

Un estudio preliminar sobre la distribución y demografía de los primates de Eritrea

Fernando Peláez y Dietmar Zinner*

Universidad Autónoma de Madrid y * Deutsches Primatenzentrum (Alemania)

En Eritrea, nordeste de África, se encuentran todavía tres taxones de primates: papiones hamadryas (*Papio h. hamadryas*), papiones anubis (*Papio h. anubis*) y monos grivet (*Cercopithecus a. aethiops*). En una expedición centrada en los papiones hamadryas, hemos recogido información sobre la distribución geográfica, su rango altitudinal, calidad del hábitat en sus territorios y tamaño de las agregaciones en los roquedos donde duermen. También hemos recogido datos demográficos de seis bandas de hamadryas en cuatro puntos de distintas ecozonas de Eritrea central. De manera oportunista reunimos información de papiones anubis y de monos grivet allí donde los encontramos. Ambos taxones de *Papio* son todavía muy numerosos en Eritrea. Hemos estimado una población de 15.000 papiones hamadryas en los 25.000 Km² recorridos (0,58 papiones/Km²). En este trabajo hacemos una estimación comparativa preliminar sobre la calidad del hábitat y demografía de los papiones hamadryas de Eritrea y los de otros estudios en Etiopía y Arabia Saudita.

A preliminary report on distribution and demography of primates in Eritrea. At least three diurnal primate taxa are still present in Eritrea, NE Africa: hamadryas baboons (*Papio h. hamadryas*), olive baboons (*Papio h. anubis*) and grivet monkeys (*Cercopithecus a. aethiops*). During a survey, focusing on hamadryas baboons, we achieved information about their geographical distribution and abundance, their altitudinal range, the habitat quality of their home-ranges, and aggregation sizes at sleeping cliffs. We also collected detailed demographic data on six bands of hamadryas baboons at four sites in different eco-geographical zones. Opportunistically, we gathered information about the situation of olive baboons and grivet monkeys. Both baboon taxa are still present in Eritrea in good numbers. An estimated 15,000 *Papio h. hamadryas* live in the 25,000 Km² area of survey (0.58 baboons/Km²). Preliminary comparative information on habitat quality and demography are given with other studies in Ethiopia and Saudi Arabia.

Los papiones hamadryas (*Papio h. hamadryas*) están restringidos al nordeste de África y sudoeste de Arabia. Actualmente disponemos de información sobre su distribución en Etiopía (Kummer, 1968a), Arabia Saudita (Biquand et al., 1992) y Yemen (Al-Safadi, 1994). Sin embargo, se desconoce su estatus, distribución y demografía en la orilla africana del Mar Rojo (Sudán, Djibouti, Somalia y Eritrea). Probablemente las poblaciones de Arabia y África se separaron por el Mar Rojo durante el Pleistoceno (Wildman, 1999). Estudios realizados por Kummer et al. (1981 y 1985) y por Biquand et al. (1992) muestran que la organización social básica de estas dos poblaciones son similares, en correspondencia con el típico sistema multinivel de fisión-fusión que incluye tropas, bandas y unidades de un único macho líder (OMU; Kummer, 1968a). Biquand et al. (1992) propusieron que las diferencias encontradas en tamaño y proporción de sexos de las OMU respondían a que en Arabia Saudita accedían con mayor facilidad al alimento por tener un estilo de vida comensal. Así, el sistema de los papiones hamadryas en Etiopía fue considerado más natural.

Eritrea, hasta 1993 la región norte de Etiopía, es el principal centro de distribución de papiones hamadryas (Yalden et al., 1977). Sin embargo, debido a la guerra de independencia mantenida durante treinta años Eritrea ha sido totalmente inaccesible, por lo que la distribución y estatus de sus primates es desconocida, anacrónica o incompleta. Además de los papiones hamadryas, al menos se encuentran otros dos primates diurnos, los papiones anubis (*Papio hamadryas anubis*) y los monos grivet (*Cercopithecus aethiops aethiops*).

Objetivos

El objetivo de este trabajo es presentar una información preliminar sobre el estatus de los papiones hamadryas, así como su distribución y descripción demográfica actual en Eritrea central. El posible impacto de la calidad del hábitat se discute en comparación con los mismos primates de Etiopía y Arabia Saudita. Por último, se describe el estatus de los papiones anubis y la distribución de los monos grivet allí donde se han encontrado durante la expedición.

Métodos

Eritrea, con una extensión de 120.000 Km² y 3,5 millones de habitantes, se encuentra en el NE de África, en la costa del Mar Rojo. Eritrea abarca cinco zonas ecogeográficas (DoE, 1999) que

Fecha recepción: 23-7-01 • Fecha aceptación: 27-9-01

Correspondencia: Fernando Peláez

Facultad de Psicología

Universidad Autónoma de Madrid

28049 Madrid (Spain)

E-mail: fpelaez@uam.es

difieren en altitud y distancia desde la costa, así como en precipitación y población humana (Tabla 1). De este a oeste, se encuentra la franja de las tierras bajas costeras con 40 Km de anchura y que incluyen la inhóspita y volcánica región de Dankelia, con muy poca precipitación y temperaturas muy elevadas. Esta franja va seguida de una elevación repentina que llega a los 3.000 m, conformando una cadena de escarpaduras que se extiende desde las tierras altas áridas del norte hasta las tierras altas húmedas del sur. La cadena montañosa incluye la meseta de Hamasien y las cuencas de los ríos Anseba y Mareb, así como las áreas con mayor concentración de asentamientos humanos. La cadena montañosa, por su ver-

tiente oeste, cae rápidamente hasta los 1.000 m, donde comienzan las tierras áridas bajas del noroeste que se extienden hasta la frontera con Sudán a 200-500 metros de altitud, y las tierras bajas húmedas del sudoeste hasta la confluencia de las fronteras de Sudán y Etiopía (Figura 1).

Expedición

Hemos realizado varias expediciones a lo largo de octubre-noviembre de 1997, marzo-abril y septiembre-octubre de 1998. Ya que la mayor parte de Eritrea es muy montañosa, con pocas carreteras y con amplias zonas que permanecen todavía minadas, concentramos las expediciones al centro de Eritrea. El área explorada (Figura 2) es de más de 25.000 Km² (N 14°17'-16°19', E 37°13'-39°53') con una prolongación adicional hacia el oeste, hasta la frontera con Sudán (E 36°16') para visitar la región de distribución de los papiones anubis (*Papio h. anubis*).

Hemos visitado pueblos y campamentos, entrevistando a administradores y gente por medio de un cuestionario en el que se preguntaba sobre los roquedos en los que duermen los papiones, predadores y otros aspectos de interés sobre el hábitat y la vida salvaje. La población estaba muy bien informada, ya que en la mayoría de los lugares los papiones se consideran una plaga contra los cultivos. Registrábamos la posición de los papiones mediante un *Geographical Position System* (GPS, Garmin II plus™), determinando el número de papiones que utilizaban el mismo roquedal para dormir, así como datos sobre vegetación y cursos de agua más próximos. Esta misma información la registramos en cualquier otro lugar donde hubiera evidencias de papiones o monos grivet (p.e., observación directa, huellas, heces, etc.).

En cuatro áreas donde duermen los papiones hamadryas pudimos hacer una observación detallada de la estructura de seis grupos: en el puente de Barka (15°33'N, 38°01'E, octubre de 1998), en Dogali (15°35'N, 39°17'E, noviembre de 1998), en Durfo

Tabla 1
Superficie (Km²), altitud (m), precipitación (mm a⁻¹) y población humana en las distintas ecozonas y en Eritrea

Zonas ecológicas	área	altitud media ± interv.	Precipitación (mm a ⁻¹)	Asentamientos /1.000 Km ²
Tierras bajas costeras (E)	40.438	250 -110-2100	50-300	64 1,78
Tierras altas húmedas (S)	24.956	1560 100-3020	300-1000	431 18,07
Tierras altas áridas (N)	13.441	1190 200-2600	200-500	66 5,06
Tierras bajas húmedas (SW)	24.412	850 500-1500	300-900	89 5,18
Tierras áridas bajas (NW)	18.159	630 200-2100	200-500	55 2,46
Eritrea	121.406	790 -110-3020	50-1000	705 6,14

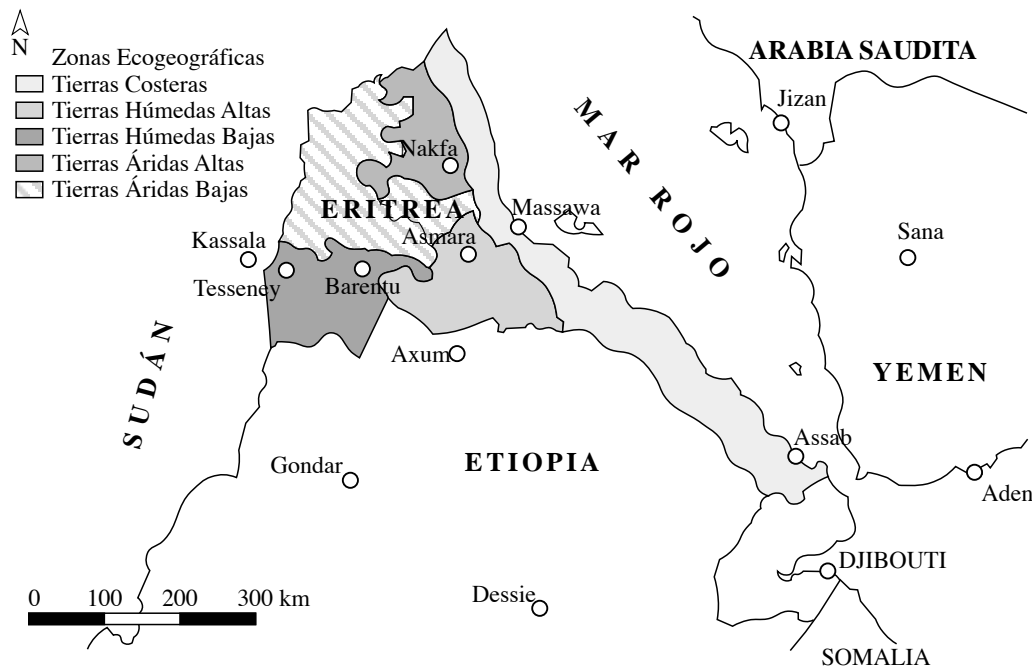


Figura 1. Situación de Eritrea en el Cuerno de Africa y zonas ecogeográficas

(15°22'N, 38°58'E, octubre 1998) y en Furrus (15°01'N, 38°58'E, marzo y octubre de 1998). En cada una de estas posiciones permanecimos en campamentos entre 1 y 10 días. La distancia a la que observamos los papiones era de menos de 150 m y utilizamos binoculares de 8 x 40 y 10 x 50, así como un monocular 20-60x Leica Televit 77 sobre un trípode. Pudimos contar los papiones y determinar la estructura en clases de edad y sexo siguiendo las definiciones de Abegglen (1984).

Descripción del hábitat

La mayoría de los datos ecogeográficos relevantes de Eritrea o no existen o están desactualizados. Nosotros hemos considerado algunos de los pocos disponibles y utilizado los siguientes parámetros:

1. *Precipitación anual* (mm a⁻¹). Según el Mapa Nacional de Eritrea 1:1.000.000 y las estaciones meteorológicas del Ministerio de Agricultura.
2. *Asentamientos humanos y ríos*. Se han registrado las posiciones según el Ministerio de Agricultura. Los ríos, siempre secos, fueron digitalizados a partir de mapas 1:500.000 del ejército soviético (1979). Además se tomaron las posiciones de las fuentes de agua mediante GPS en las proximidades de los roquedos donde duermen los papiones o en cualquier otro lugar con evidencias de primates. Todas las distancias se ajustaron a un rango de 50 m.
3. *Áreas agrícolas*. Todos los puntos con agricultura mayores de 5 Ha. Las distancias se ajustaron a los 50 m más próximos.
4. *Altitud*. Determinada directamente con GPS. La altitud media de los territorios de los papiones y la diferencia máxima de elevación en esos territorios se calculó a partir de un modelo de elevación de Eritrea (tamaño del pixel: 0,9 x 0,9 Km), ajustándose en un rango de 100 m (EROS, 1977).
5. *Índice de Diferencias Normalizadas de la Vegetación* (NDVI). Es un índice que deriva de medidas de reflectancia en las bandas roja (VIS) y próxima a la

infrarroja (NIR) del espectro electromagnético. La magnitud del NDVI está relacionada con la actividad fotosintética de la vegetación. Se utiliza una fórmula a partir de dos canales satélite: $(NIR-VIS)/(NIR+VIS)$. Las hojas verdes tienen una reflectancia del 20% o menos en el rango 0,5 a 0,7 micrón (verde a rojo) y del 60% en el rango 0,7 a 1,3 (cerca al infrarrojo). El valor se normaliza al rango $-1 \leq NDVI \leq +1$ para paliar parcialmente las diferencias en iluminación y pendiente de la superficie. El rango típico es entre -0,1 y +0,6 y los valores más altos se corresponden con una mayor productividad de materia vegetal (Kindwell, 1990). Utilizamos datos dekadal AVHRR (*Advanced Very High Resolution Radiometer*) de 10 años, comenzando en 1982, para calcular el NDVI promedio de cada pixel del área terrestre de Eritrea (EROS, 1977). Después de las debidas rectificaciones, el tamaño de cada pixel era de 7,6 x 7,9 Km. 6. *Tipo de Vegetación*. Se utilizó la clasificación de White (1983) para hábitats africanos con una categoría adicional referida a la chumbera (*Opuntia* spp), por ser éstas de especial importancia para los papiones (Kummer, 1968a). También categorizamos la vegetación en otros 100 lugares seleccionados como puntos de referencia para una posterior clasificación de datos satélite Landsat 1 MSS-WRS 182/49, 1972 y 1987 (Zinner y Torkler, 1996). Para comparar la calidad del hábitat de Eritrea con el de Etiopía utilizamos la información proporcionada por Kummer (1968a y 1995), calculando los respectivos NDVI promedio de su área de expedición (3655,3 Km²) y de su área de estudio (200,8 Km²) en Etiopía.

GIS (Geographic Information System)

Rodeamos cada punto donde se encontraron papiones con un círculo de 3 Km de radio, lo que daba un área de 28,3 Km² como territorio hipotético. Este área se corresponde con el tamaño medio de los territorios descritos en Etiopía por Sigg y Stolba (1981). Con los datos geográficos de la posición de los papiones y la in-

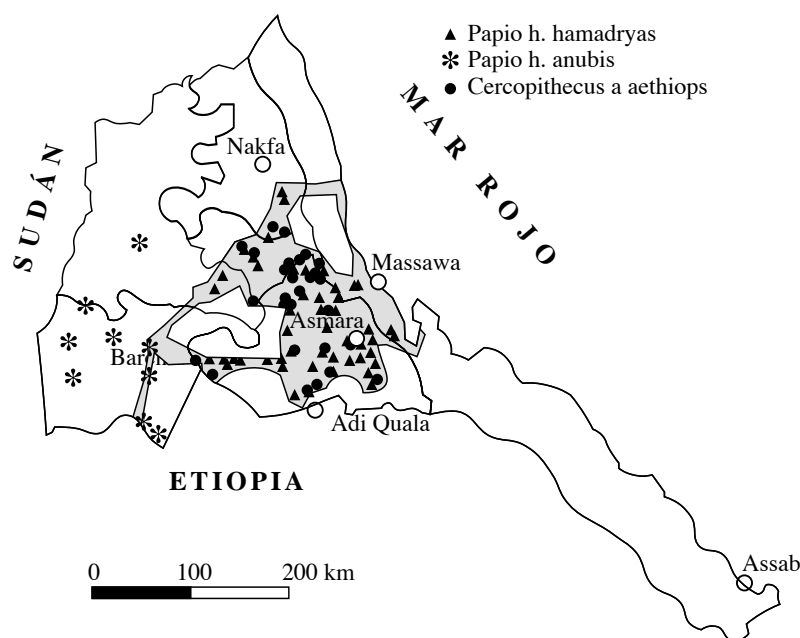


Figura 2. Área de expedición y distribución actual en Eritrea Central de los papiones hamadryas (*Papio h. hamadryas*), papiones anubis (*Papio h. anubis*) y monos grivet (*Cercopithecus a. aethiops*)

formación sobre la vegetación se realizaron un procedimiento GIS y una cartografía, para posteriormente describir los hábitats en función de los parámetros anteriores.

Análisis estadístico

Se ha utilizado análisis de regresión múltiple para conocer la relación entre el tamaño de las agregaciones, la elevación, precipitación y NDVI de los respectivos territorios. Se han utilizado ANOVA para comparaciones múltiples, contrastes t y contrastes de una media. Las frecuencias de tablas k x 2 se analizaron con el contraste χ^2 y, cuando fue necesario, se dividieron en tablas de 2 x 2 para comparaciones pos-hoc. En este caso los niveles α se ajustaron a $\alpha^* = \alpha/2(k-1)$, de acuerdo con Brunden (1972) y Bortz et al. (1990)

Resultados

Durante la expedición hemos podido confirmar la presencia en Eritrea de papiones (*Papio h. hamadryas* y *P. h. anubis*) y monos grivet (*Cercopithecus a. aethiops*). Hemos encontrado 80 roquedos en los que duermen los papiones hamadryas, en todas las altitudes y zonas ecogeográficas con la excepción de las tierras bajas húmedas del suroeste. En esta ecozona, los papiones anubis sustituyen a los hamadryas. Aquí, encontramos 9 grupos pequeños de papiones anubis (6-28 individuos), pero no pudimos describir una zona híbrida similar a la del Awash National Park de Etiopía (Nagel, 1971 y 1973; Figura 2).

Hábitat de los papiones

Los datos sobre precipitaciones, altitudes y diferencias máximas en elevación de los territorios de los papiones de Eritrea aparecen resumidos en la Tabla 2.

Medias e intervalos de precipitación (mm a ⁻¹), altitud (m) y máxima diferencia de elevación (m) en los territorios (MDE) de papiones hamadryas y anubis				
	n	Precipit.	altitud	MDE
Hamadryas	80	499 100-1000	1515 33-2736	633 100-1400
Anubis	9	544 400-800	724 601-853	189 100-300

En la Figura 3 aparecen representadas las medias de los NDVI en los territorios de los papiones hamadryas y anubis, comparados con los NDVI en las distintas ecozonas. Eritrea posee muy pobres NDVI, principalmente en las tierras bajas costeras. Los mejores NDVI se encuentran en las tierras húmedas bajas y altas. De promedio los NDVI dentro de los territorios de los papiones son más elevados que el NDVI nacional de 0,083 (test de una media). Los territorios de los primates poseen mayores NDVI que los NDVI de su ecozona. Sin embargo, no se encontraron diferencias entre los NDVI de los territorios de los papiones hamadryas y anubis ($gl= 87$, $t= -0,44$, $p= 0,66$). En la Figura 4 aparecen representados de forma comparativa una estimación de los NDVI de Eritrea y Etiopía.

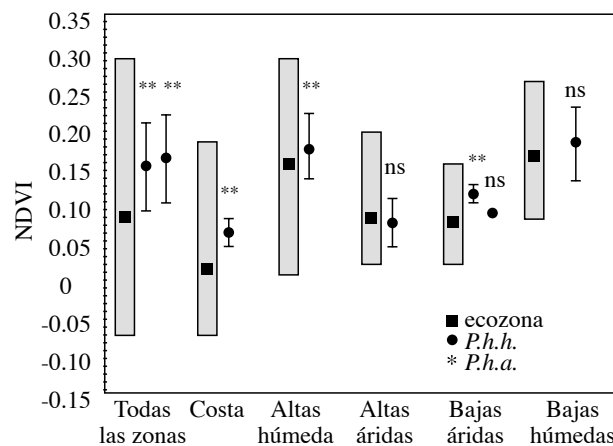


Figura 3. Índices de Diferencias Normalizadas de la Vegetación (NDVI) de las ecozonas de Eritrea (Medias e intervalos) y en los territorios de *Papio h. hamadryas* y *Papio h. anubis* (Medias \pm SD). Contraste de una media. Tamaños de las muestras: todas las zonas de *Papio h. hamadryas*= 80, *P. h. anubis*= 9; costa de *P. h. hamadryas*= 11; altas húmedas *P. h. hamadryas*= 60; altas áridas *P. h. hamadryas*= 4; bajas áridas *P. h. hamadryas*= 5, *P. h. anubis*= 2; bajas húmedas *P. h. anubis*= 7

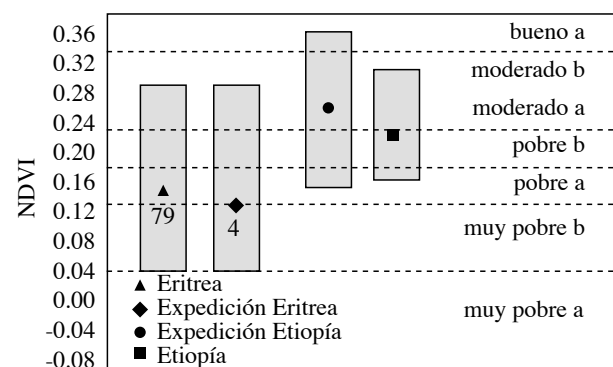


Figura 4. Índices de Diferencias Normalizadas de la Vegetación (NDVI) comparados en los hábitats de los papiones hamadryas de Eritrea y Etiopía. NDVI promedio \pm intervalos. Los datos de Etiopía corresponden a Kummer (1968a)

En promedio, en los territorios de los hamadryas de Eritrea la vegetación consistía en un 1,6% de bosque cerrado o semicerrado, 4,8% de bosque abierto, 7,3% de sabana cerrada y 11,5% abierta, 22,6% de arbustos, 8,7% de pastos, 14,3% de suelo baldío y rocas, 16% de agricultura y 8,9% de campos de chumberas. Otras áreas de asentamiento humano o de aguas interiores significaban sólo el 1% de los territorios. No se ha podido clasificar el 3,4% de las imágenes debido a la presencia de nubes y sombras. Los papiones hamadryas seleccionan las áreas más leñosas, rechazando otras áreas muy abiertas como pastizales o terrenos baldíos. La proporción de áreas agrícolas en los territorios de los papiones hamadryas era mayor que el promedio en el área de expedición. También los campos de chumberas aparecían en los territorios de los hamadryas en mucha mayor proporción que en el promedio del área recorrida.

Todos los ríos, con la excepción del Setit, en la frontera con Etiopía, son temporales en Eritrea y sólo tienen agua durante la corta estación de lluvias (julio-agosto). El agua resulta un recurso muy limitado cuando los papiones necesitan disponer de al menos

una fuente de agua. En Eritrea, los lugares donde más probablemente puede encontrarse agua durante la estación seca es en los lechos de los ríos, donde puede permanecer bajo tierra o en oquedades de las rocas. Por tanto, utilizamos la distancia al río seco más próximo como una aproximación a la calidad del hábitat en términos de disponibilidad del agua. En la Tabla 3 pueden verse las distancias entre los roquedos donde duermen los papiones hamadryas y la fuente de agua más próxima. En el caso de los papiones anubis, los registros indican que su proximidad a los lechos de los ríos es siempre menor (530 m; $gI= 87$, $t= 2.06$, $p<0.05$).

Tabla 3
Distancias entre registros de roquedos de *Papio. h. hamadryas* o registros *P. h. anubis* y el cauce seco del río más cercano (m)

Zona ecológica	<i>P. h. hamadryas</i>		<i>P. h. anubis</i>	
	n	Media \pm interv.	n	Media \pm interv.
Baja costera (E)	11	1390 50–4000	0	
Alta húmeda (S)	60	1250 50–5850	0	
Alta árida (N)	4	1180 350–1900	0	
Baja húmeda (SW)	0		7	640 100–1750
Árida baja (NW)	5	770 50–2200	2	1000 550–1450
Todas	80	1233 50–5850	9	722 100–1750

Densidad bruta poblacional y distribución de clases de edad y sexo

Los papiones hamadryas viven en un sistema social multinivel de fisión-fusión. Por ello hemos utilizado el tamaño de las agregaciones en los roquedos donde duermen para estimar el tamaño del *deme* o de la población. Es posible que estas agregaciones se correspondan con lo que Kummer (1968a) llamó banda, pero también podría corresponderse con lo que llamó tropa. Se pudo estimar el tamaño de estas agregaciones en 51 casos que aparecen resumidos en la Tabla 4. No había diferencias en el tamaño de las agregaciones al comparar éstas entre las distintas ecozonas ($F_{3,47}= 1,37$; $p> 0.25$).

En Etiopía el tamaño de las agregaciones de Kummer (1968b) variaba entre 12 y 750 papiones en un rango similar al de Eritrea. Sin embargo, el tamaño medio de las agregaciones de Etiopía (136, $n= 19$) era menor que el de Eritrea. Fuera de los roquedos, encontramos partidas de 7 a 550 papiones hamadryas, lo que es similar a lo referido por Kummer (1968a) en Etiopía (6–494). Respecto a Arabia Saudita y Yemen, sólo disponemos de información de tales partidas, pero no de las agregaciones en los roquedos. El tamaño de las partidas era de 9 a 102 individuos en Arabia Saudita (Biquand et al., 1992) y de 11 a 169 en Yemen (Al-Safadi, 1994). Hemos estimado una población cercana a los 15.000 hamadryas en nuestra área de expedición, lo que resulta en 0,58 papiones por Km^2 . En el área de Furrus, en la cuenca del río Mareb, la densidad era de 10,2 papiones por Km^2 y en el área de Durfo, en

la escarpadura este de la meseta de Hamasien, la densidad llegaba a 23,9 papiones por Km^2 . Estas densidades brutas eran muy superiores a las encontradas para los hamadryas etíopes (1,8–3,4 papiones por Km^2).

Las relaciones entre el tamaño de las agregaciones en los roquedos donde duermen los papiones hamadryas con la elevación en la que se encuentran, precipitación y NDVI de los respectivos territorios se analizaron mediante una regresión múltiple. Conjuntamente las tres variables explicarían el 16% de la varianza en el tamaño de la agregación ($R^2= 0,16$, $F_{3,47}= 3.00$, $p<0.04$), pero ninguna tenía por separado un impacto significativo (altitud: $\beta= 0,24$; precipitación: $\beta= 0,22$; NDVI: $\beta= 0,01$).

En el puente del río Barka, en Dogali, Furrus y Durfo, pudimos realizar observaciones más exhaustivas sobre la estructura de las agregaciones. En la Tabla 5 pueden verse resumidos los datos demográficos. La estructura de edad de la población estaba sesgada hacia adultos y subadultos (62,2%). La proporción de sexos media

Tabla 4
Número de papiones hamadryas encontrados en los roquedos donde duermen en varias zonas ecogeográficas de Eritrea central. Entre paréntesis aparece el número total de agregaciones en estos roquedos

Zonas ecológicas	Media \pm interv.	N (agregaciones)
Baja costera (E)	118 45–200	7 (11)
Alta húmeda (S)	214 30–800	38 (60)
Alta árida (N)	120 50–200	4 (4)
Baja húmeda (SW)		0 (0)
Árida baja (NW)	63 25–100	2 (5)
Todas las zonas	188 25–800	51 (80)

Tabla 5
Datos demográficos de una población de 6 bandas de papiones hamadryas en Eritrea central

Clases de edad-sexo	Población		Media por banda			
	N	%	N	SD	Media	%
Individuos	835		139,2	111,3		
Hembras adultas y subadultas	350	41,9	58,3	43,2	42,8	7,7
Hembras en estro	43	12,3	7,2	7,4	4,8	1,7
Machos adultos	122	14,6	20,3	15,4	15,7	2,8
Machos subadultos	47	5,6	7,8	5,4	6,2	1,0
Crías (<1 año)	77	9,2	12,8	11,2	8,6	2,5
Jóvenes	239	28,6	39,8	37,1	26,8	10,9
Adultos y subadultos	519	62,2	86,5	63,8	64,6	9,2
Crías y jóvenes	316	37,8	52,7	48,0	35,4	9,2
Proporción de sexos (H:M)	2,87		2,77	0,54		
Proporción de sexos (incl. machos subad.)	2,07		2,38	0,39		

de adultos en las bandas era de 2,77 ($\pm 0,54$) hembras por cada macho. La proporción de clases de edad-sexo en las bandas no difiere significativamente, con la excepción de la proporción de juveniles ($\chi^2= 22,19$, $gl= 5$, $p= 0,0005$) y la clase combinada de jóvenes y crías ($\chi^2= 11,89$, $gl= 5$, $p= 0,0365$).

Pudimos contar hasta 98 partidas, la mayoría de las cuales consistían de al menos un macho adulto y una hembra adulta o subadulta. La distribución de machos de cada partida en el seno de la población y de las bandas aparece sintetizada en la Tabla 6. El pro-

Tabla 6
Frecuencia de clases en las partidas (nº de machos en la partida), en la población y en las bandas

Clases en las partidas (nº de machos)	Frecuencia en la población		Frecuencia media por banda			
	N	%	Media	SD	Media	SD
Un macho y una hembra adultos (MH)	92		15,3	12,3		
Un único macho adulto y varias hembras (OMU)	56	60,9	9,3	7,5	62,5	12,0
Un único macho adulto y al menos un subadulto «seguidor»	22	23,9	3,7	3,0	23,9	7,1
Partidas MH con más de un macho adulto	14	15,2	2,3	2,1	13,6	7,5
					Machos %	Machos %
Machos adultos «solteros»	15	12,3	2,5	1,4	12,6	7,9
Machos subadultos «solteros»	19	40,4	3,2	1,9	45,3	13,5

Tabla 7
Demografía comparada de los papiones hamadryas de Eritrea, Etiopía y Arabia Saudita. Etiopía: Kummer (1968a), Arabia Saudita: Kummer et al. (1981); Arabia Saudita, salvajes y comensales: Biquand et al. (1992). Comparaciones de la muestra eritrea con las otras muestras, tablas 2 x 2, Contraste χ^2 , para α ajustada * $p<0,005$; ** $p<0,001$; *** $p<0,0001$. M= machos, H= hembras

	Eritrea	Etiopía		Arabia Saudita		
		Expedición	Muestra estudio	1981	1992 salvajes	1992 comens.
N	835	2770	1351	627	774	576
H %	41,9	32,4***	32,6***	34,4**	39,0	37,0
M %	20,2	27,4***	28,9***	18,0	22,6	18,9
M ad. %	14,6	18,0	22,9***	13,7	17,8	16,0
M subad. %	5,6	9,4**	6,0	4,3	4,8	3,0*
Prop. de sexos (H:M)	2,87	1,80***	1,42***	2,51	2,18	2,31
Incl. M subad.	2,07	1,18***	1,13***	1,91	1,73	1,96
M «solteros» ad. %	1,8		5,3***	1,4		
M ad. %	12,3		23,0	10,5		
Crías (<1 año) %	9,2		3,7***	12,6	11,0	17,5***
Jóvenes %	28,6		34,9*	34,8	27,4	26,6
Ad. y subad. %	62,2	59,8	61,5	52,5	61,6	55,9
Crías y jóvenes %	37,8	40,2	38,5	47,5	38,4	44,1

medio de la proporción de sexos en las partidas está aún más sesgado hacia hembras (3,41 $\pm 2,24$) que en el nivel de las bandas. Sin embargo, la proporción de sexos no difiere significativamente entre bandas (ANOVA $F_{5,86}= 1,48$, $p= 0,205$).

Los datos comparativos entre los datos demográficos de las poblaciones de papiones hamadryas en Eritrea, Etiopía y Arabia Saudita aparecen en la Tabla 7. Las muestras de nuestras poblaciones tenían diferencias significativas en las cuatro clases principales de edad-sexo (hembras, machos adultos, machos subadultos y jóvenes más crías) ($\chi^2= 120,95$, $gl= 15$, $p< 0,001$). Por tanto, se compararon las frecuencias de las distintas clases de edad-sexo de la muestra eritrea con los valores respectivos de las muestras de Etiopía y Arabia Saudita mediante tablas 2 x 2. Los resultados pueden verse en las Tablas 7 y 8.

Tabla 8
Proporción de sexos adultos en unidades de un macho líder (OMU) o con dos machos adultos. Los machos subadultos considerados como «seguidores» no se han incluido en el análisis. Etiopía: Kummer (1968a), Arabia Saudita: Kummer et al. (1981); Arabia Saudita, salvajes y comensales: Biquand et al. (1992). M= macho

Por unidades	Tipo	N	Proporción de sexos media SD	
Eritrea	1 M	77	3,61	2,36
Eritrea	2 M	15	2,40	0,95
Etiopía 1968	1 M	68	1,86	
Etiopía 1981	1 M	60	2,38	1,35
Arabia 1981	1 M	56	3,02	1,57
Arabia 1992 salvaje	1 M	90	2,62	
Arabia 1992 salvaje	2 M	16	1,84	
Arabia 1992 comensal	1 M	52	3,31	
Arabia 1992 comensal	2 M	11	1,36	

Discusión

Con la excepción de la ecozona de las tierras bajas del suroeste, hemos encontrado papiones hamadryas en todas las zonas eco geográficas de Eritrea. Hasta el momento no hemos podido establecer en Eritrea una zona híbrida con los papiones anubis, tal y como se ha descrito en Etiopía (Nagel, 1973). Mientras que los papiones anubis están confinados a la región húmeda del suroeste de Eritrea, con una productividad vegetal moderada y una rica vegetación de rivera, los papiones hamadryas ocupan desde los lugares más marginales en la ecozona de las tierras bajas costeras hasta las más húmedas de las tierras altas centrales. Los papiones hamadryas parecen ser así más tolerantes ecológicamente. En ningún caso están, sin embargo, confinados a las áreas semidesérticas del país, por lo que el nombre de papiones de desierto que frecuentemente se les ha asignado no nos parece adecuado para los hamadryas. Los papiones hamadryas en Arabia Saudita y Yemen muestran una distribución altitudinal y plasticidad ecológica (Biquand et al., 1992; Al-Safadi, 1994) similar a los de Eritrea.

La distribución actual de los papiones hamadryas y anubis no se desvía de la distribución histórica referida por Yalden et al. (1977) a partir de datos con más de cincuenta años de antigüedad. No obstante, dos registros históricos de papiones anubis (20 Km al sur de Adi Quala y otra a 20 Km al sudoeste de Keren) penetran profun-

damente en la región de distribución actual de los hamadryas. No podemos establecer si ello se debe a una expansión de la región de los hamadryas o, simplemente, a un error histórico de registro. Algunos estudios genéticos recientes (Wildman, 1999) muestran alguna evidencia del origen africano de los hamadryas, más que de un origen arábigo como hipotetizaron Kummer et al. (1985). Nuestros datos tampoco parecen apoyar la hipótesis de Kingdon (1997), según la cual los papiones anubis habrían desplazado parcialmente a los hamadryas, favorecidos por una atemperación de las condiciones climáticas que siguió a la última glaciación. Sin embargo, a una menor escala temporal, muy posiblemente las fluctuaciones climáticas podrían ser las responsables de algún cambio en las regiones de ambos taxones de *Papio*. La alternancia de estos eventos climáticos es frecuente en la región del Cuerno de África, por lo que las sequías podrían favorecer la expansión de los papiones hamadryas, mientras que un ambiente más húmedo favorecería la expansión de los anubis (Phillips-Conroy y Jolly, 1986).

Aunque las clases de vegetación no son directamente comparables entre Eritrea y Etiopía, sí hay algunas diferencias destacables. Los territorios de los hamadryas eritreos tienen de promedio una vegetación leñosa más densa, menos pastizales, más suelo baldío y una proporción similar de terrenos agrícolas. Parece que el contraste de los hábitats de los hamadryas de Eritrea es más acusado que el de los de Etiopía. De especial interés para el muy degradado ambiente eritreo es la relación entre los papiones hamadryas y las chumberas (*Opuntia ficus-indica*). La chumbera, introducida por los italianos en Eritrea para controlar la erosión, cubre más del 9% del territorio de los hamadryas. Los papiones comen los higos maduros y los brotes frescos de esta planta espinosa. Su contenido en agua es del 96 al 98%, por lo que puede ser un importante recurso hídrico. Además, los papiones dispersan la planta y podrían estar contribuyendo a la creación de su propio ambiente en un interesante caso de mutualismo.

En la expedición de Kummer (1968a) a Etiopía, encontró un incremento del tamaño de las tropas de hamadryas en el gradiente de oeste a este. Kummer asumió que la razón era que los roquedos se hacían más escasos hacia el este y el alimento más abundante. En Eritrea hemos encontrado una relación entre el tamaño de las agregaciones de hamadryas y la altitud. Nuestra interpretación es que la elevación aumenta la calidad del hábitat (NDVI) debido a la lluvia, aunque también aumentan los roquedos donde los papiones pueden dormir a salvo de los depredadores. Así, la escasez de roquedos no debería ser una explicación del aumento en el tamaño de los grupos.

La proporción de clases edad-sexo en la población de Eritrea se corresponde más con la muestra de Arabia Saudita (Biquand et al., 1992) que con la de Etiopía (Kummer, 1968a). Incluso, la proporción de hembras adultas-subadultas y machos de la muestra eritrea está considerablemente más sesgada hacia las hembras que en la muestra etíope, aunque no diferían de la muestra de Arabia Saudi-

ta. En las unidades con un único macho OMU (o con dos machos) de Eritrea y Arabia Saudita (datos de 1981), la proporción de sexos no difería, pero eran mayores que las que Kummer et al. (1981) encontraron para los OMU de Etiopía. En definitiva, las unidades de un único (o dos) machos tenían más hembras en Eritrea y Arabia Saudita que en Etiopía.

Se ha asumido que el origen de estas diferencias en la demografía de los papiones hamadryas de Etiopía y Arabia Saudita se debe a la asequibilidad del alimento como un factor limitante (Biquand et al., 1992). Las evidencias que apoyan esta hipótesis surgen de que las diferencias principales entre las poblaciones de Etiopía y Arabia Saudita se producen entre grupos comensales o aprovisionados de Arabia y los grupos salvajes que ocupan hábitats marginales en Etiopía. En Eritrea, los papiones hamadryas viven en hábitats más marginales incluso que los etíopes, como muestran los respectivos NDVI. Además, los papiones eritreos no son aprovisionados por la gente ni comen en vertederos, como ocurre en algunas poblaciones de Arabia Saudita. Por tanto, no existe ninguna razón para pensar que los papiones de Eritrea tengan más alimento asequible que los papiones de Etiopía. Sin embargo, la demografía de los papiones hamadryas de Eritrea se parece más a la de los de Arabia Saudita que a los de Etiopía. Por tanto, la asunción de que la disponibilidad del alimento sea el único factor que genera los cambios en la demografía no se sostiene a tenor de nuestros datos.

Se conoce por varios estudios que un exceso de comida puede favorecer la reproducción y causar un incremento en el tamaño de los grupos (Dunbar, 1987; Lyles y Dobson, 1988). Sin embargo, ello no tiene necesariamente que alterar por sí solo la proporción de sexos adultos en la población. Por tanto, queda por resolver por qué en las poblaciones de Eritrea y Arabia Saudita la proporción de hembras adultas es mayor que en Etiopía. Siguiendo la hipótesis de Phillips-Conroy y Jolly (1986) otros factores como la proporción de sexos al nacimiento, las diferencias en mortalidad de machos y hembras por caza selectiva, o la tendencia a asumir más riesgos en la defensa contra los depredadores por parte de los machos adultos y subadultos deben añadirse a la ecuación.

Agradecimientos

Queremos agradecer a Hagos Yohannes y Yacob Yohannes, del Ministerio de Agricultura del Estado de Eritrea; al Departamento de Medio Ambiente y a la Universidad de Asmara, por su colaboración en medios humanos y materiales para la realización de este estudio. Especialmente queremos agradecer a Dawit Berhane, nuestro ayudante de campo, por su inestimable ayuda, sin la cual nuestro trabajo habría sido imposible. El estudio ha sido financiado con fondos del *Deutsche Forschungsgemeinschaft* (Ga 342/7-1) y Acciones Especiales del *Ministerio de Educación y Cultura* (DGES APC98-0012).

Referencias

- Abegglen, J.J. (1984). *On Socialization in Hamadryas Baboons*. Bucknell University Press, Lewisburg, PA.
- Al-Safadi, M. (1994). The hamadryas baboon, *Papio hamadryas* (Linnaeus, 1758) in Yemen (Mammalia: Primates: Cercopithecidae). *Zool. Middle East*, 10, 5-16.
- Biquand, S., Biquand-Guyot, V., Boug, A. y Gautier, J.P. (1992). The distribution of *Papio hamadryas* in Saudi Arabia: Ecological correlates and human influence. *Int. J. Primatol.*, 13, 223-243.
- Bortz, J., Lienert, G.A. y Boehnke, K. (1990). *Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik*. Berlin: Springer.

- Brunden, M.N. (1972). The analysis of non-independent 2 x 2 tables using rank sums. *Biometrics*, 28, 603-607.
- DoE Department of Environment (1999). *Eritrean Biodiversity Stocktaking Assessment Report. Ministry of Land, Water and Environment*, Asmara, Eritrea.
- Dunbar, R.I.M. (1987). Demography and reproduction. En Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.W., Wrangham R.W. y Struhsaker T.T. (comps.), *Primate Societies* (pp. 240-249). Chicago: The University of Chicago Press.
- EROS (1997). *U.S. Geological Survey 1997: Edition: 1*, Sioux Falls, SD, USA, EROS DataCenter / International Program.
- Kidwell, K.B. (1990). *Global Vegetation Index User's Guide*. U.S. Department of Commerce/National Oceanic and Atmospheric Administration/National Environmental Satellite Data and Information Service/National Climatic Data Center/Satellite Data Services Division.
- Kingdon, J. (1997). *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Londres: Academic Press.
- Kummer, H. (1968 a). *Social Organization of Hamadryas Baboons. A Field Study*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Kummer, H. (1968 b). Two variations in the social organization of baboons. En Jay, P.C. (comp.) *Primates: Studies in Adaptation and Variability* (pp. 293-313). Nueva York: Holt, Rinehart and Winston.
- Kummer, H. (1995). *In Quest of the Sacred Baboon. A Scientist's Journey*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Kummer, H., Banaja, A.A., Abo-Khatwa, A.N. y Ghandour, A.A. (1981). A survey of hamadryas baboons in Saudi Arabia. *Fauna Saudi Arabia*, 3, 441-471.
- Kummer, H., Banaja, A.A., Abo-Khatwa, A.N. y Ghandour, A.M. (1985). Differences in social behavior between Ethiopian and Arabian hamadryas baboons. *Folia Primatol.*, 45, 1-8.
- Lyles A.M. y Dobson, A.P. (1988). Dynamics of provisioned and unprovisioned primate populations. En Fa, J.E. y Southwick, C.H. (comps.), *Ecology and Behavior of Food-Enhanced Primate Groups. Monographs in Primatology vol. 11* (pp. 167-198). Nueva York: Alan R. Liss.
- Nagel, U. (1971). Social organisation in a baboon hybrid zone. *Proc. Third Intl. Cong. Primat. (Zürich)*, 3, 48-57.
- Nagel, U. (1973). A comparison of anubis baboons, hamadryas baboons, and their hybrids at a species border in Ethiopia. *Folia Primatol.* 19, 104-165.
- Phillips-Conroy, J.E. y Jolly, C.J. (1986). Changes in the structure of the baboon hybrid zone in the Awash National Park, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 71, 337-350.
- Sigg, H. y Stolba, A. (1981). Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatol.*, 36, 40-75.
- White, F. (1983). *The Vegetation of Africa: A Descriptive Memoir to Accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO Vegetation Map of Africa*. Paris: UNESCO.
- Wildman, D.E. (1999). Pleistocene dispersal of African hamadryas baboons onto the Arabian peninsula. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.*, 2, 277.
- Yalden, D.W., Largen, M.J. y Kock, D. (1977). Catalogue of the mammals of Ethiopia. 3. *Primates. Monitore Zool. Ital. (NS) Suppl.*, 9, 1-52.
- Zinner, D. y Torkler, F. (1996). GIS and remote sensing techniques as tools for surveying primates. *Ecotropica*, 2, 41-47.