo de árboles, vino a estar cerca del sendero para el censo, registramos al grupo en casi cada censo, produciéndose un estimado exagerado de la densidad. El largo período de muestreo en nuestro censo - más de 4 semanas - debió haber mitigado los efectos sesgantes principales de este comportamiento no aleatorio. Otra clase de comportamiento no fortuito, se produjo a escala mucho más amplia y no fué advertida sino cuando se emprendió trabajo de campo ulterior, en 1976-77. Apareció entonces, que el área de censo compuesto predominantemente de bosque con suelo elevado, era uno de los raros habitats que

contuvieran cualquier clase de fruta durante la estación seca. Por consiguiente, algunas especies con dominios vitales muy amplios (*Saimiri*, *Cebus*, *albifrons*, *Ateles*) pasaban un monto de tiempo desproporcionado dentro del área de censo, al mismo tiempo que utilizaban por debajo de lo normal, otros habitats cercanos. Este sesgo se introdujo igualmente en todos los métodos empleados durante el período unimensual de 1974. La estimación de las densidades de especie, siguiendo a tropillas todo un año (Tabla 2, Sección D, última columna), demostró que muchas de las especies se dispersan dentro de otros habitats durante las estaciones transicional y pluviosa, bajando su densidad real en el área de Cocha Cashu, por debajo de la revelada hasta por los estimados más bajos obtenidos con los métodos utilizados en 1974.

Velocidad de la tropilla: Desde que ninguna técnica es del todo general, las características particulares de una especie dada, pueden introducir errores adicionales en los estimados de densidad. Una de tales características, es la velocidad de movimiento de la tropilla, velocidad que varía entre las especies, pudiendo tener efecto notorio sobre la densidad aparente registrada por los censos de sección transversal. Es probable que este sesgo, explique en parte, las densidades más elevadas arrojadas para *Saimiri* mediante todos los métodos de transecto, en comparación con lo obtenido mediante el censo con mapa. En realidad, el censado en transecto es semejante al comportamiento cinético de las moléculas dentro de un gas (Yapp 1956; Skellman 1958). La frecuencia de colisiones (esto es el número de encuentros con animales), depende de los diámetros de las partículas (en este caso, de la distancia de detección 100%), de su densidad (que aquí es la incógnita) y de su velocidad. Puede comprenderse la relación exacta, si se remite uno al Apéndice 1, donde se demuestra la deducción de la fórmula para corregir el error debido a la velocidad de movimiento de los animales. Para *Saimiri*, con un promedio de velocidad máxima de 600 m por hora, la densidad aparente se incrementa en no más del 15% (Tabla 3). Desde que pocas de las demás especies se acercaron a esta velocidad, bajo circunstancias normales, el error inducido por haber ignorado la corrección, es probablemente ligero. Cuanto más lentamente camine el observador, tanto mayor será la velocidad relativa de los animales y tanto mayor también el error; si el observador camina tan rápidamente como por lo menos el doble de la velocidad de traslación de los animales, el error no excederá del 127o.

Dispersión de tropillas. Hay una clase principal de errores introducidos por el hecho de ser las tropillas de monos, entidades difusas y de tamaño variable, a diferencia de los animales solitarios para cuyo estudio se desarrollaron originariamente, los censos de sección transversal.

TABLA 3. Fuentes y magnitudes aproximadas de sesgo en los estimados cerucales, y estimados finales completamente corregidos¹.

Especie	muestreo local	recuento censal no aleatorio	voluntad	Completos de grupo y de grupo		conocimiento del dominio vital	superposición ²	Cantidad de Emlen ³ (Inds./h ²)			Seguimto de TroEmlen	
				Ind.	Ind.			Kilo	Hilo	Kilo		S.S.
	1.10 _v	2*	1.15 _v	1.25*	L12(Ring) 1.2 _v (8→)	--)	41	49)	38	45
<u>Callicebus</u>	--	1.11 _v	1.05 _v	1x(Holm) 1.5x(Haym) 1.5x(Ring)	--	--	S	20	33	20	5	26
Q	--	1.3 _v	1.02 _v	1.5 _v	--	2 _v	S	34	31	20	18	30
	1.20 _v	1.2 _v	1.02 _v	--	--	--	r	22	36	14	20	--
	--	--	--	--	--	--	r	2	47	18	48	--
<u>Callithrix</u>	--	--	--	--	--	--	r	14	31	16	24	24
<u>Leontideus</u>	--	--	--	--	--	2 _v	r	--	13	12	18	10-14
<u>Leontideus</u>	--	--	--	--	--	2 _v	1	11	12	6	8	8-10

¹ La ausencia de entrada en un espacio dado, indica ausencia de sesgo efectivo de esa fuente y para esa especie; los números son factores mediante los cuales son sesgadas las densidades corregidas. Luego, para convertir las densidades no corregidas a corregidas, uno debe dividir por estos valores de modo apropiado a la técnica y especie (Véase Tabla 4).

² Proporción de un área utilizada por un grupo y el cual utilizaría de no producirse superposición de dominio vital entre las tropillas. Valores menores que uno, indican la superposición real de dominio.

³ a No se hizo ni; ningún intento aquí para compensar la proporción de grupos omitidos al censar, ya que la técnica discutida en el texto no se utilizó en 1974. Es este factor lo que probablemente explica las bajas densidades de los censos de Emlen y King para las especies *Alouatta* y *Callicebus*, ambas muy calmas y fácilmente inadvertidas.

⁴ Método de avistamientos 'sincrónicos'.

Una manera de tratar el problema de dispersión de tropillas, es registrar la distancia de detección (sea desde el observador o desde el sendero) hasta el centro del grupo, antes que la distancia hasta el primer animal reparado. Esta corrección puede constituir un ajuste exagerado, desde que implica que cualquier miembro del grupo tendría igual posibilidad de ser detectado, tanto como el individuo que primero alertó al observador sobre la presencia de la tropilla. Probablemente y en realidad, solo los individuos más cercanos serían igualmente detectables, de modo que una corrección que ubica al "centro de detección" de la tropilla, aproximadamente a medio camino desde el centro hasta el borde, sería la más apropiada. En general, el considerar al centro de la tropilla como punto de referencia para las mediciones de distancia de detección, corregiría el problema por lo menos de manera compatible si no óptima quizá, para todas las especies. El único caso en que fué notoria esta clase de sesgo, se presentó durante el censo de 1974 con *Cebus apella* (y quizá *Ateles*), pues en varios encuentros, el primer animal en ser detectado estuvo justamente sobre el sendero de censo (dando una distancia sendero a animal de 0 m), pese a que el centro de la tropilla estuvo tanto como a 20 m de distancia del sendero. Como consecuencia, la distancia de detección 100% sendero a animal para *Cebus apella* fué muy baja (11 m) en el censo de 1974; este problema se corrigió en 1977 y los datos combinados (Fig. 1), dan como resultado una distancia de detección 100% mucho más razonable de 36 m.

Variación en el tamaño de la tropilla. El problema de tamaño variante de tropilla, puede corregirse simplemente haciendo que cada distancia de detección (en los métodos sendero a animal u observador a animal) sea ponderada por el número de individuos integrantes de la tropilla, número que debe determinarse con exactitud razonable al momento de detección; por consiguiente, el considerar las visualizaciones como que representan tropillas totales antes que un número especificado de individuos, no producirá ningún cambio en la densidad computada según los censos de transecto. Respecto a unas pocas especies, p.e. *Saimiri*, se produjo una notable tendencia positiva (Fig. 4) y en estos casos, la ponderación de las distancias de detección, arrojó distancias de detección 100% algo mayores y más reales. En el caso del censo de 1974, solo *Saimiri* mostró fuerte tendencia a producir un sobreestimado aparente del 21 % con el método de Hayne y del 12% con el de King. El estimado de densidad final para *Saimiri* con el método de King e involucrando todas las correcciones antedichas, es de 33 inds./ km², comparado con una densidad no corregida de 118/km².

Censo con mapa: conocimiento incompleto de dominios vitales. La sensibilidad del censo con mapa, para los errores ocasionados por co-

nacimiento insuficiente de los movimientos típicos de la tropilla (véase p. 12, Modelos de censo), se ilustra aquí considerando el caso de las especies de *Saguinus*. Los elevados estimados de densidad correspondientes a estas dos especies en el censo con mapa (Tabla 2, sección D, columna 4) son resultado de que las tropillas no cruzan frecuentemente los senderos de censo, aún cuando su dominio vital esté seccionado transversalmente por estos senderos (según se descubrió en el trabajo de campo posterior, de 1975). Por consiguiente, las visualizaciones parecen caer dentro de conglomerados que no representan centros reales de dominio vital. De este modo y en el caso presente, el número aparente de tropillas está representado con exceso y en verdad multiplicado por un factor de aproximadamente dos. De haberse empleado más tiempo siguiendo a estas especies en 1974, o en caso de que las tropillas de *Saguinus* hubieran sido individualmente reconocibles, se habría evitado esta clase de error.

Hora del día. El análisis de los resultados del censo por hora del día, no reveló tiempo óptimo alguno para realizar los censos. La comprobación de las densidades de especie calculadas a partir de caminatas de censo por la mañana (8:30-11:30), a medio día (11:30-14:30) y por la tarde (14:30-17:30) no permitió descubrir concordancia alguna en las desviaciones producidas a partir de valores esperados que se basaron en la densidad total expresada en la Tabla 2 ($p < 0.5$ para las 3 décimas, Prueba de signo, Siegel 1956). Aunque las magnitudes de las discrepancias a partir de lo esperado, no muestran tampoco ninguna clase de tendencias importantes ($p > 0.05$ para las 3 décimas, Prueba de Wilcoxon, Siegel 1956), las densidades correspondientes al censo de medio día, son en promedio, más elevadas que para cualquiera de los demás períodos. Esta diferencia se debe al hecho de que las distancias de detección 100% (método de King), son más cortas en el período de medio día, sin producirse un decremento paralelo en la frecuencia de encuentro con las tropillas. Dado que éstas tienden a permanecer quietas a medio día, son razonables las distancias de detección más cortas. La causa fundamental de la discrepancia aparente, puede ser que la dispersión de tropilla tiende a ser mayor hacia medio día, especialmente durante la actividad de recolección de insectos. Desde que no efectuamos la corrección para dispersión de tropilla en 1974, la dispersión acrecentada incrementaría nuestra tasa de encuentros con tropillas, sin cambiar las distancias de detección registradas. Si las distancias de detección se hubieran basado en el centro de la tropilla antes que en el primer individuo encontrado, es probable que se hubiera reducido muchísimo la variación en la densidad aparente en horas diferentes del día. En general, si las diferentes horas del día

TABLA 4 Fuentes de sesgo con procedimientos de evitación y/o corrección recomendados.

	<u>T, fonica asociada</u>	<u>Especies asociadas</u>	<u>Efecto sob. la densidad</u>	<u>Magnt. aprox.</u>	<u>Evitacion</u>	<u>Corrección</u>
1) sesgo inherente en el estimador de la distancia de detección 100%	a) Kayne b) King	Todas Todas	aumenta reduce	100% 10%	Use sea Emlen o King Use emlen	divida -Ya densidad por ca. 1.9 añada ca. 10% a la densidad
2) determinación inexacta del tamaño de tropilla	todas	todas	reduce (gralmente)	50%	pase mas tiempo con tando tropillas durante el censo	ajuste el tamaño promedio de tropilla al promedio total incluyendo individuos solitarios.
3) Movimiento n6 aleatorio						
a) local	a) transecto	a) todas	ti aumenta o reduce	75%	muestree por sobre varias semanas o una gran área	a) busque tasas de encuentro particularmente elevadas en secciones cortas de sendero y descuente repeticiones
b) general	b) todas	b) todas	aumenta	300%	muestree 2 veces en estaciónes diferentes o incluya todos los habitats	b) ninguna
4) Velocidad de animal	transecto	especie más rápida	aumenta	151-	confine rápido (no recomend.o)	Registre velocidad del animal siguiendo tropilla: use Apndice I
5) Individuo contra centro del grupo como punto para medida	transecto	grupos mayores	aumenta	100,	use centro de tropilla como referencia para las distancias	añada ca. 1/4-1/3 del diámetro de tropilla normal estimado a distancia de detección 100
6) Correlación de tamaño de tropilla y dist. de detección	Metodos de distancia de observador a animal	Saimiri (potencialmente otros)	aumenta	10-20%	pondera la distancia de detección por el número de animales en el grupo	si no se registro el tamaño del grupo ninguna corrección es posible
7) Conocimiento incompsto del dominio vital o del movimiento de la especie	a) avistamientos sincr6nicos b) seguimiento de tropillas	<u>Saimiri</u> (potencialmente otros) grado elevado de (superposición de dominio vital	aumenta reduce (superposición de dominio vital no hay superposición)	10-20% 50%	a) siga los grupos para conocer la extensión diaria aproximada b) siga varios grupos vecinos	a) sin conocimiento adicional no es posible la corrección b) use la frecuencia y posición de encuentros con otras tropillas para estimar la superposición.

van ex ser caminatas de censo muestreadas, igualmente deben estar representados los periodos, para reducir la posibilidad de sesgo.

Para permitir una fácil referencia a las correcciones arriba discutidas, presentamos en la Tabla 4 un resumen de los factores sesgantes importantes, las direcciones o signo del sesgo, las magnitudes aproximadas, las especies o técnicas a las cuales se aplican y cómo computar o evitar sus efectos.

Límites de Confianza

Objetivo corriente en los censos de vida silvestre, es elaborar estimados de densidad que sean lo suficientemente exactos como para permitir comparaciones con otros censos, sea en la misma localidad o en otros lugares, pero en épocas diferentes. Para lograr tal exactitud, se requiere no solamente de una comprensión total de los sesgos potenciales anteriormente discutidos, sino de una intensidad suficiente de muestreo que produzca estimados confiables, tanto de la tasa de encuentros promedio (número de tropillas de una especie por unidad de distancia caminada), cuanto de la distancia de detección 100%. No hay manera simple de determinar el tamaño de una muestra a fin de asegurar un grado dado de precisión. Únicamente si la muestra es grande y tiene una distribución aproximadamente normal, puede emplearse la estadística paramétrica. Desde que ningún método paramétrico planteará hipótesis acerca de la forma de distribución a comprobarse, ninguno de ellos es susceptible de ser uniformemente aplicable a la variedad de distribuciones que necesitan comprobarse en el trabajo de censo. Para obtener una gama de magnitudes mínimas de muestra, se puede tratar sin embargo, de emplear la estadística paramétrica normal en las distribuciones que constituyen la base de la Tabla 2 (Sokal y Rolf 1969, p. 247). Desde que estas distribuciones de datos reales no se conforman en general con la normalidad, sería mejor admitir por lo menos, muestras mayores de 10-20% que las abajo pronosticadas.

Los coeficientes de variación, tanto del número de tropillas de cada especie encontradas por caminata de censo, cuanto de las distribuciones de distancia de detección, están entre 0.5 y 0.8 de las medias. Varianzas de esta magnitud, exigen tamaños mayores de muestra para discriminar entre medias que están apartadas entre sí, por menos de un factor de dos. Para los valores encontrados en nuestro censo, el tamaño mínimo de la muestra necesaria para distinguir con una confianza de 0.95 a un grado de diferencia entre dos medias, es groseramente aproximada por la fórmula 5 (comparar con el Apéndice 2).

$$(5) N = \left(\frac{4 \times \text{coef. de variación}}{\text{grado de diferencia entre medias}} \right)^2 + 1$$

Para ilustrar el uso de la fórmula, supongamos que se deseara poder detectar un cambio del 25% en el tamaño de una población entre dos censos. Ahora bien, si la experiencia previa con la especie señaló que el coeficiente de variación en la frecuencia media de encuentros fué de 0.6, la magnitud mínima de la muestra requerida sería de

$$\frac{4 \times 0.6}{(0.25)^2} + 1 = 93 \text{ encuentros con tropillas. Allí donde un}$$

muestreo tan completo esté mas allá de lo practicable, hay que transigir sencillamente con la mínima diferencia discernible entre las medias. En nuestros censos, el tamaño total de nuestra N para las diferentes especies, varió de 22 a 40 y los coeficientes de variación lo hicieron de 0.5 a 0.8, permitiendo con ello en el mejor de los casos, la detección de diferencias, grosso modo, del 50% entre los estimados del censo de 1974 y los de cualesquier estimados futuros. Naturalmente, si yá se tiene un juego de datos (p.e. fig. 5 para Saimiri), hay disponible una variedad de métodos no paramétricos, para comprobar la semejanza de dos de tales distribuciones. No obstante, la distribución de encuentros con tropillas por distancia, depende de una serie de factores (distancia de detección, velocidad de traslación, movimientos no aleatorios), haciendo problemática la comparación de datos obtenidos por dos investigadores que trabajen en áreas diferentes, por cualquier método no paramétrico, aunque tales comprobaciones puedan ser aplicables para comprobaciones por sobre el tiempo, en una sola área de estudio.

Los datos arrojados por diversos métodos de transecto difieren considerablemente en su adecuación para la evaluación estadística de las distancias de detección 100%. El método de sendero-animal, cuenta con la definición de una meseta de detectabilidad, como una función de la distancia a partir del sendero. Desde que no es posible conocer de antemano la extensión de la meseta, es preciso restringir el análisis, a las distancias de detección que con certeza, estén dentro de la meseta (p.e. menos de 10 m a partir del sendero). Se puede entonces, comprobar la distribución de tasas de encuentro por caminata de censo para esta clase, empleando los mismos métodos delineados en el párrafo anterior, para las tasas de encuentro totales. Una seria desventaja de esta aproximación, es que puede comprobarse solo una fracción del número total de tropillas detectadas; correspondientemente, la varianza sera grande y los intervalos de confianza pequeños, requirirán de muestras grandes, en comparación con lo que sería necesario, de poderse utilizar toda la distribución. El método de Hayne para evaluar distancias de detección observador a animal, emplea la distribución completa de datos, pero la distancia de detección 100% derivada mediante esta técnica, tiene una varianza que está entre las mayores de todos los mé-

todos (Gates 1969; Robinette *et al.* 1974). Una varianza tan elevada, requeriría de una muestra mínima mayor que la implicada en la fórmula 5 para un estimado seguro de la distancia de detección 100%. Por último, el estimador de King, combina el uso de toda la distribución y la rápida convergencia de la media aritmética (la distancia de detección 100%), con el tamaño de la muestra. Las predicciones paramétricas arriba elaboradas, son enteramente aplicables al estimador de King, siempre y cuando se dé el tamaño de muestra adecuado.

Elección del Método de Censo

Para decidir cual de los métodos discutidos en este trabajo, es el más apropiado a una situación dada, debe tomarse en cuenta, el tiempo y personal disponibles, el grado de actividad permisible al censar y la exactitud de los métodos. La Tabla 5 ordena las 3 categorías principales y diferentes de censo, de acuerdo con estas variables. Como es de esperar, hay una relación entre exactitud y grado de actividad: cuanto más esfuerzo se ponga en el censo, tanto más precisos son los datos y tanto más escasos serán los factores de corrección conocidos, que deban considerarse. La categoría de época puede conducir a error, ya que los tres métodos son vulnerables al sesgo creado por la variabilidad en el uso del habitat. Lo Óptimo sería realizar varios censos espaciados por todo el año. El método de transecto puede cubrir un gran área que incluya una variedad de habitats y con ello, aliviaría algunos de los efectos de las concentraciones locales; por consiguiente, es el mejor método cuando no es posible realizar censos múltiples a lo largo del año. Los métodos de transecto son probablemente, los más adecuados para biólogos especializados en vida silvestre interesados en un método relativamente confiable, estadísticamente comparable y de rápido análisis de población. Por las diversas razones ya discutidas, el método

TABLA 5 Gradación de los métodos de censo según los costos y confiabilidad de los resultados

Factores/Método de censo	Transecto	Mapa	Seguimiento
Personal	2-3 ⁺	1-2	2-3
Esfuerzo de muestreo	2	1	3
Tiempo	1	3	2
Exactitud	2	1	3

- Grados: 1 = menor; 2 = intermedio; 3 = mayor.

de King de evaluar las distancias de detección observador a animal, puede combinarse en sí las mejores características para uso general y especialmente, tratándose de animales relativamente raros. La técnica sendero a animal, trabaja bien con una muestra grande y es la menos difícil de interpretar. El método de avistamientos sincrónicos, trabaja mejor en un área que tenga por lo menos varias veces el tamaño del dominio vital de los animales en estudio, pero requiere de largos períodos de tiempo y de preferencia de animales o tropillas individualmente reconocibles. Debido a la baja intensidad de actividad y a la naturaleza del muestreo a largo plazo, es el apropiado para estaciones biológicas permanentes, puestos de guardaparques o para otras situaciones en que los no especialistas estén ocupados en una variedad de tareas de las cuales, el censo de animales puede constituir sólo una pequeña parte. Sin embargo y como se indicó en las secciones métodos y resultados, los datos provenientes de censos con mapa, son difíciles de interpretar sin un conocimiento por lo menos rudimentario, de la biología de la especie en cuestión, la que debe obtenerse mediante observación atenta si no necesariamente continua. Por último, el seguimiento de tropillas, constituye una técnica bien adaptada solo para investigadores dispuestos a gastar mucho tiempo con varias tropillas de una especie dada. La tasa de colecta de información es demasiado lenta y la inversión de tiempo requerida para habituar a las tropillas, es demasiado grande para el trabajo de reconocimiento general, en muchas especies; aún así, este método suministra la mejor información, no solo sobre densidad, sino sobre factores ecológicamente tan importantes como dominio vital y su utilización y superposición con los vecinos.

Agradecimientos

Expresamos nuestro profundo agradecimiento a la Dirección General Forestal y de Fauna del Ministerio de Agricultura del Perú, por otorgarnos el permiso para llevar a cabo la presente investigación dentro del Parque Nacional Manu y por poner a nuestra disposición, las facilidades existentes en la estación Biológica Cocha Cashu. Por su constante estímulo y cooperación eficaz, agradecemos especialmente a las siguientes personas que trabajan en la administración del parque: Dr. Marc Dourojeanni, Director General; Ing. Carlos Ponce del Prado Director de Conservación, Ing. Bruno Sanguinetti y a los biólogos Adolfo Cuentas y Washington Galliano. La investigación realizada, recibió el apoyo financiero del Department of Biology, Princeton University; de la National Geographic Society y de la National Science Foundation (U.S.; DEB76-09831).

APENDICE I

Derivación de la Expresión para la Frecuencia Incrementada de Colisión como Función de la Velocidad de Tropilla.

La frecuencia de colisión es directamente proporcional a la velocidad relativa (V_{rel}) del observador Y de la tropilla según se calcula en (1).

$$e) \quad CV_{rel}^2 = (V_{hombro})^2 + (V_{tropilla})^2 - 2(V_{hombro})(V_{tropilla}) \cos \theta$$

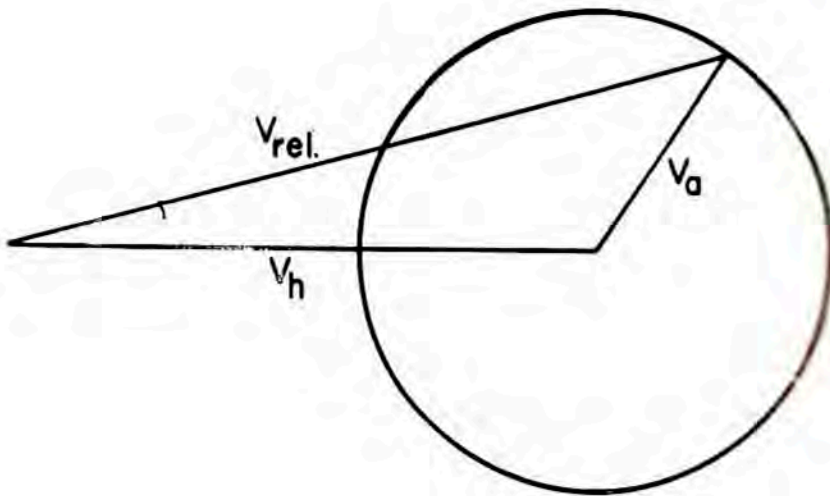
Si las tropillas se desplazan con una velocidad supuestamente constante y en dirección aleatoria con respecto al observador, la V_{rel} promedio es la integral de la V_{rel} tomada sobre todos los valores de θ .

$$(V_{rel})^2 = \frac{1}{2} \int_0^{2\pi} ((V_{hombro})^2 + (V_{tropilla})^2 - 2(V_{hombro})(V_{tropilla}) \cos \theta) d\theta$$

$$= \frac{1}{2} \int_0^{2\pi} (V_{hombro}^2 + V_{tropilla}^2 - 2V_{hombro}V_{tropilla} \cos \theta) d\theta = (V_{hombro})^2 + (V_{tropilla})^2 - \frac{3}{4} \frac{2V_{hombro}V_{tropilla}}{2\pi} \int_0^{2\pi} \cos \theta d\theta$$

Por consiguiente la frecuencia de encuentros con tropillas en desfilamiento y en relación con las estables, es la proporción de V_{rel} a V_{hombro} .

$$\frac{V_{rel}}{V_{hombro}} = \frac{k}{V_{hombro}} \cdot \frac{((V_{hombro})^2 + (V_{tropilla})^2 - 2V_{hombro}V_{tropilla} \cos \theta)^{1/2}}{V_{hombro}} = \frac{k}{V_{hombro}} \cdot \frac{((V_{hombro})^2 + (V_{tropilla})^2 - 2V_{hombro}V_{tropilla} \cos \theta)^{1/2}}{V_{hombro}}$$



APENDICE 2

La fórmula 1 (Sokal y Rohlf, 1969, p. 247) da el tamaño de muestra necesario para distinguir una diferencia dada entre dos medias:

$$n = 2 \left(\frac{\sigma}{\delta} \right)^2 (t_{\alpha/2} + t_{1-P})^2 \quad (1)$$

n = número de replicados necesarios para detectar una diferencia entre dos medias.

δ = diferencia que se desea detectar

v = grados de libertad = $a \cdot n$, siendo 'a' el número de grupos que se está comparando.

α = nivel de significancia de la prueba.

p = probabilidad deseada de que la diferencia, caso de existir, será detectada.

$t_{\alpha/2}$, $t_{2(1-P)}$ [v] = valores de la tabla t (2 entradas) con v grados de libertad y probabilidades $\alpha/2$ y $2(1-P)$ respectivamente.

σ = desviación standard de la muestra.

Sea $\alpha = 0.05$, $P = 0.80$, $a = 2$ (comparando 2 grupos); otros valores de α , P daría fórmulas finales y diferentes. Para demostrar la relación entre el tamaño de la muestra y la diferencia entre las muestras probadas, sea

$$\delta = x \cdot (\text{S.E.})$$

x = variable (número de errores standard requeridos para cumplir las condiciones especificadas.

S.E. = error standard de la media.

La ecuación (1) viene a ser:

$$n = \frac{\sigma^2}{x^2 (\text{S.E.})^2} \left(t_{0.025} + t_{0.40} \right)^2 \quad (3)$$

Empleando la definición estadística (4)

$$\frac{\sigma}{\text{S.E.}} = \sqrt{yn-1} \quad (4)$$

La ecuación 1 se manipula ulteriormente:

$$n \cong \frac{2}{x^2} (t_{05} [2n] + t_{040} [2n])^2 \quad (5)$$

$$= \frac{n}{n-1} \frac{x^2}{2} \cong (t_{05} [2,1] + t_{040} [2n])^2 \quad (6)$$

Para tamaños de muestra moderados, $n \geq 20$, esto puede simplificarse aún más:

$$x \cong y^2 \cdot (t_{05} [2n] + t_{040} [2n]) \quad (7)$$

Sustituyendo los valores de t para $n = 20$ a partir de las tablas estadísticas, obtenemos

$$x \cong \sim 4 \quad (8)$$

De hecho, este resultado es válido para toda n , de modo que dos medias de muestra separadas al menos por 4 errores estándar, serán siempre estadísticamente diferentes en los niveles de confianza especificados. Volviendo a (4) y recordando nuestra definición (2) vemos que:

$$\frac{a}{1/4 \cdot 8} = y^{N-1} \quad (9)$$

$$= N = \left[\frac{4a}{8} \right] + 1 \quad (10)$$

nos dará aquella muestra necesaria como para tener un 80% de posibilidad para detectar una diferencia de a entre dos medias de muestra con la variancia σ , y demostrando que son diferentes al nivel .05 de significancia. Para $a = .01$, $P = .95$, el valor de x en (8) viene a ser $\cong 6$; mientras que para $a = .001$, $P = .95$, el valor de x es $\cong 7$.

REFERENCIAS

- ANDERSON, D.R. and R.S. ROSPHALA.: Correction of bias in belt transect studies of immobile objects. *J. Wildlife Management* 34: 141-146 (1970).
- BREWER, R., An evaluation of winter bird population studies. *Wilson Bulletin* 84: 261-277 (1972).
- EBERHARDT, LL.: A preliminary appraisal of line transects. *J. Wildlife Management* 32: 82-88 (1968).
- EISENBERG, J.F. and R.W. THORINGTON: A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica* 5: 150-161 (1973).

- EMLEN, J.T.: Population densities of birds derived from transect counts. *Auk* **88**: 323-342 (1971).
- GATES, C.E.: Simulation study of estimators for the line transect sampling method. *Biometrics* **25**: 317-328 (1969).
- GATES, C.E., W.H. MARSHALL, and D.P. OLSON: Line transect method of estimating grouse population densities. *Biometrics* **24**: 135-145 (1968).
- HAYNE, D.W.: An examination of the strip census method for estimating animal populations. *J. Wildlife Management* **13**: 145-157 (1949).
- HIRST, S.M.: Road-trip census technique for wild ungulates in African woodland. *J. Wildlife Management* **33**: 40-48 (1969).
- KELKER, G. H.: Measurement and interpretation of forces that determine populations of managed deer. Ph.D. Thesis. U. of Michigan, Ann Arbor, 422 pp. (1945).
- LEOPOLD, A.A.: *Game Management*. (Scribner's Sons, New York, London 1933).
- LEOPOLD, A.A., T. RINEY, R. McCAIN and L. TEVIS, Jr.: The jawbone deer herd. *Calif. Div. Fish Game, Game Bulletin* **4**: 139 (1951).
- MITTERMEYER, R.A.: Group activity and population dynamics of the Howler Monkey on Barro Colorado Island. *Primates* **14**: 1-19 (1973).
- OVERTON, W.S.: Estimating the numbers of animals in wildlife populations. in Giles, R.H., Jr.: *Wildlife Management Techniques*. (Wildlife Society, Washington, D.C. 1971) pp. 405-455.
- PAN AMERICAN HEALTH ORGANIZATION: *Census of Primates*. (PAHO: Washington, D.C. 1974) project AMR-0719.
- RICHARD, P.W.: *The Tropical Rain Forest*. (Cambridge University Press, London 1952).
- ROBINETTE, W.L., C. M. LOVELESS and D.A. JONES: Field tests of strip census methods. *J. Wildlife Management* **38**: 81-96 (1974).
- SKELLAM, J.G.: The mathematical foundations underlying the use of line transects in animal ecology. *Biometrics* **14**: 385-400 (1958).
- SOKAL, R.R. and F. J. ROHLF: *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. (W.H. Freeman and Co. 1969).
- WEBB, W.L.: Notes on a method of censusing snowshoe hare populations. *J. Wildlife Management* **6**: 67-69 (1942).
- YAPP, W.B.: The theory of line transects. *Bird Study* **3**: 93-104 (1956).