

EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN Y COMPOSICIÓN DEL PAISAJE SOBRE LA PRESENCIA DE *ATELES FUSCICEPS RUFIVENTRIS* EN COLOMBIA

Alma Hernández-Jaramillo^{1,*}, Juan Carlos Serio-Silva², Sam Shanee^{1,3}

¹Asociación Neotropical Primate Conservation Colombia, Bogotá, Colombia. <https://orcid.org/0000-0002-3728-193X>

²Instituto de Ecología AC, Xalapa, Mexico

³Neotropical Primate Conservation, Looe Hill, Seaton, Cornwall, UK. <https://orcid.org/0000-0001-5573-6208>

*Autora correspondiente. E-mail: <alma@neoprimate.org>. <https://orcid.org/0000-0002-0582-2041>

Resumen

La fragmentación del hábitat, asociada con la pérdida de biodiversidad y la disminución de poblaciones de especies silvestres, impacta negativamente los recursos ecológicos esenciales para los primates, como el alimento y reproducción. La fragmentación y los cambios en la composición del paisaje afectan la conectividad estructural del entorno y representan una amenaza significativa para el mono araña de cabeza negra (*Ateles fusciceps rufiventris*), uno de los primates más amenazados por su sensibilidad a la deforestación y la presión por cacería. Su estado de conservación no está actualizado y las respuestas a las perturbaciones en el paisaje aún son desconocidas. Este estudio busca evaluar cómo la fragmentación y composición del paisaje influyen sobre la presencia de *A. f. rufiventris* en Colombia. En este contexto, se realizó un análisis en 23 localidades con hábitat potencial para *A. f. rufiventris* en Colombia, para evaluar cómo diferentes características de composición del paisaje, como el tipo y cantidad de hábitat, así como la conectividad entre fragmentos, influyen en su presencia y comportamiento. Para ello, se recopilieron datos sobre la presencia de la subespecie y se caracterizó la composición del paisaje mediante análisis de métricas de fragmentación. La presencia de *A. f. rufiventris* se confirmó en el 52% (n=12) de las localidades evaluadas. Los resultados revelaron que las zonas con mayor área de bosques maduros y menor perturbación humana tienen una mayor probabilidad de presencia de *A. f. rufiventris*. Además, la proximidad a los asentamientos humanos afecta la presencia de *A. f. rufiventris* de manera negativa. Aunque la fragmentación del hábitat no mostró una relación significativa con la presencia de *A. f. rufiventris*, resulta fundamental mitigar sus efectos mediante la protección y restauración de los bosques existentes, así como la implementación de biocorredores que favorezcan la conectividad ecológica y un aumento de la proporción de bosques en el paisaje. Asimismo, es prioritario desarrollar programas orientados a mejorar la estructura y la composición del paisaje ante la expansión de las actividades humanas.

Palabras clave: Conectividad, conservación, ecología del paisaje, impacto humano

Abstract

Habitat fragmentation, associated with biodiversity loss and declining populations of wild species, negatively impacts essential ecological resources for primates, such as food and reproduction. Fragmentation and changes in landscape composition affect the structural connectivity of the landscape and represent a significant threat to the Colombian black headed spider monkey (*Ateles fusciceps rufiventris*), one of the most threatened primates due to its susceptibility to deforestation and hunting. Its conservation status is not yet updated and its responses to landscape disturbance are still unknown. This study aims to assess how landscape fragmentation and composition influence the presence of *A. f. rufiventris* in Colombia. We carried out analyses on 23 localities with potential habitat for *A. f. rufiventris* in Colombia. This was done to evaluate how different landscape composition characteristics, such as the type and amount of habitat and connectivity between fragments, influence the presence and behavior of the subspecies. To this end, data on the presence of the species were collected and the composition of the landscape was characterized using fragmentation metrics analysis. The presence of *A. f. rufiventris* was confirmed at 52% (n=12) of the assessed localities. Our results revealed that areas with larger area of mature forest and less human disturbance have a higher probability of *A. f. rufiventris* presence. In addition, proximity to human settlements affects the presence of *A. f. rufiventris* negatively. Although habitat fragmentation did not show a significant relationship with the presence of *A. f. rufiventris*, it is essential to mitigate its effects through the protection and restoration of existing forests, as well as the implementation of biocorridors that favor ecological connectivity and an increase in the proportion of forests in the landscape. It is also a priority to develop programs aimed at improving the structure and composition of the landscape in the face of expanding human activities.

Key words: Connectivity, conservation, landscape ecology, human impact

Introducción

La fragmentación del paisaje, entendida como un proceso en que el hábitat se divide en parches más pequeños y aislados (Fahrig, 2003), junto con los cambios en la composición del paisaje, impacta de manera significativa la distribución y viabilidad de las poblaciones silvestres de primates (Harcourt y Doherty, 2005; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2009; Benchimol y Peres, 2013). Para caracterizar la fragmentación se utilizan diferentes métricas y herramientas de análisis espacial que permiten evaluar tanto la estructura del paisaje (área y densidad de los parches), como la conectividad (distancia entre parches), la cual puede limitar la capacidad de dispersión de las especies. Por otro lado, la composición del paisaje hace referencia a los tipos de hábitats que componen un área geográfica específica, su proporción y distribución. Esto incluye la identificación de diferentes usos del suelo (e.g., bosques, agroecosistemas, áreas urbanas), así como la calidad y diversidad de estos hábitats, y las relaciones espaciales entre ellos.

La pérdida y fragmentación de hábitat y la reducción de conectividad entre parches aumenta la vulnerabilidad de las poblaciones de primates a perturbaciones y eventos determinísticos y estocásticos, ya que dificulta el desplazamiento e interacciones de los individuos, alterando sus dinámicas poblacionales y su estructura y variabilidad genética (Cowlishaw y Dunbar, 2000; Marsh, 2003; Arroyo-Rodríguez y Dias, 2009). La deforestación ha afectado el 46% de los bosques tropicales del planeta (Haddad et al., 2015), obligando a muchas poblaciones de primates a vivir en parches aislados dentro de áreas transformadas, lo que aumenta su vulnerabilidad y puede provocar reestructuración poblacional y pérdida de diversidad genética (Marsh et al., 2013; Estrada et al., 2017). La respuesta de cada especie de primate a las cambiantes condiciones de sus hábitats depende de su historia natural, dieta, dispersión y ámbito hogareño (Galán-Acedo et al., 2024). Por ejemplo, muchas especies de primates tienden a evitar áreas con alta actividad humana y fragmentación severa (Bersacola et al., 2021). Las poblaciones de monos araña (*Ateles* spp.) pueden ser especialmente sensibles a las alteraciones de su hábitat. Su tamaño corporal grande implica una alta demanda energética, lo que requiere una abundante disponibilidad de alimento y grandes áreas de espacio vital (Fedigan et al., 1988; Rylands y Keuroghlian, 1988; Galán-Acedo et al., 2024). Además, presentan una baja fecundidad, lo que limita su capacidad de recuperación frente a las perturbaciones (Campbell y Gibson, 2008). A estas presiones se suman la caza y la captura para el comercio ilegal como mascotas y para el consumo humano, lo que agrava aún más su situación (Ramos-Fernández y Wallace, 2008).

Las especies del género *Ateles* presentan requisitos específicos de hábitat, como una estructura adecuada y una alta diversidad en la composición de la vegetación. Además, tienen grandes ámbitos hogareños, recorren largas distancias diarias (Ramos-Fernández y Wallace, 2008; Wallace, 2008; Link et al., 2010; Asensio et al., 2012) y cuentan con un sistema social de fisión-fusión, en el cual los individuos se dividen y agrupan temporalmente para acceder a los recursos (Symington, 1990; Aureli et al., 2008). En fragmentos pequeños con recursos limitados la competencia por estos recursos puede generar estrés fisiológico y reducir la viabilidad de la población (Rimbach et al., 2013; Marsh et al., 2016). Además, su dieta que está compuesta por más del 70% de frutos (Di Fiore et al., 2008) los hace especialmente vulnerables a la reducción de la calidad del bosque y a la modificación de la estructura de la vegetación, factores que disminuyen la abundancia de árboles grandes productores de frutos (Hill y Curran, 2003; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Dunn et al., 2009).

En Colombia, la fragmentación del paisaje es un fenómeno ampliamente extendido debido a la expansión de la frontera agrícola, la urbanización y la tala de bosques para la extracción de recursos naturales. La región del Chocó biogeográfico, hogar de *Ateles fusciceps rufiventris*, ha experimentado una rápida pérdida de hábitat en las últimas décadas, intensificando las amenazas para su conservación (Hernández-Jaramillo et al., 2024). A pesar de su importancia ecológica y vulnerabilidad frente a la pérdida de hábitat y la fragmentación, aún existe un vacío significativo en el conocimiento sobre cómo las características específicas de la fragmentación y la composición del paisaje afectan la presencia de *A. f. rufiventris* en la región. En el país no existen datos sobre el ámbito hogareño de *A. f. rufiventris*, pero en Ecuador se ha estimado que utilizan fragmentos entre las 35 a 124 ha (Cervera y Griffith, 2016).

Este estudio tuvo como objetivo evaluar cómo la fragmentación y composición del paisaje influyen en la presencia de *Ateles fusciceps rufiventris* en Colombia. La principal plantea que su presencia será más probable en áreas con menor fragmentación y en aquellas donde los hábitats forestales sean más grandes y menos perturbados por actividades humanas. Dado que *A. f. rufiventris* depende de los bosques, se espera que su presencia se relacione positivamente con la cantidad de bosque disponible, mientras que la distancia entre los parches se relacionará negativamente con su presencia. Este análisis no solo contribuye al conocimiento de la ecología de *A. f. rufiventris*, sino que también ofrece recomendaciones cruciales para las políticas de conservación, como la creación de corredores biológicos, la restauración de hábitats fragmentados y la implementación de medidas de manejo sostenible en áreas clave para la conservación de los primates en Colombia.

Métodos

Selección de áreas de estudio

Nuestra área enfoque cubre las laderas occidentales de la Cordillera Occidental de los Andes, y las tierras bajas occidentales hasta la costa pacífica en Colombia. La mayor parte de esta zona se encuentra en la región biogeográfica del Chocó Colombiano e incluye la región de Urabá, un tramo de costa caribeña en el noroeste de Colombia, y el valle central del río Magdalena con sus afluentes Cauca-Nechí y San Jorge (Bonilla, 2021). La precipitación anual oscila entre 800 mm y 12.000 mm, con temperaturas diurnas entre 12,6 °C y 35,0 °C, y humedad relativa promedio de 80% (Rangel-Churio y Arellano, 2004).

Recolección de Datos

Seleccionamos 23 localidades en las que verificamos la presencia o ausencia de la subespecie *Ateles fusciceps rufiventris*. Muestreamos los sitios entre noviembre de 2018 y septiembre de 2022 (Figura 1), visitando áreas dentro de la EOO, definida como el área geográfica máxima de distribución de *A. f. rufiventris* (IUCN 2019). Durante los muestreos se utilizó detección directa, indirecta y entrevistas con personas locales, recorriendo

senderos existentes en zonas boscosas y abriendo nuevos con el menor impacto posible (i.e., sin exceso de ruido, camino angosto, alteración mínima de la vegetación circundante) para acceder a zonas menos alteradas. Detección directa se refiere a registro visual de *A. f. rufiventris* y detección indirecta incluyó vocalización, heces y confirmación confiable de entrevistados claves. Los recorridos en el bosque, siempre en compañía de al menos un residente local, se realizaron en cada sitio hasta encontrar a *A. f. rufiventris* o por un máximo de tres días. Si después de tres días no se encontraba, ni era reconocido por los entrevistados, se consideró ausente en el sitio. Se entrevistó a habitantes locales con el apoyo de fotografías y dibujos para identificar especies de primates presentes. Escogimos informantes locales con base en dos tipos de muestreo (Newing et al., 2011): 1) *Muestreo a conveniencia*: seleccionamos entrevistados adultos que mostraron disposición y disponibilidad para participar, identificando personas clave con una relación directa con el bosque, como por ejemplo, cazadores o aserradores; 2) *Muestreo por bola de nieve*: utilizamos información en cadena y recomendaciones de los entrevistados para identificar personas clave en la comunidad hasta que dejaron de aparecer nuevos candidatos (Patton, 2002; Tójar, 2006).

Análisis espacial

Utilizando ArcGIS 10.5 (ESRI 2020), clasificamos el uso del suelo y la cobertura vegetal con datos de sensores remotos, utilizando la leyenda Corine Land Cover adaptada para Colombia; el mapa fue creado a partir de imágenes satelitales con resolución espacial de 30 metros (IDEAM, 2017). Generamos un mapa raster con cinco clases de cobertura: bosque, bosque fragmentado (parches de bosque alterados por actividades humanas que están rodeados por otros usos del suelo), agroecosistema (cultivos, ganadería, estructuras humanas), vegetación secundaria (áreas previamente intervenidas con regeneración natural por abandono) y agua (Figura S1). Calculamos el porcentaje de cobertura boscosa (la capa de bosque) en cada ventana de análisis.

Para analizar la composición del paisaje y la distribución de *A. f. rufiventris*, definimos un centroide para cada localidad muestreada. Cada centroide representó tanto los sitios con registros confirmados de presencia de *A. f. rufiventris* como aquellos en los que se realizaron búsquedas sin verificación de su presencia. En torno a cada centroide delimitamos una ventana de análisis del paisaje de 2.800 ha (correspondiente a un radio de 3 km) (Gorresen y Willig, 2004; Klingbeil y Willig 2009; Peck et al., 2011). Esta delimitación se realizó con base en reportes para especies del género, que recorren en promedio distancias diarias de 3 km (Suarez, 2006) y tienen un ámbito hogareño que incluyen hasta 900 ha (Klein y Klein, 1977; Campbell, 2000; Dew, 2005; Suarez, 2006; Wallace, 2006; Asensio et al., 2017).

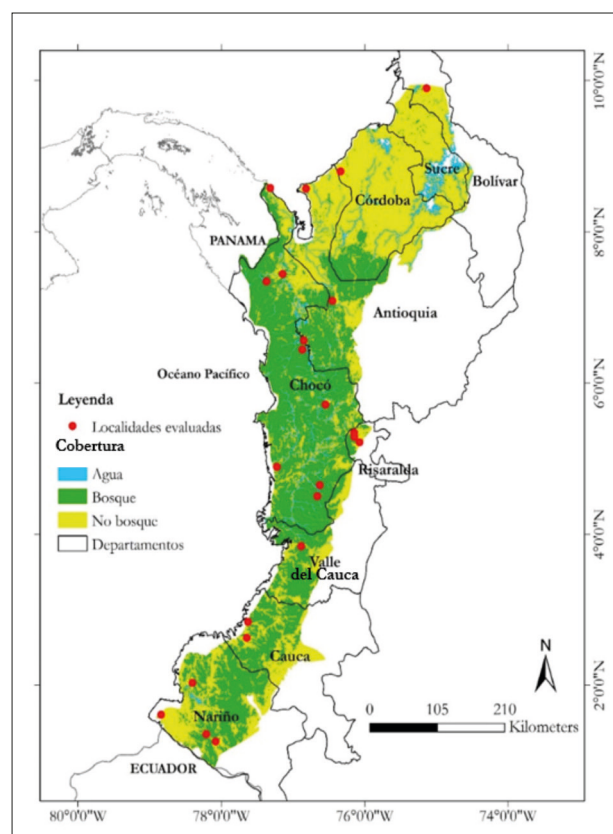


Figura 1. Ubicación geográfica de las 23 localidades evaluadas a lo largo de la distribución potencial de *Ateles fusciceps rufiventris* en Colombia. “No bosque” incluye bosque fragmentado, agroecosistema, y vegetación secundaria.

Fragmentación

En las 23 localidades incluidas en este estudio, analizamos la densidad de parches, el aislamiento de los parches y el índice de parche mayor para determinar el efecto de la fragmentación (Correa-Ayram et al., 2014; Tabla 1). En este estudio, se definió como parche de hábitat las áreas clasificadas como bosque y bosque fragmentado. Realizamos los cálculos de las métricas de paisaje con Fragstats 4.2 usando la regla de vecindad de ocho vecinos, que considera adyacentes todas las celdas contiguas, permitiendo definir la conectividad espacial entre píxeles de la misma cobertura en un entorno de 3×3 (McGarigal et al., 2002). Determinamos la distancia lineal desde el bosque hasta el asentamiento humano más cercano (D_AHU) (Tabla 1) generando tabla de cercanía entre capas de puntos. Para ello, utilizamos una capa raster con la localización de los parches de bosque y otra con la ubicación de los asentamientos humanos, y se aplicó la herramienta Near de ArcGIS. De manera similar, para calcular la distancia entre cada parche de bosque y la ciudad más cercana, empleamos una capa con la ubicación georreferenciada de centros urbanos clasificados como ciudades. La herramienta Near estimó la distancia mínima en línea recta desde el borde de cada parche de bosque y el centroide urbano más próximo.

Composición del paisaje

Para evaluar el efecto de la composición del paisaje calculamos el índice de diversidad y el índice de equidad de Shannon, así se determinó el porcentaje de bosque en relación con otros tipos de uso del suelo para entender la proporción de las coberturas en el paisaje (Mateucci y Silva, 2005; Galán-Acedo et al., 2018) (Tabla 1).

Análisis de datos

Verificamos la normalidad de los datos con una prueba de Shapiro-Wilk. Una de las variables no tuvo distribución normal (Tabla S1) por lo que para comprobar si las variables estaban correlacionadas se aplicó el análisis de correlación de Spearman (Tabla S2). Utilizamos modelos lineales generalizados binomiales para analizar la relación entre la presencia de *Ateles fusciceps rufiventris* (variable dependiente) y las variables de fragmentación y composición del paisaje (variables independientes). Todos los análisis estadísticos se realizaron en R (R Core Team, 2024).

Resultados

Se visitaron 23 localidades distribuidas en los departamentos de Bolívar (n=1), Córdoba (n=1), Antioquia (n=2), Chocó (n=9), Risaralda (n=3), Valle del Cauca (n=1), Cauca (n=2) y Nariño (n=4) (Figura 1), con altitudes que oscilaron entre 0 y 1.850 m.s.n.m. Se confirmó la presencia de *Ateles fusciceps rufiventris* en 12 (52%) de estas localidades (Figura 2, Tabla 2).

Fragmentación del Paisaje

El 50% de los sitios con presencia de monos araña tuvieron valores de densidad de parches menores a 0,12, frente al 19% de los sitios sin presencia. Es decir, la mayoría de los sitios con presencia de *A. f. rufiventris* estuvieron asociados a un paisaje menos fragmentado.

Los valores menores a 25 en el grado de desconexión se asociaron al 50% de los sitios con presencia y al 10% de los sitios sin presencia. El 67% de los sitios con presencia

Tabla 1. Definición de métricas usadas para este estudio (McGarigal y Marks, 1994; Saura y Martínez-Millán, 2001; McGarigal et al., 2002).

Tipo de métrica	Definición	Efecto
Densidad de parches (PD)	Número de parches por unidad de área	Fragmentación
Aislamiento de parches (CONNECT)	Grado de desconexión física entre los parches, representado por la distancia entre parches. Valor 0 cuando solo hay un fragmento o ninguno de los fragmentos está conectado; Valor 100 cuando todos los fragmentos están conectados	Fragmentación
Índice de parche mayor (LPI)	Porcentaje que ocupa el fragmento más grande en el total de tipos de cobertura	Fragmentación
Índice de diversidad de Shannon (SHDI)	Medida de la diversidad de los ecosistemas naturales y presentes en un área de interés y de su abundancia relativa. Valores cercanos a 0 indican baja diversidad y valores cercano a 1,6 alta diversidad o un paisaje más heterogéneo.	Composición
Índice de equidad de Shannon (SHEI)	Medida de la equidad con que los diferentes ecosistemas presentes en el área de interés ocupan dicha extensión. Valores cercanos a 0 indican baja equidad (i.e., una clase de usos del suelo domina el paisaje) y valores cercanos a 1 alta equidad (i.e., todas las clases de uso del suelo tienen la misma proporción)	Composición
Bosque (Bq)	Porcentaje de cobertura de bosque	Composición
Distancia a asentamiento humano más cercano (D_AHU)	Distancia al borde del asentamiento humano más cercano	Composición

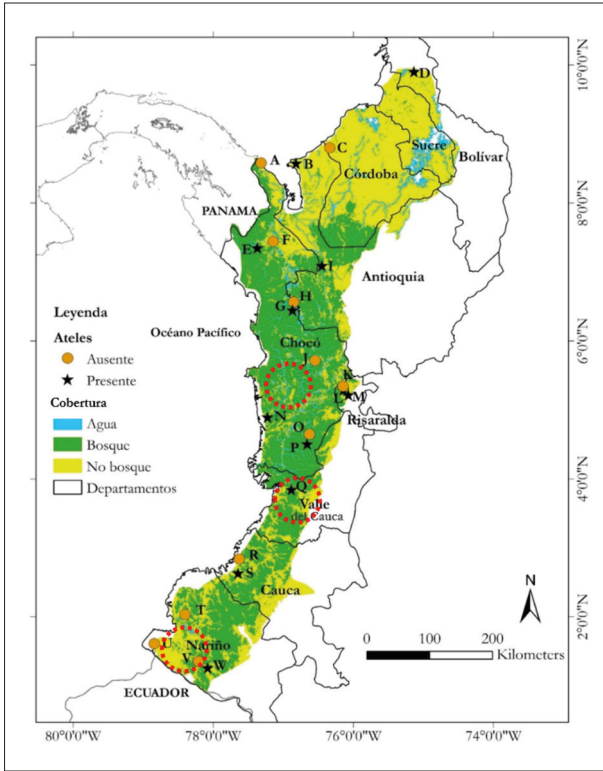


Figura 2. Detalle de las localidades evaluadas. A. Aguacate. B. Marimonda. C. Los Córdoba. D. San Juan. E. Barranco. F. Saliquí. G. Tebadá. H. Conto. I. Pavarandó. J. Tutunendo. K. Bachichí. L. Amurrapá. M. Tatamá. N. Dotenedó. O. Sipí. P. Sipí alto. Q. Venado. R. Santa Rosa. S. Cheté. T. Iscuandé. U. El Jagua. V. El diviso. W. Nambí. Más detalles en Anexo 1. Círculos de línea punteada roja son puntos críticos de deforestación (Etter et al., 2006; Fagua et al., 2019). “No bosque” incluye bosque fragmentado, agroecosistema, y vegetación secundaria.

tuvieron valores mayores a 50 en el índice de parche mayor, comparado con el 46% de los sitios sin presencia (Tabla 2, Figura 3). No se observaron diferencias significativas para las métricas de fragmentación (Figura 3).

Composición del Paisaje

Se encontró que las localidades con mayor porcentaje de bosque tuvieron una mayor probabilidad de presencia de *Ateles fusciceps rufiventris*. Los sitios con presencia de monos araña mostraron mayores porcentajes de bosque. En 10 de los 12 parches con presencia de *A. f. rufiventris*, el porcentaje de bosque superó el 60%, excepto en Antioquia y Bolívar, departamentos con mayor pérdida de hábitat para *A. f. rufiventris* (Tabla 2). Se observaron diferencias significativas en el porcentaje de bosque entre los sitios con y sin monos ($z=2,016$, $df=21$, $p=0,0438$), lo que sugiere que mayores valores de porcentaje de bosque se asocian con una mayor probabilidad de presencia de *A. f. rufiventris* (Figura 4).

Discusión

Impacto de la Composición del Paisaje sobre la Presencia de A. f. rufiventris

Nuestros resultados destacan que la composición del paisaje influye sobre la distribución de *Ateles fusciceps rufiventris*. Las localidades con mayor porcentaje de cobertura forestal presentan una mayor probabilidad de presencia de *A. f. rufiventris*, ya que los bosques son sus hábitats preferidos y por lo tanto son susceptibles a su pérdida (Galán-Acedo et al., 2019b; Daskalova et al., 2020). Esto resalta la importancia de conservar la integridad del hábitat y garantizar la disponibilidad de recursos. De acuerdo con Ordoñez-Gómez et al. (2014), la disponibilidad de hábitat tiene un impacto más relevante sobre las especies del género *Ateles* que la fragmentación del paisaje, como lo encontramos en este estudio. Cuando la disponibilidad de hábitat es alta, mejora la conectividad y aumenta tanto la oferta de alimento como el tamaño del hogar (Fahrig, 2003; Wallace, 2008; Chaves et al., 2012). Hay un potencial declive y colapso poblacional en paisajes con menos del 30-40% de cobertura de bosque (Galán-Acedo et al., 2019a; Rybicki y Hanski, 2013; Saldívar-Burrola et al., 2022).

Ordóñez-Gómez et al. (2014) encontraron que las especies del género *Ateles*, debido a su tamaño, necesitan paisajes con una alta cobertura de bosque (i.e., >60%; Ordóñez et al., 2014), ya que están estrechamente vinculadas a la disponibilidad de recursos alimenticios (Chaves et al., 2012; Galán-Acedo et al., 2019; Arroyo-Rodríguez et al., 2021). En este sentido, la probabilidad de presencia de *A. f. rufiventris* disminuye en parches de bosque más pequeños y en áreas transformadas por actividades humanas, como la ganadería y la agricultura. Esto está alineado con los datos sobre ámbito de hogar de especies del género *Ateles*, que varía entre 35 a más de 900 ha entre paisajes fragmentados y con baja intervención humana (Campbell, 2000; Pozo, 2001; Cervera y Griffith, 2016).

La relación negativa significativa entre la presencia de *Ateles fusciceps rufiventris* y la proximidad a asentamientos humanos resalta la necesidad de conservar áreas remotas y sin intervención (Moscoso, 2010; Ramos Fernandez y Wallace, 2008). La cacería y la baja tasa de reproducción (Di Fiore y Campbell, 2007; Shimooka et al., 2008) pueden ser factores clave para la extinción local de *A. f. rufiventris*, como se observó en la localidad de El Diviso (punto V en Figura 2) y como se ha documentado por otros autores (Aquino et al., 2012; Altrichter y Carbonell, 2013; Peres et al., 2016; Pérez-Peña et al., 2018).

El uso del suelo ha cambiado drásticamente a lo largo de la distribución de *Ateles fusciceps rufiventris*, en las últimas décadas, con una reducción del 10% en áreas forestales

Tabla 2. Métricas evaluadas por cada localidad. Abreviaturas: Densidad de parches (PD), aislamiento de parches (CONNECT), índice de parche mayor (LPI), índice de diversidad (SHDI), índice de equitatividad (SHEI), distancia del bosque al asentamiento humano más cercano (D_AHU), y distancia del bosque a la ciudad más cercana (D_MUC).

Sitio	Depto	Altitud m.s.n.m	A. f. rufiventris	Comunidad	PD	CONNECT	LPI	SHDI	SHEI	% Bosque	D_AHU (km)	D_MUC (km)
Sipí alto	Chocó	150	Presente	Afro	0,2	50	93,8	0,27	0,57	98,5	10	10
Tebadá	Chocó	27	Presente	Afro	0,04	0	96,4	0,15	0,66	98,3	6	10
Barranco	Chocó	109	Presente	Indígena	0,04	15	79,2	0,69	0,43	97,2	4	29
Santa Rosa	Cauca	60	Ausente	Indígena	0,24	29,17	24,2	1	0,8	95,2	3	10
Tatamá	Risaralda	1851	Presente	Mestiza	0,11	28,57	67,5	0,93	0,69	85,5	5	5
Cheré	Cauca	87	Presente	Afro	0,08	62,5	36,9	0,97	0,69	78,5	5	13
El diviso	Nariño	700	Ausente	Indígena	0,16	22,92	36,8	0,98	0,7	77,6	3	25
Dotenedó	Chocó	28	Presente	Afro	0,13	31,82	38,5	1,13	0,72	73,5	5	15
Venado	Valle	91	Presente	Afro	0,08	17,27	68,2	0,82	0,49	73	3	7,5
Pavarandó	Antioquia	255	Presente	Indígena	0,12	21,87	61,7	0,78	0,63	70,5	6	15
Ñambí	Nariño	1544	Presente	Mestiza	0,16	44	62,4	1,08	0,6	6,9	4	15
Aguacate	Chocó	38	Ausente	Afro	0,12	22,81	37,2	1,23	0,74	62,7	2	13
Amurrapá	Risaralda	1063	Presente	Afro	0,2	25	58,9	1,1	0,81	61	3	17
Bachichí	Risaralda	650	Ausente	Afro	0,12	26,67	27,9	1,26	0,9	50	0,6	19
Iscuandé	Nariño	3	Ausente	Afro	0,27	57,14	26,7	1,05	0,74	49,2	1,5	3
Sipí	Chocó	59	Ausente	Afro	0,31	28,57	51,1	0,7	0,75	45,6	0,55	0,5
Tutunendo	Chocó	105	Ausente	Afro	0,12	39,29	65	0,68	0,61	25,3	3	13
Salaquí	Chocó	0	Ausente	Afro	0,04	10,71	63,9	0,72	0,69	24,64	2	3
El Jagua	Nariño	119	Ausente	Afro	0,16	33,33	76,3	0,61	0,51	23	3,5	19
Marimonda	Antioquia	21	Presente	Mestiza	0,04	9,09	37,6	1,08	0,89	22	4	17
Conto	Chocó	31	Ausente	Afro	0,29	27,27	35,3	1,01	0,86	17,6	1,5	5
San Juan	Bolívar	482	Presente	Mestiza	0,28	17,88	24,1	1,26	0,82	12	4	9,5
Los córdobas	Córdoba	167	Ausente	Mestiza	0,08	50	70,9	0,5	0,76	1,7	2	11

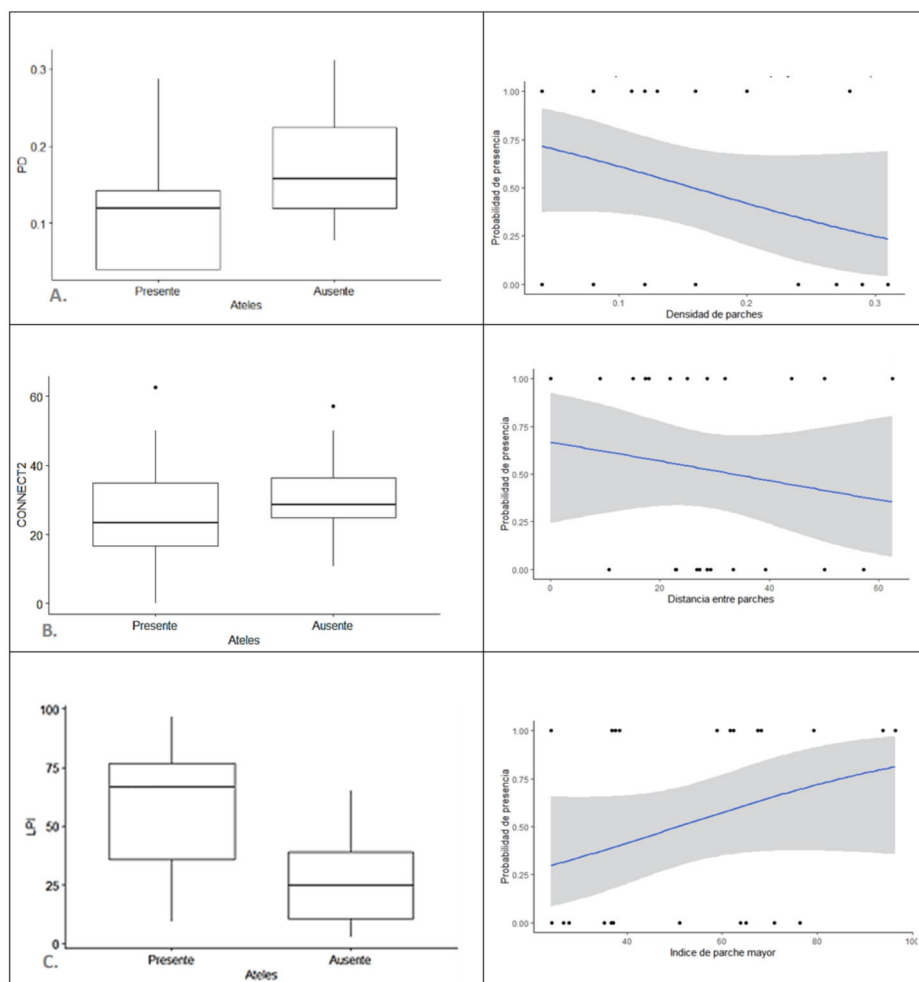


Figura 3. Resultados del análisis de ocurrencia de *Ateles fusciceps rufiventris*. Izquierda: diagrama de cajas que muestra (A) la densidad de parches (PD), (B) la distancia entre parches (CONNECT2) y (C) el índice de parche mayor (LPI) en relación con la ocurrencia de esta subespecie. Derecha: Modelo lineal generalizado binomial de la relación entre la probabilidad de ocurrencia de *A. f. rufiventris* y la densidad de parches (A), la distancia entre parches (B) y el índice de parche mayor (C).

casi intactas debido a la colonización y recolonización humana (Negret et al., 2017; Clerici et al., 2019; Correa-Ayram et al., 2020). Los índices de huella humana en el Pacífico colombiano, una región muy biodiversa (Myers et al., 2000; Gómez et al., 2014), son muy altas. Se han identificado tres puntos críticos de deforestación en el Chocó biogeográfico: Quibdó-Tribugá, Farallones-Micay y Patía-Mira (Etter et al., 2006; Fagua et al., 2019; Figura 2). Esta región, fundamental como corredor biológico (Correa-Ayram et al., 2020) y *hotspot* de biodiversidad, está amenazada por la transformación de su cobertura forestal (Myers et al., 2000). La destrucción del hábitat reduce la población de primates en el neotrópico, afectando interacciones, procesos demográficos y tamaños poblacionales debido a la falta de dispersión (Ravetta y Ferrari, 2009; Arroyo-Rodríguez y Dias, 2010; Link et al., 2010; Marsh y Chapman, 2013). La sustitución de vegetación nativa por cultivos y pastos representa una amenaza significativa a corto y mediano plazo para las especies.

La persistencia de *Ateles fusciceps rufiventris* en la mayoría de grandes parches de bosque está favorecida por una menor presión de cacería y de enfermedades en estos lugares poco intervenidos (Peres, 2001; Arroyo-Rodríguez y Dias, 2010). La subespecie presenta mayor probabilidad de presencia en bosques conservados y remotos, alejados de asentamientos y caminos (Terborgh, 1986). En zonas con intensa cacería, como al menos en cinco localidades (Barranco (E), Pavarandó (I), Dotenedó (N), Santa Rosa (R) y Iscuandé (T): Figura 2), puede producirse una extinción local y una reducción en el tamaño poblacional efectivo (Marsh et al., 1987; Peres, 1990; Sorensen y Fedigan, 2000; Aquino et al., 2013). Este estudio subraya la necesidad urgente de conservar hábitats remotos y poco perturbados, reducir la fragmentación del paisaje y promover la conectividad ecológica entre los parches forestales. También resalta la importancia y necesidad de restaurar hábitats forestales continuos y considerar la estructura del paisaje en las estrategias de conservación (Galán-Acedo et al., 2019b), especialmente

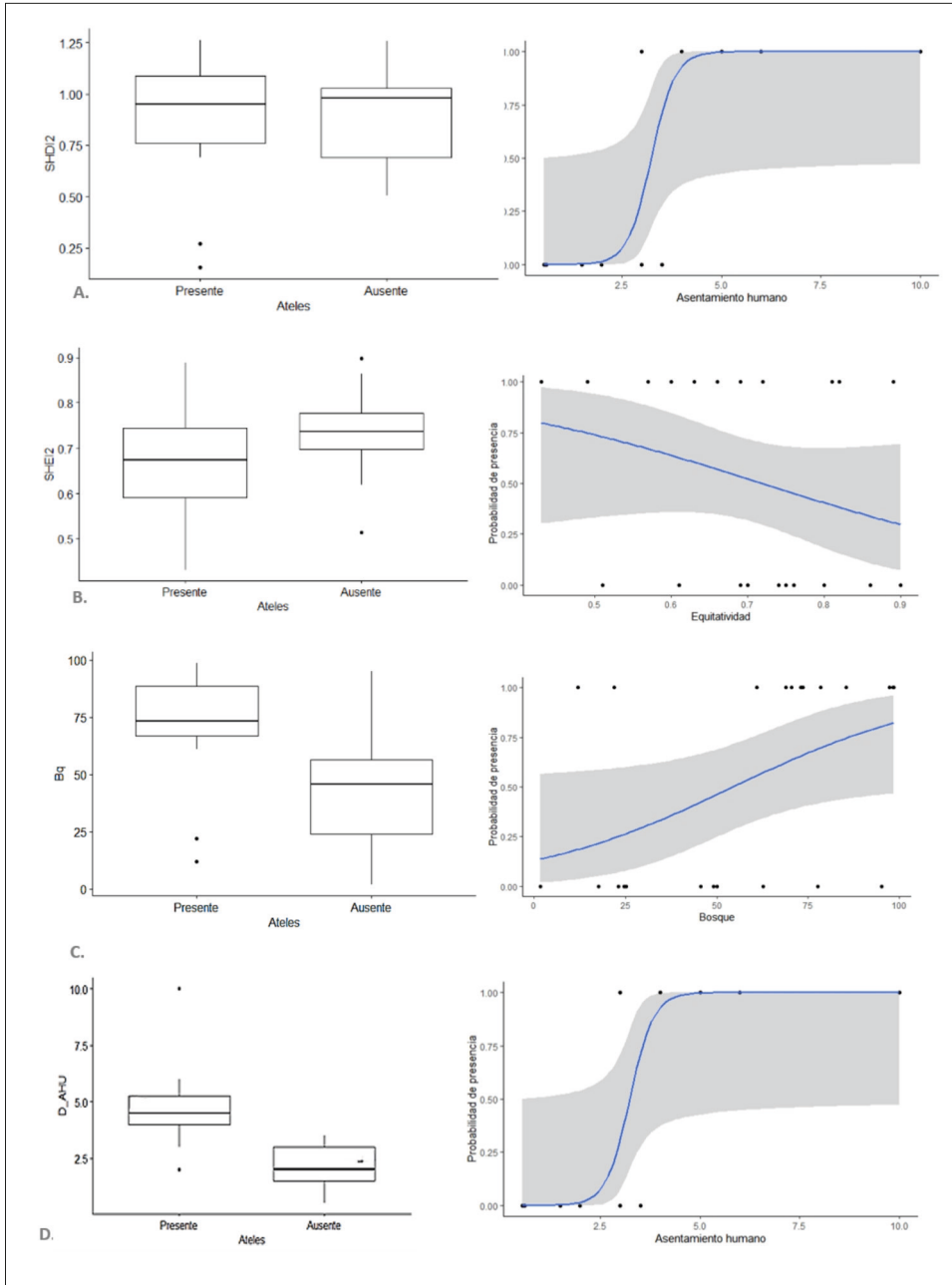


Figura 4. Resultados del análisis de ocurrencia de *Ateles fusciceps rufiventris*. Izquierda: diagrama de cajas que muestra (A) Índice de diversidad de Shannon (SHDI), (B) Índice de equidad de Shannon (SHEI), (C) Porcentaje de cobertura de bosque (Bq) y (D) Distancia del bosque al asentamiento humano más cercano (D_AHU) en relación con la ocurrencia de *A. f. rufiventris*. Derecha: Modelo lineal generalizado binomial para Índice de diversidad de Shannon (A), Índice de equidad de Shannon (B), Porcentaje de cobertura de bosque (C) y Distancia del bosque al asentamiento humano más cercano (D), con diferencias significativas y la ocurrencia de *A. f. rufiventris*.

en áreas afectadas por la expansión agrícola, minera, urbanización y otras actividades humanas. La protección de estas áreas es fundamental para mitigar el impacto del cambio en el uso del suelo sobre *A. f. rufiventris* y garantizar su supervivencia a largo plazo en el Chocó biogeográfico.

Agradecimientos

Agradecemos a las comunidades locales por su apoyo e información esencial para esta investigación. Agradecemos especialmente a Luciana Porter, Javier Laborde, Denise Spaan, Jessica W. Lynch, Ítalo Mourthé,

Sebastián García Restrepo y a los revisores anónimos que hicieron extensos comentarios para mejorar este manuscrito. También agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, México) por la subvención CVU 939142. El trabajo de campo fue apoyado por la Asociación Neotropical Primate Conservation Colombia gracias a subvenciones de Margot Marsh Biodiversity Foundation, y the People's Trust for Endangered Species.

Referencias

- Altrichter, M. y Carbonell, F. 2013. Efectos de la cacería en la Reserva Indígena Talamanca Bribri-Cabécar e importancia del parque internacional La Amistad, Costa Rica. *R. Lat. Conserv.* 3(2): 38–47.
- Aquino, R., Cornejo, F. M., Pezo, E. y Heymann, E. W. 2012. Distribution and abundance of white-fronted spider monkeys, *Ateles belzebuth* (Atelidae), and threats to their survival in Peruvian Amazonia. *Folia Primatol.* 84(1): 1–10.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *Int. J. Primatol.* 27: 1079–1096. <https://doi.org/10.1007/s10764-006-9061-0>
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. 2009. Conceptualization and measurement of habitat fragmentation from the primates' perspective. *Int. J. Primatol.* 30: 497–514. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9355-0>
- Arroyo-Rodríguez, V. y Dias, P. 2010. Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *Am. J. Primatol.* 72(1): 1–16. <https://doi.org/10.1002/ajp.20753>
- Arroyo-Rodríguez, V. et al. 2017. Spider monkeys in human-modified landscapes: the importance of the matrix. *Trop. Conserv. Sci.* 10: 1940082917719788.
- Arroyo-Rodríguez, V. et al. 2021. Preserving 40% forest cover is a valuable and well-supported conservation guideline: reply to Banks-Leite et al. *Ecol. Lett.* 24(5): 1114–1116.
- Asensio, N., Schaffner, C. M. y Aureli, F. 2012. Variability in core areas of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a tropical dry forest in Costa Rica. *Primates* 53: 147–56.
- Asensio, N., Murillo-Chacon, E., Schaffner, C. M. y Aureli, F. 2017. The effect of roads on spider monkeys' home range and mobility in a heterogeneous regenerating forest. *Biotropica* 49(4): 546–554. <https://doi.org/10.1111/btp.12441>
- Aureli, F. et al. 2008. Fission-fusion dynamics: new research frameworks. *Curr. Anthropol.* 49(4): 627–654.
- Benchimol, M. y Peres, C. A. 2013. Anthropogenic modulators of species–area relationships in Neotropical primates: a continental-scale analysis of fragmented forest landscapes. *Divers. Distrib.* 19(11): 1339–1352.
- Bersacola, E., Hill, C.M. y Hockings, K.J. 2021. Chimpanzees balance resources and risk in an anthropogenic landscape of fear. *Sci. Rep.* 11: 4569. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83852-3>
- Bonilla, N. S. 2021. Especies de interés especial cerro Tacarcuna-Chocó, en el marco del proyecto Colombia BIO (v1.5) [Dataset/Checklist]. Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico John Von Neumann - IIAP. <https://doi.org/10.15472/ahkz3n>
- Campbell, C. J. 2000. The reproductive biology of black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*): integrating behavior and endocrinology. Doctorate thesis, University of California–Berkeley, Berkeley, CA, EUA.
- Campbell, C. J. y Gibson, K. N. 2008. Spider monkey reproduction and sexual behavior. En: *Spider monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*, C. J. Campbell (ed.), pp.266–287. Cambridge University Press, New York, NY.
- Cervera, L. y Griffith, D. 2016. New Population and Range Extension of the Critically Endangered Ecuadorian Brown-Headed Spider Monkey (*Ateles fusciceps fusciceps*) in Western Ecuador. *Trop. Conserv. Sci.* 9: 167–77.
- Chaves, O. M., Stoner, K. E. y Arroyo-Rodríguez, V. 2012. Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica* 44(1): 105–113. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00766.x>
- Clerici, N., Salazar, C., Pardo-Díaz, C., Jiggins, C. D., Richardson, J. E. y Linares, M. 2019. Peace in Colombia is a critical moment for Neotropical connectivity and conservation: save the northern Andes–Amazon biodiversity bridge. *Conserv. Lett.* 12(1): e12594. <https://doi.org/10.1111/conl.12594>
- Correa-Ayram, C. A., Mendoza, M. E. y López Granados, E. 2014. Análisis del cambio en la conectividad estructural del paisaje (1975–2008) de la cuenca del lago Cuitzeo, Michoacán, México. *Rev. Geogr. Norte Gd.* 59: 7–23.
- Correa-Ayram, C., Etter, A., Díaz-Timoté, J., Buriticá, S. R., Ramírez, W. y Corzo, G. 2020. Spatiotemporal evaluation of the human footprint in Colombia: Four decades of anthropic impact in highly biodiverse ecosystems. *Ecol. Indic.* 117: 106630. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106630>
- Cowlishaw, G. y Dunbar, R. 2000. *Primate conservation biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Daskalova, G. N., Myers-Smith, I. H., Bjorkman, A. D., Blowes, S. A., Supp, S. R., Magurran, A. E. y Dornelas, M. 2020. Landscape-scale forest loss as a catalyst of population and biodiversity change. *Science* 368: 1341–1347. <https://doi.org/10.1126/science.aba1289>
- Dew, J. L. 2005. Foraging, food choice, and food processing by sympatric ripe-fruit specialists: *Lagothrix poeppigii* and *Ateles belzebuth belzebuth*. *Int. J. Primatol.* 26: 1107–1135.
- Di Bitetti, M. S., Paviolo, A. y De Angelo, C. 2014. Camera trap photographic rates on roads vs. off roads: location does matter. *Mastozool. Neotrop.* 27(1): 37–46.
- Di Fiore, A. y Campbell, C. J. 2007. The atelines: variation in ecology, behavior and social organization. En: *Primates in Perspective*, C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C.

- MacKinnon, M. Panger y S. K. Bader (eds.), pp.155–185. Oxford University Press, New York, NY.
- Di Fiore, A., Link, A. y Dew, J. L. 2008. Diets of wild spider monkeys. En: *Spider monkeys: Behavior, ecology and evolution of the genus Ateles*. C. J. Campbell (ed.), pp.81–137. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dunn, J. C., Cristóbal-Azkarate, J. y Veá, J. J. 2009. Differences in diet and activity pattern between two groups of *Alouatta palliata* associated with the availability of big trees and fruit of top food taxa. *Am. J. Primatol.* 71: 654–662.
- ESRI (2020). ArcGIS Desktop (Version 10.5). Environmental Systems Research Institute.
- Estrada, A. et al. 2017. Impending extinction crisis of the world's primates: why primates matter. *Sci. Adv.* 3(1): e1600946. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600946>
- Etter, A., McAlpine, C., Wilson, K., Phinn, S. y Possingham, H. 2006. Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agric. Ecosyst. Environ.* 114: 369–86. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.11.013>
- Fagua, J. C., Baggio, J. A. y Ramsey, R. D. 2019. Drivers of forest cover changes in the Chocó-Darien Global Ecoregion of South America. *Ecosphere* 10(3): e02648. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2648>
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34(1): 487–515.
- Fahrig, L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48:1–23.
- Fletcher, Jr., R. J. et al. 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biol. Conserv.* 226: 9–15.
- Fedigan, L. M., Fedigan, L., Chapman, C. y Glander, K. 1988. Spider monkey home ranges: A comparison of radio telemetry and direct observation. *Am. J. Primatol.* 16: 19–29.
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A. y Ramos-Fernández, G. 2018. Forest cover and matrix functionality drive the abundance and reproductive success of an endangered primate in two fragmented rainforests. *Landsc. Ecol.* 34(1): 147–15. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0753-6>
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez V., Andresen E. y Arasa-Gisbert, R. 2019a. Ecological traits of the world's primates. *Sci. Data* 6: 55. <https://doi.org/10.1038/s41597-019-0059-9>
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V. y Cudney-Valenzuela, S. J. 2019b. A global assessment of primate responses to landscape structure. *Biol. Rev.* 94(5): 1605–1618. <https://doi.org/10.1111/brv.12517>
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V. y Chapman, C. A. 2021. Beyond patch size: the impact of regional context and habitat quality on three endangered primates. *Perspect. Ecol. Conserv.* 19(2): 207–215. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.02.004>
- Galán-Acedo, C., Verde Arregoitia, L. D., Arasa-Gisbert, R., Auliz-Ortiz, D., Saldivar-Burrola, L. L., Gouveia, S.F., Correia, I., Rosete-Vergés, F. A., Dinnage, R. y Villalobos, F. 2024. Global primary predictors of extinction risk in primates. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 291(2032). <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.1905>
- Gómez, L., Suárez, C., Trujillo, A., Bravo, A. M., Rojas, V., Hernandez, N. y Vargas, M. C. 2014. *Landscape management in Chocó-Darién priority watersheds*. WWF-Colombia, Bogotá.
- Gorresen, P. M. y Willig, M. R. 2004. Landscape Responses of Bats to Habitat Fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *J. Mammal.* 85: 688–97.
- Haddad, N. M. et al. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1:e1500052.
- Harcourt, A. H. y Doherty, D. A. 2005. Species-area relationships of primates in tropical forest fragments: a global analysis. *J. Appl. Ecol.* 42: 630–637.
- Hernández-Jaramillo, A., Shanee, S. y Serio-Silva, J. C. 2024. Range-wide distribution survey, habitat modeling, and characterization of conservation threats to the Colombian Black Spider Monkey (*Ateles fusciceps rufigentris*) in Colombia. *Intl. J. Primatol.* 46(1): 96–121. <https://doi.org/10.1007/s10764-024-00457-z>
- Hill, J. L. y Curran, P. J. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *J. Biogeogr.* 30(9): 1391–1403.
- IDEAM. 2017. *Mapas continentales, costeros y marinos de Colombia* (MEC), escala 1:100.000. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.
- IUCN. 2019. Guidelines for using the IUCN Red List categories and criteria. Version 14. Prepared by the Standards and Petitions Committee.
- Jackson, H. B. y Fahrig, L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24(1): 52–63. <https://doi.org/10.1111/geb.12233>
- Klein, L. L. y Klein, D. B., 1977. Feeding behaviour of the Colombian spider monkey. En: *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*, T. H. Clutton-Brock (ed.), pp.153–181, Academic Press, London.
- Klingbeil, B. T. y Willig, M. R. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *J. Appl. Ecol.* 46: 203–13.
- Link, A., De Luna, A. G., Alfonso, F., Giraldo-Beltran, P. y Ramirez, F. 2010. Initial effects of fragmentation on the density of three Neotropical primate species in two lowland forests of Colombia. *Endanger. Species Res.* 13: 41–50.
- McGarigal, K. y Marks, B. J. 1994. *FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. Version 2.0. Forest Science Department, Oregon State University, Corvallis.
- McGarigal, K., Sam, A. C., Maile, C. N. y Eduard, E. 2002. *FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps*. University of Massachusetts, Amherst. Website: fragstats.org
- Mancini, G., Benítez-López, A., Di Marco, M., Pacifici, M., Rondinini, C. y Santini, L. 2023. Synergistic effects

- of habitat fragmentation and hunting on the extinction risk of neotropical primates. *Biodivers. Conserv.* 32(8): 2655–2669.
- Marsh, L. K. 2003. *Primates in fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, NY.
- Marsh, L. K., Chapman, C. A., Arroyo-Rodríguez, V., Cobden, A. K., Dunn, J. C., Gabriel, D., Ghai, R., Nijman, V., Reyna-Hurtado, R., Serio-Silva, J. C. y Wasserman, M. D. 2013. En: *Primates in Fragments 10 Years Later: Once and Future Goals*, L. K. Marsh y C. A. Chapman (eds.), pp.505–525. Springer, New York, NY.
- Marsh, L. K. y Chapman, C. A. 2013. *Primates in Fragments: Complexity and Resilience*. Springer, New York, NY.
- Marsh, C., Link, A., King-Bailey, G. y Donati, G. 2016. Effects of fragment and vegetation structure on the population abundance of *Ateles hybridus*, *Alouatta seniculus* and *Cebus albifrons* in Magdalena Valley, Colombia. *Folia Primatol.* 87: 17–30.
- Marsh, C. W., Johns, A. D. y Ayres, J. M. 1987. Effects of habitat disturbance on rain forest primates. En: *Primate Conservation in the Tropical Rain Forest*, W. Y. Brockelman, R. Ali, C. W. Marsh y R. A. Mittermeier (eds.), pp.83–108. AR Liss, New York, N.Y.
- Mateucci, S. D. y Silva, M. 2005. Selección de métricas de configuración espacial para la regionalización de un territorio antropizado. *GeoFocus* 5: 180–202.
- Miguet, P., Jackson, H. B., Jackson, N. D., Martin, A. E. y Fahrig, L. 2016. What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landsc. Ecol.* 31(6): 1177–1194. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0314-1>
- Moscoso, P. 2010. Estado poblacional del mono araña de cabeza café (*Ateles fusciceps*) en el noroccidente del Ecuador, con notas ecológicas de una relación interespecífica con *Alouatta palliata*. Tesis de Licenciatura en Ciencias, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. y Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–58. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Negret, P. J., James, A., Brackzkowski, A., Maron, M. y Watson, E. M. 2017. Need for conservation planning in postconflict Colombia. *Conserv. Biol.* 31: 499–500. <https://doi.org/10.1111/cobi.12935>
- Newing, H., Eagle, C., Puri, R. K. y Watson, C. W. 2011. *Conducting research in conservation*. Routledge, Oxfordshire, Oxford.
- Ordóñez-Gómez, J. D., Arroyo-Rodríguez, V., Nicasio-Arzeta, S. y Cristóbal-Azkarate, J. 2014. Which is the appropriate scale to assess the impact of landscape spatial configuration on the diet and behavior of spider monkeys? *Am. J. Primatol.* 77(1): 56–65. <https://doi.org/10.1002/ajp.22310>
- Patton, M. 2002. *Qualitative research y evaluation methods* (3rd edition). Sage, Thousand Oaks, Canada.
- Peck, M., Thorn, J., Mariscal, A., Baird, A., Tirira, D. y Kniveton, D. 2011. Focusing conservation efforts for the Critically Endangered Brown-headed spider monkey (*Ateles fusciceps*) using remote sensing, modeling, and playback survey methods. *Int. J. Primatol.* 32: 134–48.
- Peres, C. A. 1990. Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biol. Conserv.* 54: 47–59.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conserv. Biol.* 15(6): 1490–1505.
- Peres, C. A., Emilio, T., Schietti, J., Desmoulière, S. J. y Levi, T. 2016. Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* 113(4): 892–897.
- Pérez-Peña, P. E. et al. 2018. Impacto de factores antropogénicos en la abundancia de primates al norte de la Amazonía peruana. En: *La primatología en Latinoamérica 2*, B. Urbani, M. Kowalewski, R. G. T. Cunha, S. de la Torre S y L. Cortés-Ortiz (eds.), pp.597–610. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Caracas, Venezuela.
- Pozo, R. W. E. 2001. Social behavior and diet of the spider monkey, *Ateles belzebuth*, in the Yasuni National Park, Ecuador. *Neotrop. Primates* 9: 74.
- Ramos-Fernández, G. y Wallace, R. B. 2008. Spider monkey conservation in the twenty-first century: recognizing risks and opportunities. En: *Spider monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*, C. J. Campbell (ed.), pp.351–76. Cambridge University Press, Cambridge. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511721915.013>
- Rangel-Ch, O. J. y Arellano-P, H. 2004. Clima del Chocó biogeográfico/Costa pacífica de Colombia. En: *Colombia Diversidad Biótica. IV. El Chocó Biogeográfico/Costa Pacífica*, J. O. Rangel-Ch (ed). pp.39–82. Instituto de Ciencias Naturales-Conservación Internacional, Bogotá, Colombia.
- Ravetta, A. L. y Ferrari, S. F. 2009. Geographic distribution and population characteristics of the endangered white-fronted spider monkey (*Ateles marginatus*) on the lower Tapajós River in central Brazilian Amazonia. *Primates* 50: 261–268.
- R Core Team. 2024. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rimbach, R., Link, A., Heistermann, M., Gómez-Posada, C., Galvis, N. y Heymann, E. W. 2013. Effects of logging, hunting, and forest fragment size on physiological stress levels of two sympatric ateline primates in Colombia. *Conserv. Physiol.* 1: 1–11. <https://doi.org/10.1093/conphys/cot031>
- Rybicki, J. y Hanski, I. 2013. Species–area relationships and extinction caused by habitat loss and fragmentation. *Ecol. Lett.* 16: 27–38.

- Rylands, A. B. y Keuroghlian, A. 1988. Primate populations in continuous forest and forest fragments in Central Amazonia. *Acta Amaz.* 18(3-4): 291-307.
- Saldívar-Burrola, L. L., Martínez-Ruiz, M., Arroyo-Rodríguez, V., Villalobos, F., Dias, P. A., López-Barrera, F. y Arasa-Gisbert, R. 2022. Can secondary forests mitigate the negative effect of old-growth forest loss on biodiversity? A landscape-scale assessment of two endangered primates. *Landsc. Ecol.* 37(12): 3223-3238. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01532-7>
- Saura, S. y Martínez-Millán, J. 2001. Sensitivity of Landscape Pattern Metrics to Map Spatial Extent. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 67(9): 1027-1036.
- Shimooka, Y. et al. 2008. Demography and group composition of *Ateles*. En: *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*, C. J. Campbell (ed.), pp.329-348. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sorensen, T. C. y Fedigan, L. M. 2000. Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest, *Biol. Conserv.* 92: 227-240.
- Suarez, S. A. 2006. Diet and travel costs for spider monkeys in a nonseasonal, hyperdiverse environment. *Int. J. Primatol.* 27: 411-436.
- Symington, M. M. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *Int. J. Primatol.* 11: 47-61. <https://doi.org/10.1007/BF02193695>
- Terborgh, J. 1986. *Community aspects of frugivory in tropical forests*. En: *Frugivores and seed dispersal*, A. Estrada y T. H. Fleming (eds.), pp.371-384. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Tójar, J. 2006. *Investigación cualitativa. Comprender y actuar*. La Muralla, Madrid.
- Turner, M. G., Gardner, R. H. y O'Neill, R. V. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2794-4>
- Wallace, R. B. 2006. Seasonal variations in black-faced black spider monkey (*Ateles chamek*) habitat use and ranging behavior in a southern Amazonian tropical forest. *Am. J. Primatol.* 68(4): 313-332.
- Wallace, R. B. 2008. Factors influencing spider monkey habitat use and ranging patterns. En: *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*, C. J. Campbell (ed.), pp.138-54. Cambridge University Press, Cambridge.