



UNIVERSIDAD  
**NACIONAL**  
DE COLOMBIA

***“Preferencias de hábitat  
de Plecturocebus  
caquetensis (Orden: Primates) en el  
piedemonte Andino Amazónico al sur  
del departamento del Cauca”***

**Johana Alejandra Villota Mogollón**

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología  
Bogotá, Colombia  
2023



***“Preferencias de hábitat  
de Plecturocebus  
caquetensis (Orden: Primates) en el  
piedemonte Andino Amazónico al sur  
del departamento del Cauca”***

**Johana Alejandra Villota Mogollón**

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título  
de:

**Magister en Ciencias - Biología**

Director (a):

Ph.D., Geografía. Dolors Armenteras Pascual

Asesore (s):

Ph.D., Antropología. Xyomara Carretero Pinzón

Ph.D., Zoología. Thomas Richard Defler

Línea de Investigación:

Ecología

Grupo de Investigación:

Ecología del Paisaje y Modelación de Ecosistemas (ECOLMOD)

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2023



*A mi familia*

*A Carlos*



## Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.



---

Nombre: Johana Alejandra Villota Mogollón

Fecha DD/MM/AAAA

Fecha 28/02/2022

## Agradecimientos

Agradezco por la financiación y apoyo logístico al Laboratorio de Ecología del Paisaje y Modelación de Ecosistemas – ECOLMOD a través del financiamiento obtenido mediante la entidad USAID en el marco del proyecto “*Recommendations for decision makers with concerns on forest fires policies*” de la iniciativa PEER (*Partnerships for Enhanced Engagement in Research*) y con Colciencias con el proyecto “Adaptación de la vegetación al cambio climático y el fuego en tierras bajas de la Orinoquia”. Agradezco por el apoyo logístico en campo y viajes al programa NaturAmazonas de Conservación Internacional Colombia.

Agradezco a las profesoras Dolors Armenteras Pascual, Ph.D y a Xyomara Carretero Pinzón, Ph.D, por la guianza, asesoramiento y comprensión en las fases de planteamiento, financiación y ejecución del presente estudio, además, por impulsar la ciencia en las mujeres de Colombia en un contexto actual difícil de salubridad y económico. Gracias a Nixon Palacios, Carlos Salazar, Doña Elvia, Don Alonso Cuellar y Mayra, por permitir realizar la fase de campo en sus propiedades. Agradezco a Juan Pablo López Ordoñez y a Erwin Palacios de Conservación Internacional Colombia, por su disposición y apoyo de iniciativas de investigación en la estación Agroforestal Guayuyaco en Piamonte, Cauca. Agradezco a Gerlando Delgado Bermeo y a Alexis Ruiz y a sus familias por la especial atención y colaboración durante mi estancia en Piamonte y por su interés inmenso en conocer y colaborar a favor de la biodiversidad de su territorio. Agradezco a Mabel Palacios, Leandro Delgado, Guillermo Botina, María y a María Angélica Contreras por el apoyo en campo.

Por último y más importante, una gratitud inmensa a mi familia: Franz Villota, Diana Mogollón, Franz Camilo Villota, Carlos Alegría, Iván Villota, Nohora Molano y mis primos, por su amor, comprensión, credibilidad y apoyo inmensurable e incondicional. Gracias a mi abuelita Daisy, porque en vida apoyó difíciles etapas familiares durante mi ausencia de procesos académicos y por su amor incondicional.







## Resumen

### **Preferencias de hábitat de *Plecturocebus caquetensis* (Orden: Primates) en el piedemonte Andino Amazónico al sur del departamento del Cauca**

Los primates usan diferencialmente el espacio y sus tiempos para adaptarse a cambios de origen natural o antropogénicos. La especie *Plecturocebus caquetensis*, en estado crítico de extinción, habita en bosques fragmentados de la región Andino Amazónica al suroccidente de Colombia. La zona suroccidental de su distribución (Bota Caucana), resguarda una de las áreas prioritarias para la conectividad del hábitat, donde se hace necesario conocer la estructura de la vegetación y tendencias de uso de hábitat para informar decisiones de manejo y conservación *in situ*. Se analizó el uso de hábitat de un grupo de *Plecturocebus caquetensis* y su relación con atributos como la disponibilidad de recursos y estructura de la vegetación, en Piamonte, Cauca. El grupo de *P. caquetensis* sobrevive en hábitats intervenidos de tipo temporalmente inundable y no inundable. El periodo de mayor oferta de recursos durante la temporada seca en agosto y septiembre y el periodo de menor oferta de recursos es en octubre y noviembre. El grupo estuvo el 97% del tiempo en el hábitat inundable y 3% en hábitats no inundables; 49% del total de tiempo de seguimiento (134 hrs) se destinó a descanso, 24% a desplazamiento, 13% a alimentación y 15% en otras actividades. La actividad social y el desplazamiento-alimentación se vieron asociadas positivamente con la altura promedio del estrato dominante de bosque. Una alta dedicación al descanso junto a un mayor consumo de ítems vegetativos en una época de escasos recursos, sugiere una adopción de una estrategia minimizadora de energía de *P. caquetensis*, compartida por otros títies y primates del viejo mundo en hábitats fragmentados.

**Palabras clave:** uso de hábitat; uso de espacio; presupuesto de actividades; patrón de actividad; tipos de hábitat; Mico bonito del Cauca y Caquetá; críticamente amenazado.



## Abstract

### **Habitat preferences of *Plecturocebus caquetensis* (Order: Primates) in the Andean Amazon foothills in the south of the department of Cauca**

Primates differentially use space and time to adapt to changes of natural or anthropogenic origin. Critically endangered Caquetá titi monkey, *Plecturocebus caquetensis*, inhabits fragmented forests of the Andean Amazon region in southwestern Colombia. The southwestern zone of its distribution (Bota Caucana), shelters one of the priority areas for habitat connectivity, where it is necessary to know the physical conditions of vegetation and habitat use trends to inform on-site management and habitat conservation decisions. The habitat use of a group of *P. caquetensis* and its relationship with habitat attributes such as resource availability and vegetation structure in Piamonte, Cauca, were studied. The *P. caquetensis* group survives in temporarily flooded and unflooded habitats. The period of highest resources availability during the dry season is in August and September and the period of lowest resource availability is in October and November. Studied group was located 97% of the time in the flooded habitat and 3% in unflooded habitats. Forty-nine percent of the following time (134 hours) was spent resting, 24% traveling, 13% eating, and 15% in other activities. Social and moving-eating behavior was found positively correlated with height of the dominant forest strata. A high dedication to rest together with a higher consumption of vegetative items, suggest an adoption of an energy-minimizing strategy by *P. caquetensis*, shared by other titis and Old-World primates in fragmented habitats.

**Key words:** habitat use; use of space; activity budget; behavioral patterns; habitat types; Caquetá titi monkey; critically endangered.



# Contenido

<b>Resumen .....</b>	<b>XI</b>
<b>Lista de figuras.....</b>	<b>XVII</b>
<b>Lista de tablas .....</b>	<b>XIX</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>1</b>
<b>1. Capítulo 1. Marco teórico.....</b>	<b>7</b>
1.1 Pérdida y fragmentación de bosques en la Amazonia .....	7
1.2 Mecanismos determinantes de las respuestas de los organismos frente a cambios del hábitat .....	9
1.3 Efectos de la pérdida y fragmentación de bosques en la biota .....	14
1.3.1 Vegetación.....	14
1.3.2 Fauna .....	15
<b>2. Capítulo 2. Estado del arte.....</b>	<b>19</b>
2.1 Pérdida y fragmentación de hábitats en Primates.....	19
2.2 Efectos de la pérdida y fragmentación.....	19
2.3 Uso de hábitat y preferencias .....	24
2.3.1 Generalidades .....	24
2.3.2 Patrón de actividad .....	25
2.3.3 Uso de espacio.....	28
2.4 <i>P. caquetensis</i> .....	31
2.4.1 Taxonomía.....	31
2.4.2 Descripción fenotípica y genética .....	32
2.4.3 Distribución geográfica .....	32
2.4.4 Uso de espacio .....	33
2.4.5 Dieta .....	34
2.4.6 Tamaño de grupo .....	34
2.4.7 Tamaño y densidad poblacional .....	34
2.4.8 Patrón de actividades comportamentales .....	35
<b>3. Capítulo 3: Planteamiento del problema y justificación .....</b>	<b>37</b>
3.1 Planteamiento del problema.....	37
3.2 Justificación.....	38
3.3 Preguntas de investigación .....	39
3.4 Objetivos .....	39
3.4.1 Objetivo general.....	39
3.4.2 Objetivos específicos .....	39

<b>4. Capítulo 4. Materiales y métodos.....</b>	<b>41</b>
4.1 Área de estudio.....	41
4.1.1 Descripción general.....	41
4.1.2 Caracterización del paisaje.....	42
4.2 Estructura de hábitat.....	46
4.3 Disponibilidad de frutos, flores y hojas de guadua .....	46
4.4 Habitación.....	47
4.5 Patrón de actividad .....	47
4.6 Uso de hábitat.....	49
4.7 Análisis de datos.....	50
<b>5. Capítulo 5. Resultados. ....</b>	<b>51</b>
5.1 Caracterización de vegetación, tipos de hábitat y microhábitat .....	51
5.2 Disponibilidad de flores, frutos y hojas de guadua .....	52
5.3 Patrón de preferencia de hábitat .....	56
5.4 Patrón de actividades .....	57
5.5 Asociación entre actividades (número de muestreos por actividad) con variables de microhábitat.....	59
Descanso.....	59
Alimentación .....	60
Desplazamiento .....	60
Desplazamiento-Alimentación.....	61
Socialización.....	61
Vocalización.....	62
<b>6. Capítulo 6. Discusión.....</b>	<b>63</b>
6.1 Disponibilidad de recursos .....	63
6.2 Patrón de preferencia de hábitat .....	63
6.3 Patrón comportamental y microhábitat.....	64
6.3.1 Dieta.....	65
<b>7. Capítulo 7: Conclusiones y recomendaciones .....</b>	<b>67</b>
7.1 Conclusiones .....	67
7.2 Recomendaciones .....	67
<b>Bibliografía .....</b>	<b>69</b>



## Lista de figuras

- Figura 4- 1.** Elementos del paisaje en la zona de estudio. La línea negra representa la carretera "Marginal de la selva" y los puntos rojos son casas. Las líneas cruzadas a la derecha son bosques inundables y las líneas cruzadas a la izquierda son tierra firme. Cartografía SINCHI 2018. .... 45
- Figura 5- 1.** Patrones de producción de hojas de guadua, flores y frutos en bosques inundables y no inundables, interpretado como la abundancia promedio de cada ítem en parcelas en cada tipo de bosque, durante cuatro meses. a: tendencia general de oferta de cada recurso; b: hojas, c: flores, d: frutos. .... 54
- Figura 5- 2.** Patrón comportamental de un grupo de *P. caquetensis* en hábitat inundable y no inundable. .... 56
- Figura 5- 3.** Presupuesto de actividad de un grupo de estudio de *P. caquetensis* en un área fragmentada: a. Porcentaje de tiempo gastado en cada actividad y b. Proporción de escaneos por hora para cada actividad. Etiquetas de actividades: De: Descanso, Desp: Desplazamiento, Al: Alimentación, Voc: vocalización, So: socialización, Desp-Al: desplazamiento-alimentación y De-So: descanso-socialización. .... 57

XVII Preferencias de hábitat de *Plecturocebus caquetensis* (Orden: Primates) en el  
piedemonte Andino Amazónico al sur del departamento del Cauca

---

## Lista de tablas

<b>Tabla 4- 1:</b> Categorías de actividad comportamental y su definición. Modificado Heymann & Nadjafzadeh (2013).....	49
<b>Tabla 5- 1.</b> Medidas estructurales y contexto de bosque en el ámbito de hogar de un grupo de <i>Plecturocebus caquetensis</i> .....	51
<b>Tabla 5- 2.</b> Microhábitat en áreas de registro de un grupo de <i>Plecturocebus caquetensis</i> en Piamonte, Cauca.....	52
<b>Tabla 5- 3.</b> Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de descanso con variables de microhábitat y hábitat.....	59
<b>Tabla 5- 4.</b> Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de alimentación con variables de microhábitat y hábitat.....	60
<b>Tabla 5- 5.</b> Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de desplazamiento con variables de microhábitat y hábitat.....	60
<b>Tabla 5- 6.</b> Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de desplazamiento-alimentación con variables de microhábitat y hábitat.....	61
<b>Tabla 5- 7.</b> Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de socialización con variables de microhábitat y hábitat.....	61
<b>Tabla 5- 8.</b> Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de vocalización con variables de microhábitat y hábitat.....	62

XX Preferencias de hábitat de *Plecturocebus caquetensis* (Orden: Primates) en el  
piedemonte Andino Amazónico al sur del departamento del Cauca

---





# Introducción

La cuenca Amazónica tiene una extensión de 5 millones km<sup>2</sup> de bosque, distribuida en Brasil (60%), Perú (13%), Colombia (10%) y en menor proporción en otros seis países de Sur América (LAC, 2019). Es reconocida la importancia de los bosques Amazónicos para el bienestar mundial, en parte, porque dispone oxígeno a la atmósfera y absorbe carbono moderando el clima mundial (Nobre et al., 2016; Strand et al., 2018). No obstante, los bosques de la región se acercan progresivamente a una gran pérdida de biodiversidad que puede llevar a puntos de inflexión de oferta de servicios ecosistémicos, debido a presiones antropogénicas como la deforestación. Esta deforestación se debe al cambio de uso de suelo para implementar agricultura y ganadería extensiva y para suplir demandas y comodidades a nivel mundial y local (Davidson et al., 2012; Nobre et al., 2016). Al menos 900 mil km<sup>2</sup> de bosque Amazónico fue deforestado entre 1970 y 2020 y anualmente un promedio de 3 a 4 mil km<sup>2</sup> se deforestan en toda la cuenca (Amigo, 2020; Laurance & Vasconcelos, 2009). En cuanto a la fragmentación, se evidencia en la Amazonia Brasileira un aumento de la longitud de bordes de bosque desde 1976 a 2010 de 150.704 km a 730.607 km y una reducción de la presencia de bosque a 1 km de los bordes de un 90% a 75% para 2012, evidenciando un aumento de fragmentación y de aislamiento entre secciones de bosque (Vedovato, Fonseca, Arai, Anderson, & Aragão, 2016). Con esto, muchas zonas en la Amazonia son ahora más expuestas y vulnerables al cambio antropogénico (Nobre et al., 2016).

La pérdida de bosques conlleva a la pérdida y fragmentación de hábitats, afectando a las especies vegetales por quema directa y aislamiento (Jackson & Fahrig, 2013). Asimismo, lleva a cambios en el microclima y estructura de la biota y dinámica ecosistémica, lo que es mediado por sucesión ecológica, efecto de borde u otros efectos de intervención y mayor exposición o acción sinérgica de otras presiones antrópicas (p.e. matriz, extracción selectiva, carreteras) (Laurance et al., 2000; Phillips et al., 2008). Por su parte, la fragmentación lleva a un aumento de diversidad de especies pioneras, un decline de

especies de sombra o de interior de bosque y de gran porte, una disminución en la altura de dosel y un cambio general en la dinámica y función de los bosques (Laurance et al. 2000; Davidson et al., 2012; Nobre et al., 2016).

Los organismos interactúan directa o indirectamente con el ambiente y emplean mecanismos y estrategias de base cognitiva y biológica como movimiento, selección de parches y escala de percepción, en respuesta a estímulos ambientales de causa natural o antropogénica (van Schaik & Brockman, 2005; Wiens, 2000). Los tipos de respuesta a dichos estímulos pueden ser de tipo plástica (selectivismos u oportunismo) como adaptaciones en el corto plazo, o adaptaciones en el largo plazo y sujeto a la historia evolutiva (especialismo o generalismo) (Wiens, 2000). La habilidad para adquirir o manipular nuevos recursos y desarrollar estrategias adaptativas se enlaza a la capacidad de razonamiento causal, característica de los vertebrados, para construir series de representación mental y que resulta en el entendimiento de eventos en el espacio y tiempo y capacidad de prever o controlar tales eventos (Cassini, 2013). Los animales pueden adoptar estrategias de depredación de base evolutiva como “sienta-espera (*sit and wait*)”, de reproducción “auge o caída” (*boom or fall*) y evolucionan rasgos como selección de hábitat o estrategias de búsqueda de presa o acuden a la dispersión o migración frente a poca certeza temporal y espacial (Wiens, 2000).

Bajo condiciones de transformación antrópica, las respuesta de los organismos son promovidas por la selección natural con cambios fenotípicos y comportamentales, dependiendo de la rapidez en que actúen los efectos derivados de la intervención y del tiempo de adaptación del organismo (González-Gómez et al., 2015; Kalbitzer & Chapman, 2018). En general, se sugiere que especies generalistas y plásticas responden mejor a las condiciones cambiantes de fragmentación y pérdida de hábitat frente a especies especialistas de hábitat y con limitada dispersión (Stewart et al., 2000). Los organismos pueden mostrar cambios en su ocupación, abundancia, demografía, patrón comportamental, estado de salud, dieta, estrategia de forrajeo, uso de hábitat y condición corporal, debido a las consecuencias de la intervención antrópica (Almeida-rocha, Peres, & Oliveira, 2017; Cassini, 2013; Fagen, 1988; Kalbitzer & Chapman, 2018; Kamilar & Beaudrot, 2018; Schwitzer, Glatt, Nekaris, & Ganzhorn, 2011).

A nivel mundial, el 60% de las especies de primates se encuentran bajo alguna categoría de amenaza de extinción debida a diversas presiones de origen antrópico (Estrada et al.,



2017). En Colombia, 21 especies de primates se encuentran en algún estado de amenaza (Defler, 2013), debido a la deforestación para la expansión de la frontera agropecuaria, la infraestructura, la extracción de minerales, la extracción de madera y el comercio ilegal de especies (Noguera-Urbano, 2020). Conocer las respuestas (e.g uso de hábitat, comportamiento) y requerimientos de hábitat de los primates en ambientes antropizados es importante para determinar el contexto en el que subsisten y las respuestas espaciales y temporales frente a variaciones de factores ambientales como la disponibilidad de recursos y a aquellos producidos por la intervención antrópica (Galán-Acedo, Arroyo-Rodríguez, Andresen, et al., 2019). Esta información puede ser utilizada para prever respuestas a cambios antropogénicos, para informar modelos de viabilidad poblacional y para decisiones de manejo y conservación de especies y sus hábitats (Wiens, 2000; Cassini, 2013; González-Gómez et al., 2015; Galán-Acedo et al., 2019).

Los primates usan diferencialmente el espacio horizontal y vertical de los bosques, lo que depende de factores intrínsecos y extrínsecos como: requerimientos alimenticios, tipo de actividad comportamental, flexibilidad ecológica, disponibilidad de alimento, patrones de lluvias, altura de bosques, apertura de dosel, tipo de cobertura y distancia a dormideros o a cuerpos de agua (Barton, Whiten, Strum, Byrne, & Simpson, 1992; Boinski, 1987; Palminteri & Peres, 2012; Pozo-R, 2004; Stevenson, Quiñones, & Ahumada, 1994). Tal diferencia de uso del espacio puede referirse también como el uso diferencial de hábitats, que se define como el conjunto de condiciones bióticas y abióticas requeridas por una especie para su sobrevivencia y en algunos casos para su reproducción (Krausman & Morrison, 2016).

Los primates gastan su tiempo en una o varias actividades comportamentales según la estrategia de forrajeo, la cual está dictada por la distribución de los parches de alimento (Strier, 2015). El clima y condiciones sociales afecta el estado activo o de descanso de un primate, mientras el patrón general de actividades es ajustado para reducir la exposición a depredadores (Strier, 2015). La disponibilidad de alimento y la estructura y composición de bosques, son algunos de los factores más influyentes en los procesos ecológicos de los primates (p.e. uso de hábitat, preferencia de hábitat) (Boinski, 1987; Stevenson, 2017; Strier, 2015).

Cómo los primates se distribuyen y comportan frente a factores como los mencionados varía. Algunos primates Neotropicales emplean predominantemente bosques secundarios (*Saimiri oerstedii*; Boinski, 1987, *Callimico goeldii*; Porter, Sterr, & Garber, 2007) y otros primates permanecen más tiempo en bosques primarios o maduros (*Lagothrix lagothricha*; Stevenson et al., 1994, *Callicebus personatus*; Heiduck, 2002, *C. nigrifrons*; Trevelin, Portcarvalho, Silveira, Morell, & Ab, 2007). En cuanto al comportamiento, algunos primates muestran mayor desplazamiento durante el día (*L. lagothricha*; Stevenson et al., 1994) y otros son menos activos (*P. ornatus*; Polanco-Ochoa, 1992, *P. caquetensis*; Acero-Murcia, Almario, García, Defler, & López, 2018). En general, los primates arbóreos muestran un uso de hábitat más variable frente a los primates terrestres (Strier, 2015), y este se ve dictado por la distribución y disponibilidad de alimento y por el tipo de actividad, entendiendo el uso de hábitat como la probabilidad relativa de utilización de un espacio hábitat o la cantidad de tiempo invertido en un espacio determinado (Cassini, 2013; Hall, Krausman, & Morrison, 1997; Krausman & Morrison, 2016). Complementariamente, la mayoría de los primates destinan considerable tiempo al descanso. Cuánto es esencial y cómo se distribuye en el patrón de actividades depende de muchos factores (Strier, 2015). Dada la variedad de relaciones ecológicas posibles y factores que median en el ambiente de los primates, es necesario conocer a nivel específico los factores abióticos y bióticos del hábitat que determinan la distribución y comportamientos, para tomar decisiones de manejo y conservación del hábitat para las especies (Hall et al., 1997; Rice, Apa, & Wiechman, 2017).

Este estudio tiene como objetivo analizar el uso de hábitat de *P. caquetensis* y su relación con la disponibilidad de alimento y con otros atributos de hábitat (p.e. tipo de hábitat, microhábitat y estructura de bosque), en bosques intervenidos en el piedemonte Andino Amazónico, al sur del departamento del Cauca. La especie de primate *P. caquetensis* es endémica del occidente de la Amazonia colombiana, su distribución abarca 4000 Km<sup>2</sup> de los cuales menos del 30% de área permanece en bosque denso y el resto de área comprende principalmente pastizales para uso agropecuario y bosques en diferentes estados de intervención y sucesión (Defler et al., 2016; Defler, Bueno, & García, 2010; García & Defler, 2013). Este primate presenta el área de distribución más pequeña en relación a todos los primates en Colombia (Defler et al., 2016). Debido a la fuerte presión antrópica por pérdida de hábitat que continúa (Armenteras, Meza, et al., 2019) y la grave

reducción del tamaño poblacional a menos de 250 individuos, *P. caquetensis* se encuentra categorizada en Peligro Crítico de Extinción (Defler & García, 2012).



# 1. Capítulo 1. Marco teórico

En la actualidad, 77% de la superficie terrestre (374.3 millones km<sup>2</sup>) ha sido transformada por los humanos (IPBES, 2019). Estos cambios se encuentran asociados con: I) la pérdida de integridad de hábitats terrestres en un 30%, en relación a una línea de base no impactada, II) la pérdida de 83% de la biomasa de mamíferos y la mitad de la biomasa de plantas (IPBES, 2019; Portner et al., 2021), III) la extinción de 650 especies de vertebrados desde el año 1500, y IV) la amenaza de extinción de cerca de 1 millón de especies (IPBES, 2019). Lo anterior sugiere, además, que los organismos no humanos son ahora más expuestos y vulnerables a la intervención antrópica y a sus efectos (Hadad, Brudvig, Clobert, & Davies, 2015). La región Amazónica no es ajena a la situación actual de transformación de las coberturas terrestres (Davidson et al., 2012), ni a que muchas zonas de la Amazonia son actualmente más expuestas y vulnerables a presiones antrópicas (Nobre et al., 2016).

Para estudios desarrollados en paisajes antropizados y con fauna arborícola silvestre como objeto de estudio, es relevante conocer la dimensión del fenómeno de transformación de las coberturas de tierra (p.e. bosques) en el área que habita la especie objeto de estudio. Con ello, se reconoce el contexto paisajístico y los factores y posibles explicativos de las respuestas ecológicas de los organismos y los efectos ocasionados por la transformación antrópica (Galán-Acedo, Arroyo-Rodríguez, Andresen, et al., 2019).

## 1.1 Pérdida y fragmentación de bosques en la Amazonia

La cuenca Amazónica tiene una extensión de 6.7 millones km<sup>2</sup>, la cual es compartida por nueve países: Bolivia, Brasil, Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela, Guyana, Guyana Francesa y Surinam (LAC, 2019). Al menos 5 millones de km<sup>2</sup> de la cuenca es cobertura boscosa, ubicada principalmente en Brasil (60%), Perú (13%), Colombia (10%) y en menor proporción en el resto de países (LAC, 2019).

El bosque Amazónico ha sido transformado significativamente en las últimas décadas, debido principalmente a causas antropogénicas (Davidson et al. 2012). Se estima una pérdida total de cobertura boscosa entre 1970 y 2020 de 900 mil km<sup>2</sup> (Amigo, 2020) y, anualmente, 3 a 4 mil km<sup>2</sup> de bosque Amazónico se deforestan, aunque se han alcanzado picos de deforestación en Brasil de hasta 30 mil km<sup>2</sup> (Laurance & Vasconcelos, 2009; Rosa, Gabriel, & Carreiras, 2017). El patrón de pérdida de bosque Amazónico ha cambiado a través de los años, este se ha concentrado en Brasil y en Bolivia (Laurance, Vasconcelos, & Lovejoy, 2000) y en años recientes más de la mitad de la deforestación de la región se ubica fuera de Brasil (Armenteras, Murcia, González, Barón, & Arias, 2019). En el caso de bosques Amazónicos de planicie inundable, se ha encontrado una corriente de degradación y pérdida de bosque de oriente a occidente, con las áreas de mayor pérdida de bosque ubicadas al oriente de la región (Renó & Novo, 2019).

El proceso de deforestación en la Amazonia a pequeña escala está asociado a aperturas de bosque y extracción selectiva, seguido por quema y limpia de la cobertura original y el desarrollo de agricultura y pastoreo que abarca gran escala, y se ve promovido por la apertura de vías (Davidson et al., 2012). Los causales de deforestación son múltiples y varían según el área en cuestión, ya que comprenden factores socio económicos, políticas ineficientes y la demanda de productos (p.e. soya, carne), para suplir comodidades a nivel nacional e internacional u otros fines (Rosa et al., 2017).

El proceso de fragmentación en la Amazonia está asociado a la deforestación rápida cercana a áreas de extracción selectiva, vías primarias y proyectos de vías (Laurance & Vasconcelos, 2009). A escala local, se ve asociada a diferentes usos de suelo que generan patrones espaciales de fragmentación como rectángulos, espigas de pescado, radial, dendrítico y brote de rosa (Laurance & Vasconcelos, 2009; Vedovato, Fonseca, Arai, Anderson, & Aragão, 2016). Métricas de fragmentación como una mayor exposición a borde y un distanciamiento cada vez mayor de los bordes a un nuevo fragmento de bosque, indican para la Amazonia Brasileña un aumento en la longitud de bordes de bosques de 150.704 km en 1976 a 730.607 km en 2010 y una reducción de un 90% a 75% en 2012 de los bosques presentes a 1 km de los bordes (Vedovato et al., 2016). En cuanto al estado de fragmentación de la cobertura del bosque Amazónico, en el caso de la Amazonia brasileña, de 3'177.238 km<sup>2</sup>, 71.9% es bosque de núcleo y 28.1% otra clase de cobertura asociada a fragmentación (p.e. borde, isla, corredor, puente, perforación, rama), siendo las

clases de fragmentación más concentradas en el arco de deforestación y en zonas de carreteras primarias, ríos principales y alrededor de áreas urbanas y rurales (Vedovato et al., 2016).

La heterogeneidad espacial de la deforestación en la Amazonia Colombiana es alta; esta principalmente se concentra en zonas remotas. Los factores que mejor explican la deforestación de los bosques en dicha región son la densidad rural poblacional y la ocurrencia de fuego para cambio de uso de suelos. Una baja densidad rural poblacional se asocia con mayores tasas de deforestación y el aumento de fuegos tiene un efecto positivo en las tasas de deforestación (Armenteras, Cabrera, Rodríguez, & Retana, 2013). Complementariamente, el patrón de ocurrencia de la deforestación en la Amazonia colombiana es acorde a los ríos, como principal vía de movilización de las colonizaciones humanas de la región (Armenteras, Rudas, Rodríguez, Sua, & Romero, 2006). A nivel municipal, los factores relacionados al aumento de la deforestación son una baja densidad poblacional, menos ganadería y pendiente menor, y, las mayores tasas de deforestación ocurren en municipios con presencia de áreas protegidas (Armenteras et al., 2013).

La Amazonia colombiana concentra el 66% de la cobertura de bosque natural en el país (39,4 millones ha) (Ministerio del Medio Ambiente & IDEAM, 2020). Para el 2020, la Amazonia Colombiana perdió 91.400 a 109.302 ha de bosque primario para la conversión a pastos, acaparamiento de tierras y ganadería. Ésta concentrada en las áreas protegidas y resguardos Andino Amazónicos en la región del piedemonte llanero y Amazónicas (Finer & Mamani, 2020; Ministerio del Medio Ambiente & IDEAM, 2020). En cuanto a métricas de fragmentación del bosque Amazónico para el año 2016, se reporta 5,724 ha como tamaño promedio de parches, 7469 el número total de parches, un índice del mayor parche de bosque de 85.35% y una distancia de aislamiento entre parches de 390 mts (Armenteras, Murcia, González, Barón, & Arias, 2019).

## **1.2 Mecanismos determinantes de las respuestas de los organismos frente a cambios del hábitat**

Los organismos interactúan con el ambiente para suplir necesidades básicas como alimentación, sociabilidad y reproducción (Wiens, 2000). Durante el tiempo de vida estos han experimentado con los recursos del ambiente y han ajustado sus hábitos para mayor éxito de captación de energía y reproducción (Cassini, 2013). El ambiente modula las

respuestas ecológicas y biológicas de los organismos (p.e. patrones y oportunidades de reproducción, riesgo de depredación, estrés fisiológico, interacciones competitivas, éxito de forrajeo, crecimiento individual, etc.), porque afecta dónde se encuentran y lo que pasa con estos (Wiens, 2000). Las respuestas, ya sea a eventos naturales o antrópicos, son especie-específicas, debidas a las características de movimiento o elección de espacios o diferencias en la percepción de escala del organismo (Manly et al., 2002; Wiens, 2000).

En el ambiente existen variaciones tanto de tipo espacial como temporal en los recursos accesibles para la biota (Wiens, 2000). La variación espacial es un factor crítico para organismos móviles, como animales, ya que estos pueden cambiar de locación en respuesta a estímulos ambientales, pero confrontan poca certeza en las condiciones temporales (Stewart et al., 2000). Los animales han adoptado estrategias de depredación como “sienta-espera”, de reproducción como “auge o caída”, la estacionalidad fenológica, selección de hábitats o estrategias de búsqueda de presa y dispersión o migración, como respuesta a cambios y a la aleatoriedad espacial y temporal de la oferta de los recursos (Wiens, 2000). Las respuestas de los organismos a la incertidumbre del cambio ambiental (temporal y espacial) está determinada por tres mecanismos: movimiento, selección de parche y escala de percepción (Wiens, 2000).

### ▪ **Movimiento**

El movimiento es una propiedad individual que ocurre en cualquier dirección; la dispersión se refiere a un esparcimiento de individuos de otros tanto individual como poblacional, y la migración es un movimiento masivo que involucra cambios grupales de localidad y hábitat y proporciones grandes de una población (Cassini, 2013). Los movimientos ocurren frecuentemente, muchas veces por día, la dispersión ocurre normalmente una vez en vida y son de base natal o de reproducción. La variación de la dispersión de individuos puede ser definida por procesos como: factores externos que llevan a diferencias fenotípicas entre residentes y dispersores, sensibilidad a condiciones nuevas después y durante la dispersión, dado un fenotipo y motivación de dispersión y retroalimentación de movimientos individuales en etapas de dispersión (Cassini, 2013). El movimiento se aborda desde tres líneas definidas; 1) neuro-etología, 2) psicología cognitiva y 3) ecología comportamental enfocada en la importancia adaptativa de diferentes estrategias de movimiento. En la etología del movimiento se involucran mecanismos como el olfatorio y visual para encontrar objetivos específicos como alimento, pareja u otro recurso y que se



manifiestan en diferentes decisiones comportamentales en el organismo. Los aspectos cognitivos del movimiento se refieren a las decisiones de los organismos (Cassini, 2013). En muchos casos el movimiento es una adaptación para la búsqueda de recursos, afectados por la distribución de estos. Es el caso de los animales, que aprenden sobre las propiedades del ambiente y responden eficientemente para mejorar su éxito de forrajeo (Cassini, 2013).

Entre los modelos descriptivos que buscan explicar las variaciones de distribución de individuos frente a condiciones cambiantes del ambiente, se encuentra el modelo de aptitud de sitio (*site suitability models*). Este modelo relaciona la disponibilidad de hábitat o componentes de hábitat como recursos con la probabilidad de utilización por un individuo o grupo de individuos. Un ejemplo de estos modelos son los índices de preferencia o funciones de selección de recursos (Cassini, 2013). El modelo construye o describe una superficie, sitio o unidad en términos de algún atributo de un recurso, categoría o unidad generando representaciones de hábitat en grilla o dentro de un rango hogar. Este modelo requiere de una medida de disponibilidad que puede obtenerse con diseños de muestreo aleatorio, caso-control y uso-disponibilidad (Cassini, 2013; Garshelis, 2000). El muestreo de hábitat o recursos es aleatorio en los lugares de presencia o ausencia del objeto de estudio; en el caso-control se caracteriza el sitio en zonas de presencia y de ausencia comprobada de la especie y, en el tercer caso, se caracterizan los sitios de presencia de la especie y un conjunto de unidades caracterizadas en el área de estudio, seleccionadas aleatoriamente. Los procesos estadísticos de modelación usados para modelos de aptitud de sitio son: comparaciones simples de muestras (índices de selección y de preferencia o pruebas simples de comparación) y modelos lineares generalizados (regresión lineal, regresión logística, log-linear y modelos *hazard* proporcionales), con el fin de establecer la relación estadística entre uso y disponibilidad (Cassini, 2013).

Otro modelo aplicable a nivel biológico de individuo es el modelo de parches, que se enfoca en el comportamiento de forrajeo y en la teoría de forrajeo para explicar otros procesos ecológicos involucrando tipos de parches de recursos (p.e. alimento), el teorema del valor marginal, la selección de parche y presas (Cassini, 2013). Los modelos descriptivos aplicables a agregaciones o grupos sociales son el modelo de aptitud de sitio, modelo basado en individuos (*individual-based models*) y modelo de distribución libre ideal (*ideal free distribution*).

### ▪ ***Selección de parches***

El proceso de selección del parche hace parte de la construcción de la teoría de forrajeo y del teorema del valor marginal, los cuales buscan explicar procesos de comunidades o poblaciones considerando el comportamiento de forrajeo como un mecanismo. La teoría de forrajeo y el teorema del valor marginal persiguen el principio de optimización con el fin de organizar hipótesis sobre decisiones comportamentales de forrajeo. El teorema de valor marginal predice la cantidad de tiempo que un animal invertirá en cada parche de ambiente dependiendo de la disponibilidad de recursos alimenticios (Cassini, 2013).

Un animal puede adoptar dos estrategias de búsqueda para seleccionar parches con disponibilidad de alimento definida: I) búsqueda aleatoria en la cual los parches de alimento son re-visitados e implica aumento de tiempos de viaje, de residencia y de número de presas por visita, o II) una búsqueda sistemática en la cual los parches de alimento son explotados en su totalidad y de manera lineal implicando no re-visitados (Cassini, 2013). En términos de energía, la primera estrategia implica un mayor gasto energético por lo que se denomina maximizadora de energía y, la segunda estrategia, por requerir menos tiempo de búsqueda del recurso alimenticio, se denomina minimizadora de tiempo (Pyke, Pulliam, & Charnov, 1977). La estrategia de búsqueda sistemática plantea más ventajas al individuo ya que lleva a una explotación equilibrada, ordenada y eficiente de los recursos y a una reducción de la energía invertida en búsqueda de recursos (Cassini, 2013).

La probabilidad de que un animal sea encontrado o cruce por un área y se dirija a otro espacio se ve determinada por las características móviles específicas del parche y en la respuesta comportamental al nuevo elemento visitado. La retención o voluntad del organismo a ocupar un nuevo espacio contribuye de manera importante al efecto potencial de la fragmentación de hábitat en las dinámicas poblacionales (Wiens, 2000).

### ▪ ***Escala de percepción***

La escala de percepción puede visualizarse en términos de grano y extensión. El grano es la escala más fina en la que un organismo percibe y responde a la heterogeneidad y la extensión es la escala más amplia en la cual un organismo percibe y responde a la heterogeneidad o en la cual distingue variación espacial de cualquier tipo (Wiens, 2000). Las diferencias de tasas de movimiento y caminos puede afectar la percepción de la escala, dado que un organismo que abarca grandes áreas podrá responder mejor a

variaciones de mayor escala frente a la respuesta de un organismo poco móvil a cambios de gran escala (Wiens, 2000).

La heterogeneidad, organizaciones biológicas y las respuestas de los organismos son dependientes de la escala. Los organismos responden a un espectro de heterogeneidad delimitado por la ventana grano-extensión, y las dimensiones y posición de la ventana en el espectro de escala difiere entre especies, clases de edad y sexos (Wiens, 2000). Dada la estrecha relación de todo evento ecológico a una escala, no se debe generalizar sobre los efectos de la escala en los organismos y no existe ninguna teoría que reúna las diferentes escalas o una teoría de escalamiento (Wiens, 2000).

### ▪ ***Balance de uso espacial de parches***

El patrón de distribución espacial de una especie depende de un proceso de decisión entre los comportamientos como quedarse, moverse, forrajear, escapar o descansar, modulado por la selección natural y afectado por una diversidad de recursos (p.e. alimento, viento, depredadores, cobertura) (Cassini, 2013). La disposición espacial y temporal o disponibilidad de recursos influencia procesos biológicos y ecológicos de los organismos (p.e. distribución, comportamiento, uso de hábitat, presupuestos de actividad, dieta, estrategias de reproducción) y se ha encontrado como el factor más influyente en procesos de uso de hábitat para ciertos grupos animales (Boinski, 1987; Stevenson, 2017; Strier, 2015). Factores como la amenaza de depredación, presencia o abundancia de depredadores o exposición mayor a depredación puede llevar a que un animal utilice menos de lo esperado parches con adecuada oferta de alimento o a un uso heterogéneo por efecto del riesgo de depredación (Cassini, 2013).

La distribución esperada de un individuo en equilibrio, bajo modelos que asumen espacios de calidad mala o buena, se ve determinada en el radio de los tiempos que un animal gasta en ambos espacios, lo que es igual al radio de la cantidad de alimento obtenido. Si este radio no es igual en ambos espacios, la proporción de elección debe ser proporcional (no igual) a la proporción de *payoff*. En el primer caso, se denomina regla de ajuste y, en el segundo caso, ajuste sesgado (Cassini, 2013).

## 1.3 Efectos de la pérdida y fragmentación de bosques en la biota

### 1.3.1 Vegetación

La pérdida de bosques conlleva a la pérdida y fragmentación de hábitats, afectando a las especies vegetales por quema directa y aislamiento (Jackson & Fahrig, 2013). Asimismo, lleva a cambios en el microclima, composición y estructura de la biota y dinámica ecosistémica, lo que es mediado por sucesión ecológica, efecto de borde u otros efectos de intervención y mayor exposición o acción sinérgica de otras presiones antrópicas (p.e. matriz, extracción selectiva, carreteras) (Laurance et al., 2000; Phillips et al., 2008).

Se entiende por *hábitat* como el conjunto de condiciones bióticas y abióticas que son requeridas por un organismo para su presencia y en algunos casos para su supervivencia y reproducción (Krausman & Morrison, 2016). En general, cualquier lugar que ofrezca los recursos y condiciones que promuevan la sobrevivencia de un organismo, puede denominarse hábitat (Krausman & Morrison, 2016; Mathewson & Morrison, 2015). La *pérdida de hábitat* es un proceso a escala de paisaje de reducción en la cantidad de hábitat disponible; este proceso puede ocurrir sin la separación del hábitat (Jackson & Fahrig, 2013). Por su parte, la *fragmentación de hábitat* se refiere a un proceso a escala de paisaje que involucra el distanciamiento o separación del hábitat que posteriormente queda inmerso en una matriz no-hábitat y dispuesto en un número variable de fragmentos (Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Fahrig, 2003).

En cuanto a *estructura de hábitat*, se entiende como el arreglo físico de los componentes bióticos y abióticos; *composición de hábitat* se entiende como la variedad de especies y *dinámica* como la relación entre estructura y composición en un rango de tiempo (Kéry & Royle, 2021). Uno de los efectos principales sobre la biota, luego de un evento de intervención antrópica, es el *efecto de borde* (Laurance et al., 2000). Este término es empleado para describir las múltiples consecuencias en las comunidades biológicas que ocurren como resultado de la interacción entre dos tipos de hábitats (p.e. matriz y bosque) (Fonseca, 2008). Otros efectos como de *área*, *evolución del borde*, *matriz* y *distancia*, pueden modular las respuestas de los organismos en áreas antropizadas (Laurance et al., 2002).

Sobre los cambios de estructura y composición en la vegetación amazónica debido a la fragmentación, se evidencia: I) un aumento de lianas en bordes de fragmentos (1-300 mts), II) un aumento en el número de árboles pioneros, III) un decline en el número de los árboles de interior de bosque, así como una disminución de la altura del bosque en bordes y en el interior de fragmentos pequeños, IV) un incremento en las aberturas en el dosel y V) pérdida de biomasa viva en los fragmentos. Complementariamente, se ha reportado I) baja riqueza y diversidad de especies vegetales en los fragmentos (Laurance et al., 2000; Nobre et al., 2016), II) reducción de la abundancia de frutos e invertebrados y de la oferta de alimento, III) cambio en el funcionamiento de los bosques (p.e. polinización, ciclo de nutrientes) y predominancia de especies adaptadas al fuego, inflamables y una apariencia general del ecosistema boscoso hacia uno de sabana (Laurance et al., 2000; Davidson et al., 2012; Nobre et al., 2016).

En cuanto a los efectos de la fragmentación sobre la dinámica de los bosques amazónicos, los fragmentos responden con una dinámica muy elevada en términos de mayor mortalidad de árboles, daño y tasa de recambio entre fragmentos y bosques continuos y pérdida de biomasa (Laurance, 1998; Phillips et al., 2008; Nobre et al., 2016). El efecto es más pronunciado en los 60 m desde el borde del fragmento hacia su interior (4,01 % mortalidad, 4,1 % daño y 3,2 % recambio) y moderadamente mayor entre los 60 y 10 m, en relación al efecto en el interior del bosque (1,3 %, 1,5 % y 1,2 %) (Laurance, 1998). Modelos de área-núcleo indican efectos en fragmentos de un área de 100 a 400 ha, y el efecto es dependiente de la forma del fragmento (Laurance, 1998). Las dinámicas cambiantes luego de la fragmentación son resultado de una mayor disponibilidad de recursos limitados como la luz solar, lo que conlleva a alteraciones en la estructura del bosque, la composición florística y el microclima y exacerba los efectos hacia la biota sensible a las perturbaciones (Laurance, 1998; Phillips et al., 2008).

### **1.3.2 Fauna**

Los eventos antropogénicos que generan un cambio en los hábitats actúan bajo efectos indirectos, en cascada y sinérgicos (Kalbitzer & Chapman, 2018). La pérdida de hábitat tiene como efecto directo la pérdida de espacios de ocupación para los animales, también puede afectar la fenología (tiempos reproductivos) de las plantas y puede llevar a cambios en la variación temporal y espacial de la abundancia de alimento, así como la inmigración de nuevos competidores, predadores, o patógenos (Kalbitzer & Chapman, 2018). La

pérdida de hábitat tiene el potencial de llevar a nuevas perturbaciones o a amplificar una a otra, así, conlleva a una mayor accesibilidad de los bosques, a la extracción de especies arbóreas y al detrimento de la disponibilidad de alimento, acceso mayor de personas y caza, e incrementa las oportunidades de transmisión de doble vía de las enfermedades (Laurance et al., 2002; Kalbitzer & Chapman, 2018).

La fragmentación de hábitat puede impactar negativamente la biodiversidad (diversidad, abundancia y distribución), o impactarla positivamente por efecto de borde y de matrices favorables (Stewart et al., 2000; Laurance et al., 2002). La fragmentación, al igual que la pérdida de hábitat, puede actuar sinérgicamente con otras perturbaciones, dado que conlleva a una mayor exposición de los bosques (Nobre et al., 2016). La fragmentación puede afectar aspectos biológicos y ecológicos a nivel de grupos e individuos, como la ocurrencia, genética, las interacciones intergrupales o intragrupal, el comportamiento y la movilidad del animal (Fahrig, 2003). El tipo de respuesta de los organismos depende de la rapidez en que actúen los efectos derivados de la intervención y del tiempo de adaptación del organismo (Kalbitzer & Chapman, 2018).

El efecto de borde junto a su evolución en el tiempo, genera afectaciones en el microclima del fragmento y en la abundancia, diversidad y atributos específicos como la dieta, uso y distribución espacial de los animales (Fagen, 1988; Fahrig, 2003; Davis, 2006; Fonseca, 2008; Laurance & Vasconcelos, 2009; Jackson & Fahrig, 2013). En general, las especies menos tolerantes a la fragmentación responden negativamente al efecto de borde con una menor abundancia y extinción local y las especies presentan atributos ecológicos como un mayor tamaño corporal y mayores requerimientos de área e incapacidad de cruzar vacíos o matrices antrópicas. Por su parte, las especies que responden positivamente al borde (p.e. mayor abundancia) presentan atributos ecológicos como un menor requerimiento de área para sobrevivir y uso de matrices antrópicas (Laurance et al., 2000; Laurance & Vasconcelos, 2009). No obstante, la persistencia de especies no garantiza su permanencia dado el efecto a largo plazo de la fragmentación en la persistencia de poblaciones y la generación de una deuda de extinción en este rango temporal (Stewart et al., 2000).

Numerosas especies de invertebrados como hormigas de flores, escarabajos, mariposas, termitas, abejas, aves insectívoras de sotobosques, primates y grandes mamíferos, han declinado en abundancia o desaparecido, ya que no toleran el microclima de borde o hay

ausencia de microhábitats para su reproducción (Laurance et al., 2002). Otras amenazas como la caza y mayor accesibilidad humana puede actuar en sinergia con la fragmentación aseverando los efectos para grandes mamíferos y otros vertebrados (Laurance et al., 2000). Por su parte, organismos como algunas especies de ranas y pequeños mamíferos, grillos, mariposas, áfidos, hormigas, colibríes y murciélagos frugívoros, parecen resilientes a la fragmentación, ya que han incrementado su riqueza y abundancia (Laurance et al., 2002).

Otros efectos ocasionados por la fragmentación, como el efecto de área, de la matriz y de la distancia, pueden generar respuestas biológicas diferenciales en la biota (Laurance et al., 2002). En el caso del efecto del área, se ha encontrado correlación positiva entre la riqueza de especies con el área del fragmento, y una relación negativa entre la tasa de extinción y el área del fragmento, así, a mayor área del fragmento mayor riqueza de algunas especies y a un área de fragmento mayor hay una menor tasa de extinción. Las respuesta de la biota tanto en riqueza como en extinción es especie-específica e individualista (Laurance et al., 2002). Por su parte, la matriz tiene un efecto importante en el tipo de respuesta de las especies en y hacia el fragmento, ya que la matriz puede otorgar un valor de conectividad a los paisajes, permitiendo la re-colonización del fragmento de organismos sensibles a la fragmentación (Laurance et al., 2002). Las matrices con vegetación secundaria, pueden reducir efectos de borde como el viento y la mortalidad de árboles, y pueden ofrecer más recursos alimenticios. No obstante, la matriz puede actuar como sumidero y trampa para especies explotadas por la cacería, y el efecto positivo de conectividad puede ser insuficiente para especies muy sensibles a la distancia entre fragmentos como ciertos insectos, aves insectívoras y de sotobosque y mamíferos grandes (Laurance et al., 2002).

Los efectos ocasionados por la fragmentación han llevado a cambios ecológicos a nivel poblacional y en la dinámica ecosistémica (Laurance et al., 2002). Las poblaciones y comunidades biológicas se han hiperdinamizado, es decir, se ha acelerado la pérdida de especies, principalmente las de interior de bosque, y han proliferado las especies beneficiadas por el efecto de borde y adaptables a la fragmentación (Laurance et al., 2002). Además, los fragmentos han sido colonizados por especies invasoras (p.e. abejas africanizadas, mariposas de luz, palmas exóticas, frugívoros generalistas). Con dichos cambios, ocurre una modificación de la estructura trófica, pues se incrementa la abundancia de los omnívoros e insectívoros mientras la abundancia de los carnívoros y

especies con una alta demanda de recursos (área y requerimientos alimenticios), disminuye, y con ello, los procesos fundamentales como las dinámicas de vacíos en dosel, depredación y almacenaje de carbono se alteran o se rompen (Laurance et al., 2002).

Los paisajes modificados por humanos (sometidos a pérdida y/o fragmentación de hábitat) presentan alteración en la oferta de recursos para los mamíferos y con ello alteración en el uso de hábitat y estructura trófica. Se reconoce la composición del paisaje como explicativo de los cambios o alteración en el uso de recursos y de hábitat. Por su parte, la posición trófica permite entender los cambios dietarios una vez expuestos a áreas antropizadas o no antropizadas. Es así como los carnívoros, en áreas antropizadas, al estar enfrentada a una alteración en la oferta de recursos, complementa su dieta con pequeños mamíferos que suplen una parte importante de su demanda nutricional. Por su parte, los omnívoros y herbívoros, se ven favorecidos por los paisajes antropizados. Los carnívoros tienden a mantener una dieta mixta suplementada con recursos de la matriz antrópica (p.e. *Dideplhis*) y los omnívoros-herbívoros llegan a depender de items de matrices antrópicas (p.e. pastos) (Magioli et al., 2019). En general, se evidencia para los gremios tróficos mencionados, dietas complementadas con ítems abundantes en áreas antropizadas (p.e. pastos), una reducción de la diversidad de fuentes dietarias, una dependencia exclusiva de items de consumo en matrices antropizadas y un mayor uso de hábitats antropizados. Así mismo, se evidencia una reducción del consumo de frutos, dada una menor disponibilidad en dichos ambientes. Complementariamente, los organismos de mayor biomasa, con ámbito de hogar grandes y susceptibles a la pérdida y fragmentación de hábitat, son los primeros en desaparecer en áreas transformadas (Magioli et al., 2019).



## **2. Capítulo 2. Estado del arte**

### **2.1 Pérdida y fragmentación de hábitats en Primates**

Se estima que un 60% de las especies de primates en el mundo están en riesgo de extinción y 75% de las especies tienen poblaciones en disminución, debido a cambios de uso de suelo para agricultura, cría de ganado y extracción selectiva (Estrada, 2009; Estrada et al., 2017). Otras presiones como la cacería furtiva, el tráfico ilegal, el cambio climático y las enfermedades antropogénicas generan también importantes afectaciones sobre las poblaciones de primates (Estrada et al., 2017).

En el Neotrópico desde 1960 a 2010, se registra un incremento de: 175 millones a 400 millones de cabezas de ganado, un incremento del área sembrada de soya de 0 a 50 millones de hectáreas, del área sembrada de palma de aceite de 0 a 10 millones hectáreas y entre otros incrementos en áreas de caucho e industrias madereras (Estrada et al., 2017). Debido a las presiones mencionadas, se estima una pérdida para el 2010 de un 10% del área en bosque y hábitat de primates en relación a 1980 (Estrada et al., 2017). Un análisis de las tendencias y estado de pérdida de bosques hábitat de primates en Sudamérica, indica que 64% (16'836.950 km<sup>2</sup>) de su área ha constituido hábitat y, para 2005, solo el 45% de bosques permanece (7.5 m km<sup>2</sup>).

### **2.2 Efectos de la pérdida y fragmentación de bosques**

Los primates en el Neotrópico han sobrellevado en el tiempo diversas presiones antropogénicas, en particular, la pérdida y fragmentación de hábitat para establecer cultivos y pastos constituyen las presiones dominantes en los hábitats de los primates (Almeida-rocha et al., 2017; Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Estrada et al., 2017). El tipo de respuesta de los primates a cambios de hábitat depende de la rapidez en que actúen los efectos derivados de la intervención y del tiempo de adaptación del organismo. En general, los primates presentan historias de vida lentas y largos tiempos generacionales, por lo que

la flexibilidad comportamental constituye el mecanismo de adaptación a cambios de efecto rápido, esto derivado de un gran desarrollo de la corteza cerebral que otorga a los primates ventajas ecológicas y sociales (Kalbitzer & Chapman, 2018; Strier, 2015).

Los cambios en los hábitats pueden generar estrés de tipo abiótico, biótico, antropogénico o sinérgicos en los primates (Kamilar & Beaudrot, 2018). El estrés antropogénico tiene consecuencias a nivel poblacional y de comunidades, los cuales consisten en la afectación negativa de la abundancia (p.e. densidad) y de la biodiversidad de primates (Almeida-rocha et al., 2017; Estrada et al., 2017). Asimismo, tiene efectos a nivel individual y grupal, como en la ocurrencia, distribución, dieta y comportamiento (Calle-Rendón, Hilário, & de Toledo, 2019; Palminteri & Peres, 2012; Stevenson, Beltrán, Quiñones, & Ahumada, 2015). Como consecuencia de las presiones antrópicas, los primates pueden llegar a extinguirse localmente o a un alto riesgo de extinción poblacional y/o a adquirir adaptaciones de base comportamental y selectiva para sobrevivir en paisajes antropizados sin asegurar su supervivencia en el largo plazo (Galán-Acedo, Arroyo-Rodríguez, Cudney-Valenzuela, & Fahrig, 2019; Kamilar & Beaudrot, 2018). Es el caso del aullador (*Alouatta* spp.), que se reconoce como especie adaptable, pero la ausencia de individuos es inminente en fragmentos pequeños y con intervención humana directa, donde el flujo genético y su presencia se ven comprometidos, lo que puede llevar a una extinción a nivel poblacional y regional (César Bicca-Marques, Chaves, & Hass, 2020).

Estudios que han evaluado el efecto de la fragmentación del hábitat en la ocurrencia y abundancia de los primates difieren en sus resultados. Los primates (p.e. *Avahi laniger*, *Alouatta* sp.) pueden incrementar sus densidades cerca a los bordes, posiblemente debido a las condiciones benéficas como una mayor oferta de hojas y proteína (Lehman, 2004; Stevenson et al., 2015). No obstante, la respuesta de los primates tanto en abundancia como en la ocupación puede cambiar en fases más avanzadas de intervención, o los resultados pueden ser contradictorios por diferencias metodológicas (p.e. medición de pérdida y fragmentación de hábitat) (Arroyo-Rodríguez et al., 2013; Kamilar & Beaudrot, 2018). Otros primates (p.e. *Eulemur rufifrons*, *Cheirogaleus major*, *Ateles* sp.) mostraron una densidad menor en los 100 mt del borde del fragmento, lo cual podría explicarse por un menor diámetro y menor oferta alimenticia de los árboles presentes en borde (Kamilar & Beaudrot, 2018). La densidad de *C. nigrifrons* es mayor en fragmentos de bosque localizados en paisajes más deforestados y fragmentados y la densidad de este primate

es determinada por la combinación del efecto de la cobertura de bosque y de la densidad de parches (Gestich et al., 2021). En cuanto a ocurrencia, una síntesis de los resultados y lecciones aprendidas de 30 años de estudio del efecto de la fragmentación en *A. palliata* y *A. geoffroyi vellerosus* en Tuxtla México, evidencia el efecto negativo de la fragmentación en el movimiento, dispersión y migración de los primates y, en el caso de *A. palliata*, una limitación en la migración a fragmentos más lejanos de 100 m entre sí, llevando a la no migración de los individuos, machos solitarios, reproducción entre el grupo natal, una pérdida de variabilidad genética, una reducción de la probabilidad de persistencia dado un desbalance entre la tasa de extinción y colonización y un incremento de la demanda energética para la reproducción y mayor vulnerabilidad a enfermedades (Cristobal-Azkarate & Dunn, 2013).

En cuanto a la afectación de la fragmentación en la riqueza, dieta, comportamiento y biomasa de primates, en general, se ha encontrado en fragmentos grandes una mayor riqueza de especies originales de primates y presencia de especies de gran porte (p.e. *Ateles* spp., *Brachiteles* sp., *Lagothrix* spp.) y con dietas basadas en frutos, semillas y flores (Calle-Rendón et al., 2019). En contraste, en fragmentos pequeños, especies de primates como lémures, *Alouatta* spp., *Chiripotes* spp., *Cebus apella*, *Pithecia chrysocephala* y *Saguinus midas* muestran un consumo menor de frutos y una menor frecuencia de actividades sociales, de reproducción y otras actividades como marcaje, agresión y juego, frente a las actividades en bosques no fragmentados (Schwitzer et al., 2011). Se evidencia, a través de un meta-análisis de la respuesta de los primates en el trópico a la intervención del hábitat, efectos negativos consistentes en el gremio de frugívoros y frugívoro-folívoro en comparación al gremio folívoro (Almeida-rocha et al., 2017).

Complementariamente, Boyle (2008) no encontró la biomasa, el tamaño de rango hogar y el grado de frugivoría como predictores de la presencia de seis especies de primates en áreas intervenidas, mientras los factores tamaño del fragmento, distancia a un área de bosque mayor a 0.5 ha y una matriz con bosque secundario en avanzado estado de sucesión predijeron la riqueza de primates en fragmentos. *C. coimbrai* se alimenta principalmente de frutos (61.2%), hojas jóvenes (20%), semillas e insectos (20%), donde 28.2% de los registros de alimentación se dieron en lianas; las lianas pueden representar un factor clave para tolerar la fragmentación intensa de hábitat en el caso de esta especie (Souza-Alves, Chagas, Santana, Boyle, & Bezerra, 2021; Souza-Alves, Fontes, Chagas, &

Ferrari, 2011). Por su parte, se reporta para *C. coimbrai* en un fragmento de 14 ha, mayor tiempo en alimentación/forrajeo durante la temporada seca (nov, dic, ene, feb y mar) comparada a la temporada lluviosa (abr, may, jun, jul), sin diferencias en el tiempo de movimiento y socialización. En contraste, en un fragmento de 522 ha, *C. coimbrai* destina más tiempo a la socialización y menos tiempo al forrajeo/alimentación durante la temporada seca (Souza-Alves et al., 2021). Algunos grupos de *A. palliatta* muestran un mayor consumo de hojas, una mayor dedicación en desplazamiento y alimentación en ambientes fragmentados, pero otros grupos de la misma especie con diferente rango hogar no muestran diferencias en dieta y patrones comportamentales, lo que sugiere que un menor rango hogar no necesariamente implica menor disponibilidad de recursos (Cristobal-Azkarate & Dunn, 2013).

Se reporta para *A. geoffroyi* en un paisaje intervenido el consumo de 53 especies de plantas principalmente árboles de lento crecimiento en matrices, árboles aislados, cultivos y corredores, y, en orden descendente, el consumo de frutos, hojas, corteza y flores (Arroyo-Rodríguez et al., 2017). Otras adaptaciones comportamentales a la intervención antrópica consisten en la habituación a la presencia humana o los primates se tornan crípticos, vigilantes y evaden áreas riesgosas. En respuesta al aumento de la temperatura, los primates pueden cambiar los patrones diarios de actividad, socializando o descansando en sombra durante el medio día y gastando más tiempo en forrajeo durante periodos fríos; también esta condición, puede llevar a una alta variabilidad de la temporalidad de nacimiento (Kalbitzer & Chapman, 2018).

El efecto de la pérdida de hábitat en el uso de hábitat de *Rhinopithecus roxellana* consiste en un mayor uso de lugares con mejor calidad (mayor biomasa ~ más alimento y menor riesgo de depredación) y un menor uso de lugares con menor calidad (menor biomasa ~ menor alimento y mayor riesgo de depredación) (Li, 2004). Los primates no usaron aleatoriamente los hábitats en cada estación climática y prefirieron los hábitats primarios y bosques jóvenes frente a arbustales o pastizales en todas las estaciones.

En cuanto a la respuesta de uso de hábitat de *Pan troglodyes* en paisajes antropizados, la especie usa los bosques principalmente para desplazarse y descansar y usa los hábitats transformados para socializar y forrajear principalmente a 200 m de áreas cultivadas, porción del parche en la que podría presentar menor riesgo de depredación. La

disponibilidad de alimento tanto silvestre como de cultivos introducidos influencia el uso de hábitat para forrajear, y, en general, el primate prefiere bosques maduros para todas las actividades (Bryson-Morrison, Tzanopoulos, Matsuzawa, & Humle, 2017). Especies de primates frugívoros como los lémures, *Alouatta* spp., *Chiripotes* spp., *C. apella*, *P. chrysocephala* y *Saguinus midas* muestran ámbitos de hogar reducidos en fragmentos y pueden ampliar su rango hogar según aumenta el área del fragmento (Schwitzer et al., 2011; Stevenson et al., 2015).

En el caso de *A. clamitans* en Brasil, en un fragmento de mil hectáreas con bosques de mayor y menor calidad, la especie destina la mayoría de tiempo a la alimentación principalmente de hojas (tanto en valles como en montañas) y menos tiempo en alimentación de frutos en bosques de montaña. El grupo en los bosques de mayor calidad pasa menos tiempo descansando y más tiempo moviéndose que el grupo en los Valles (mayor calidad) (Jung, Mourthe, Grelle, Strier, & Boubli, 2015). Similarmente, el mono ardilla, *S. cassiquiarensis albigena*, sobrelleva la fragmentación a través de un mayor porcentaje de tiempo destinado a alimentación y consumo de hojas jóvenes y especies pioneras, pero un tiempo similar de consumo de artrópodos, flores y frutos, en relación a los tiempos de consumo en el bosque continuo. La especie destina un mayor tiempo en movimiento, forrajeo y menor tiempo de descanso en áreas fragmentadas y, en estas áreas, la especie muestra un tamaño y composición de grupo así como un ámbito de hogar reducido, pero un promedio de ámbito diario mayor en áreas fragmentadas (Carretero-Pinzón, Defler, & Ruiz-García, 2016).

En cuanto a las variables determinantes de las respuestas de los primates en paisajes fragmentados, una evaluación global de las determinantes en la distribución de los primates indica que la mayoría de efectos son dados por la composición del paisaje (p.e. cantidad de bosque, riqueza de coberturas de paisaje, índice de calidad de paisaje, permeabilidad de matriz y cobertura de matriz) más no por la configuración del paisaje (p.e. densidad de borde, abundancia de corredores, distancia media entre parches o tamaño medio de parche o abundancia de carreteras) (Cristobal-Azkarate & Dunn, 2013; Galán-Acedo, Arroyo-Rodríguez, Cudney-Valenzuela, et al., 2019). El tamaño del fragmento es un determinante clave de la ocurrencia, abundancia y riqueza de primates, y la persistencia en el tiempo en los bosques fragmentados depende de los rasgos funcionales de cada especie y los aspectos inherentes de la localidad o sub-región (contexto regional) y es

beneficiada por los elementos de la matriz como árboles aislados y cercas vivas (Calle-Rendón et al., 2019; Carretero-Pinzón, Defler, Mcalpine, & Rhodes, 2017; Cristobal-Azkarate & Dunn, 2013). La ocurrencia también muestra relación positiva con índices de calidad de paisaje, calidad de parches, presencia de elementos de conectividad en las matrices y con la conectividad entre fragmentos (Calle-Rendón et al., 2019; Galán-Acedo, Arroyo-Rodríguez, & Chapman, 2021; Galán-Acedo, Arroyo-Rodríguez, Cudney-Valenzuela, et al., 2019).

En el caso específico de las respuestas como tiempo de alimentación, desplazamiento, descanso y presencia en áreas intervenidas, se muestra una relación positiva de las dos primeras y de la última con la cobertura de bosque (a mayor cobertura de bosque mayor tiempo de alimentación en corteza, desplazamiento y ocurrencia) y una relación negativa del tiempo de alimentación en hojas y tiempo de descanso con la cobertura de bosque (a mayor cobertura de bosque menor tiempo de alimentación en hojas y menor tiempo de descanso) (Cristobal-Azkarate & Dunn, 2013; Ordóñez-Gómez, Arroyo-Rodríguez, Nicasio-Arzeta, & Cristóbal-Azkarate, 2014). Variables como una mayor disponibilidad de alimento y de frutos en plantas de gran porte pueden llevar a que especies como *A. palliata* adopte un patrón comportamental en el que destine más tiempo en alimentación de estos recursos y en descanso y un menor tiempo en desplazamiento y alimentación en ambientes intervenidos (Cristobal-Azkarate & Dunn, 2013).

## 2.3 Uso de hábitat y preferencias

### 2.3.1 Generalidades

La disponibilidad, distribución y calidad de alimento, así como la disponibilidad de hábitat, son reconocidos como determinantes del uso de hábitat de los primates (Boinski, 1987; Clutton-Brock & Harvey, 1977; Naoki et al., 2006). Otros factores determinantes del uso de hábitat son: la distribución de agua, la presencia de competidores, exposición a predadores y a eventos aleatorios (catástrofes, intervención), sitios de refugio y dormitorio, vías arbóreas eficientes y estrategias reproductivas de los miembros de un grupo de primates (Boinski, 1987). Dado que la estacionalidad de lluvias y otros factores ambientales afectan la disponibilidad de recursos en los bosques tropicales (Haugaasen & Peres, 2005), la diversidad e intensidad de uso de hábitat son explicados a partir de las fluctuaciones

temporales de la abundancia, distribución y disponibilidad de alimento acorde a las lluvias (Boinski, 1987; Wallace & Painter, 2002; Strier, 2015).

Se han empleado múltiples criterios para clasificar los hábitats de los primates, entre los que se encuentran: altura de bosque o estratificación, estructura horizontal de bosque (p.e. clases DAP, apertura de dosel), composición de especies de plantas, bioma de plantas leñosas o de follaje, estado y temporalidad de desarrollo de bosque (sucesional temprano o tardío, o primario), estado de intervención (degradado o extraído selectivamente, perturbado), relieve y topografía, densidad de vegetación (denso, abierto), tipo de bosques (tierra firme, inundable, pantanos) (Barton et al., 1992; Boinski, 1987; Palminteri & Peres, 2012; Pozo-R, 2004; Stevenson, Quiñones, et al., 1994).

El uso de hábitat es más variable entre primates arbóreos dependiendo en qué nivel y tipo de vegetación gastan la mayoría del tiempo. Si el alimento principal se encuentra en estratos de sotobosque o bajos del bosque, un primate puede gastar mayor tiempo explorando y consumiendo en estos espacios y, otros primates, en cambio, pueden mostrar un uso estratificado de la vegetación, ya que consumen alimento en el estrato bajo hasta el más alto o sobre el dosel (Strier, 2015).

Los primates además de utilizar diferencialmente los espacios verticales invierten tiempo en actividades de forrajeo y sociabilidad que implican movimientos horizontales o a través del hábitat. Un primate puede permanecer en un mismo tipo de hábitat con propósitos de alimentación o con otros propósitos como exploración, interacción sexual, juego o lucha. La extensión de tiempo que resida en un lugar puede ser corto o largo dependiendo del tipo de actividad (Strier, 2015). Durante meses de escasez de frutos, los primates gastan una proporción pequeña de tiempo moviéndose e interactuando socialmente y la mayoría del tiempo lo gasta en descanso. En este sentido, aquellos factores que generen variación en los tiempos de residencia también influirán la distribución espacial del uso de hábitat de un primate (Strier, 2015).

### **2.3.2 Patrón de actividad**

Cómo los primates destinan tiempo a actividades esenciales o su patrón de actividad, es muy variable entre diferentes especies como también entre miembros de un mismo grupo (Strier, 2015). El tiempo que los primates destinan a una u otra actividad es un indicador

de flexibilidad comportamental; cuánto tiempo están activos y no descansando es afectado por el clima y por las condiciones sociales. Asimismo, el presupuesto de actividades se ve ajustado para reducir el riesgo como presa. La mayoría de los primates destinan considerable cantidad de tiempo al descanso, cuánto es esencial y cómo se distribuye cada actividad en el patrón de comportamientos depende de muchos factores (Strier, 2015). Otros factores que afectan el patrón comportamental son: la disponibilidad de alimento, lluvia, temperatura, dieta (Li, Ma, Zhou, & Huang, 2020; Stevenson, Quinones, & Ahumada, 1994) y el ruido antropogénico (*P. donacophilus*; Lineros et al., 2020).

Un organismo puede adquirir estrategias comportamentales como *maximizador* o *minimizador de energía*, según cómo aprovecha la energía orgánsmica para cumplir con las actividades vitales. Un organismo es maximizador de energía si destina la mayor parte de su tiempo en movilidad y búsqueda activa de parches o alimento de alta calidad buscando recompensar la pérdida energética por desplazamiento. Por su parte, un organismo es minimizador de energía si destina gran parte de su tiempo al descanso y sociabilidad, y una pequeña parte a la movilidad y largos desplazamientos, basan su dieta en una diversidad de recursos e ítems de gran oferta y acceso como hojas y cogollos y pueden suplementar la dieta con frutos (Pyke et al., 1977). Los primates folívoros-frugívoros son minimizadores de energía, ya que destinan proporciones altas de tiempo a descansar y poco tiempo al desplazamiento y, los primates frugívoros, son maximizadores de energía, ya que descansan menos y destinan más tiempo y energía a buscar y desplazarse por alimento (Strier, 2015).

El patrón de actividad de los primates Neotropicales es variable. *P. caquetensis* invierte su tiempo en un fragmento de bosque (23 ha) en el noroccidente del Caquetá en 41.5% descanso, 37.7% forrajeo, 16.7% desplazamiento y 4.1% en interacción social (Acero-Murcia et al., 2018). El zocay, *P. ornatus*, en bosques continuos muestra un patrón general de comportamiento en el cuál prima el descanso, alimentación, movimiento (Polanco-Ochoa 1992; Sánchez 1998) y, para el caso de bosques fragmentados, en *P. ornatus* prima el movimiento y la alimentación (Ospina, 2006), o el forrajeo (31%), seguido descanso (25%), socialización (20%), locomoción (15%) y vocalización (3%) (Quintero-Tapia, 2017). Por su parte, *Cheracebus torquatus* en bosques continuos muestra el siguiente patrón comportamental: alimentación (26%), locomoción (13.5%), descanso (46.5%) y no determinado (13.8%) (Kinzey, Rosenberger, Heisler, Prowse, & Trilling, 1977). En el caso



del titi boliviano *P. donacophilus*, la especie se comporta frente al ruido y factores antropogénicos con: ámbitos de hogar pequeños y con sobrelape a grupos cercanos; la mayoría del tiempo descansa y destina menos tiempo al movimiento, forrajeo, vigilia y socialización (Linerós et al., 2020). *P. donacophilus* muestra resiliencia al ruido antropogénico con poca evidencia de estrés fisiológico, menos movimiento frente a mayor ruido antropogénico y habituación a la presencia humana (Linerós et al., 2020).

La especie amazónica *L. lagothericha*, con alimentación principalmente frugívora, gastó su tiempo en bosques continuos durante un año en: 24% locomoción, 36% descanso y 4% otras actividades, y estos porcentajes varían a través del año dependiendo de la disponibilidad de frutos (Stevenson et al., 1994). En una base diaria, *L. lagothericha* varía la proporción de actividades entre días, sin embargo, el patrón consiste en más movilidad y alimentación en horas de la mañana y en la tarde predomina el descanso, lo que se ve influenciado por condiciones de lluvia y temperatura (Stevenson, Quinones, et al., 1994).

En el caso de *A. clamitans*, en el hábitat de menor calidad, la especie se observó un mayor tiempo en alimentación y menor tiempo en movilidad e interacción social. En el hábitat con mayor calidad, la especie más importante de consumo fue un *Ficus* sp. e invirtió un menor tiempo en consumo de hojas maduras, mayor tiempo de alimentación en frutos y flores, mayor tiempo en movilidad y en interacción social (Jung et al., 2015). El porcentaje invertido en las actividades comportamentales se relaciona significativamente con el tiempo invertido en el consumo de diferentes ítems dietarios. Así, encontró una relación negativa del tiempo de descanso y consumo de flores y hojas inmaduras e incrementa el tiempo de descanso con el consumo de hojas maduras (Jung et al., 2015). En cuanto a descanso, no hubo diferencias entre los tipos de hábitat (Jung et al., 2015). El patrón comportamental es similar al hallado para *Lemur catta*, para el que evaluaron las respuestas comportamentales de dos grupos en fragmentos con presión antropogénica y diferencial oferta de recursos, resultando: un mayor tiempo invertido en alimentación, menos descanso y comportamiento social en el grupo del fragmento con menor oferta de recursos, frente al comportamiento del grupo localizado en el fragmento con mayor oferta de recursos (Cameron & Gould, 2013). Carretero-Pinzón (2016) y Cristobal-Azkarate et al. (2013) tuvieron los mismos hallazgos en cuanto al patrón comportamental de *S. c. albigena* y *A. palliata*, un mayor tiempo destinado a la alimentación, seguido por forrajeo y descanso en áreas intervenidas.

La especie africana *Papio anubis*, un primate del viejo continente acudió a estrategias de forrajeo de minimización de tiempo, que consiste en ajustar una tasa de máximo consumo o alimentación y destina el tiempo restante a otras actividades (Barton et al., 1992). La adaptación de esta estrategia de forrajeo se explica por el incremento de parches de alimento con baja densidad del recurso, y no, por baja biomasa de alimento en los parches. Por lo que, *P. anubis*, no muestra defensa por alimento en su rango hogar y sí ámbitos diarios cortos. Ante condiciones de escasez de recursos, estos primates aumentan el ámbito diario e incrementan el tiempo de residencia en parches de vegetación dentro del hábitat. Los autores sugieren que el tiempo y energía destinado al forrajeo es inversamente proporcional a la densidad de alimento (Barton et al., 1992).

### 2.3.3 Uso de espacio

Cómo los primates se distribuyen varía según la condición ecológica del hábitat y factores climáticos. Algunos primates Neotropicales emplean predominantemente bosques secundarios (*S. oerstedii*; Boinski, 1987, *C. goeldii*; Porter, Sterr, & Garber, 2007) y otros primates permanecen más tiempo en bosques primarios o maduros (*L. lagothericha*; Stevenson et al., 1994, *C. personatus*; Heiduck, 2002, *C. nigrifrons*; Trevelin, Port-carvalho, Silveira, Morell, & Ab, 2007). La disponibilidad, distribución y calidad de alimento así como la disponibilidad de hábitat, son reconocidos como determinantes del uso de hábitat de los primates (Boinski, 1987; Clutton-Brock & Harvey, 1977; Naoki et al., 2006). Otros factores determinantes del uso de hábitat son: la distribución de agua, la presencia de competidores, exposición a predadores y a eventos aleatorios (catástrofes, intervención), sitios de refugio y dormitorio, vías arbóreas eficientes y estrategias reproductivas de los miembros de un grupo de primates (Boinski, 1987).

Acero-Murcia et al., (2018) evaluaron el uso de estratos verticales de *Plecturocebus caquetensis* encontrando lo siguiente: 6 a 10 m (41%), 0 a 5 m (28%), 11 a 15 m (18%) y superior a 16 m (13%). La especie emplea principalmente el estrato medio a bajo y la actividad diurna ocurre principalmente bajo el dosel y sotobosque por debajo de 15 m (87%). Por su parte, Trevelin et al., (2007) evaluaron el uso de hábitat para la especie *C. nigrifrons*, empleando transectos lineales y en cada transecto observo el tipo de hábitat, definido como composición vegetal y etapa sucesional, y espaciamiento vertical. Evaluaron las preferencias de hábitat al comparar tasas de observaciones de visita con lo esperado

por la disponibilidad relativa de diferentes tipos de hábitat con un test  $X^2$ . No hallaron preferencias por un hábitat en particular, pero si observaron que en bosques de tipo exótico y secundario inicial no hubo registros del primate y que en bosques secundarios tardíos hubo menos observaciones a lo esperado, mientras bosques de *Araucaria* y “primarios” hubo más registros del primate.

Heiduck (2002) evaluó el uso de tipos de bosque en estado perturbado para *C. personatus*. La autora evaluó la influencia de la disponibilidad relativa de cada tipo de bosque (no perturbado, extraído selectivamente y en sucesión) y de la disponibilidad de alimento dentro de los tipos de bosque en el uso de hábitat. Estableció nueve parcelas de vegetación de 20 x 20 m distribuidas tres en cada tipo de bosque en los que midió estructura de vegetación y composición. El grupo usó un rango hogar de 22 ha que consiste un 58% de bosque no perturbado, 31% de bosque extraído selectivamente y 11% de bosque en regeneración. El tiempo de residencia fue mayor en bosques no perturbados y el tiempo de alimentación difirió de la disponibilidad de bosques siendo proporcional a la disponibilidad relativa de alimento. El uso de los tipos de bosque por el primate, tanto para alimentación como para residencia, no estuvieron determinados por la disponibilidad proporcional de los tipos de bosque dentro del rango hogar, sino que fue determinado por la disponibilidad de recursos alimenticios.

Pozo-R (2004) evaluó preferencias de hábitat para las especies *Cebuella pygmaea*, *P. discolor*, *C. albifrons*, *S. tripartitus*, *S. sciureus* y *P. monachus*, en Yasuní, Ecuador. El autor estimó el Diámetro de Altura de Pecho (DAP) y altura de árboles en tres transectos lineales y registró el tipo de relieve (ladra, terraza, valle) y topografía (alto, sitio con lianas, bajo y transicional) en puntos donde observó las especies. Las especies más pequeñas (*Cebuella* sp. y *Saguinus* sp.) se encontraron exclusivamente en bosques liana y terrazas y la segunda especie fue también registrada en bosques altos con lianas y claros. Ambas especies utilizaron todas las formaciones topográficas. En el caso de *P. discolor* y su cercano filogenético *P. monachus*, fueron avistados en bosques de lianas, claros y altos y en todas las formaciones. Por último, *C. albifrons* y *S. sciureus*, se hallaron con mayor frecuencia en bosques altos y en todas las formaciones.

Palminteri & Peres (2012) evaluaron el uso de espacio de cinco grupos de *P. irrorata* a través de tiempos de observación en el rango hogareño y en diferentes tipos de bosque

(tierra firme, planicie inundable, bambú y palmas de pantano). La densidad de *P. irrorata* se vio relacionada al tipo de bosque y no al tamaño del grupo. No hubo especialización del primate a los hábitats, pero si hallaron evasión a los bosques de bambú y preferencia por los bosques de tierra firme. No obstante, se ha demostrado que no es el tipo de bosque que determina el uso sino la disponibilidad de alimento en estos, por lo que puede encontrarse relacionado a la productividad de los bosques.

Boinski (1987) evaluó el uso de hábitat para *S. oerstedii* en relación con el cambio temporal de la abundancia de alimento. Caracterizaron la composición de especies, localización relativa de la biomasa de plantas leñosas o follaje y altura de dosel, definiendo los siguientes tipos de bosque: crecimiento secundario temprano, crecimiento secundario tardío con abundancia de *Ficus* e *Inga* spp. y bosque primario. El primate empleo 176 cuadrantes de 1 ha, mostraron variaciones en la cantidad de ámbito usado en relación con la temporalidad de lluvias. Los bosques secundarios y los de crecimiento temprano fueron usados más que los bosques de sucesión tardía, y una cantidad de tiempo fue gastada en bosques muy degradados y primarios durante la temporada tardía de lluvias.

Stevenson et al., (1994) evaluó el uso de hábitat de *L. lagothericha* con base en la localización del animal y el tipo de vegetación, en intervalos de observación de 30 min desde las 6 am a 6 pm. El primate prefirió bosques maduros (82%) a los bosques abiertos degradados (11%) y bosques inundables (5%). El bosque maduro cubrió gran parte del área de estudio, y en este, *L. lagothericha* mostró un uso mayor a lo esperado por encuentros aleatorios, lo que estuvo relacionado con la variación espacial en el número y tipo de árboles con frutos. Hubo diferencias significativas en la frecuencia de uso del bosque maduro durante el año cuando el primate incrementó el uso de bosques abiertos degradados durante el periodo de escasez de frutos. Un incremento de uso de bosques inundables fue observado en julio, mes de mayor productividad de alimento.

El uso de espacio de *C. goeldii* comprende bosques secundarios (50%), primarios (30%) y bambú (17%), y usaron 38 ha/mes. El uso varió significativamente cada temporada de lluvias, ya que el primate uso más los bosques primarios con sotobosque denso (49%) en temporadas de lluvias y los bosques secundarios en temporada seca (62%). Los hábitats no fueron usados por *C. goeldii* en proporción a su abundancia, y se hallaron relacionados

con los requerimientos dietarios de la especie. *C. goeldii* consumió todos los tipos de alimento con mayor frecuencia en bosques secundarios (Porter et al., 2007).

Barton et al., (1992) estudió el uso de hábitat y estrategias de forrajeo de *P. anubis*. El tiempo de residencia en los parches de vegetación es diferente en temporadas de lluvia y sequía y la estancia en los parches se vio asociado positivamente con la cobertura y densidad de una especie alimenticia, con la estructura vegetativa, ubicación de los sitios de descanso, distancia a dormideros y a cuerpos de agua y con la proporción de tiempo en zonas con la planta alimentaria *A. etbaica*.

## **2.4 *Plecturocebus caquetensis***

### **2.4.1 Taxonomía**

La taxonomía del género *Callicebus* ha recibido aportes por parte de Hershkovitz (1963, 1988, 1990), Kobayashi (1995, 1999), Van Roosmalen *et al.* (2002) y Bueno & Defler (2010). Hershkovitz (1963) incluyó las especies *C. moloch* y *C. torquatus*, considerando en total 13 taxones. Hershkovitz (1988) amplió el número de taxones a 24 incluyendo 13 especies organizadas en cuatro grupos taxonómicos (*C. modestus*, *C. donacophilus*, *C. moloch* y *C. torquatus*). Como último aporte, Hershkovitz (1990) adicionó las subespecies *C. personatus* y *C. p. barbarabrownae* dentro del grupo *Moloch*, manteniendo la misma jerarquización y cantidad de grupos.

Kobayashi (1995) a partir de mediciones morfométricas y filogenias, propuso el grupo taxonómico *C. cupreus*, considerando en total cinco grupos (*C. donacophilus*, *C. cupreus*, *C. moloch*, *C. personatus* y *C. torquatus*). Posteriormente, Van Roosmalen (2002) describió dos nuevas especies y desplazó las especies consideradas por Hershkovitz en 1990, para un total de 28 taxones.

Recientemente, Byrne *et al.* (2016) demostró la existencia de cuatro grupos del género *Callicebus*: *torquatus*, *personatus*, *donacophilus* y *moloch*. En este estudio, no se encuentra una relación monofilética entre los grupos *Cupreus* y *Moloch*, por lo tanto, se incluyó el primer grupo en el segundo; dividiendo al género *Callicebus* en tres géneros: *Cheracebus* n. gen., distribuidos sobre la cuenca del Orinoco, Río Negro y Alto Amazonas; *Callicebus*, sobre la mata atlántica del Brasil y *Plecturocebus* n. gen, para las especies distribuidas sobre la cuenca alta del río Amazonas y la región del Chaco. Bajo este nuevo

arreglo taxonómico, *C. caquetensis* y las especies hermanas pertenecen al grupo taxonómico *Moloch*, son reconocidas con el epíteto genérico *Plecturocebus*.

Finalmente, Boubli *et al.* (2019) describió la especie *P. grovesi* para Brasil, a partir de un enfoque taxonómico integrativo que incluye análisis filogenómicos, caracteres de pelaje, y registros de localidades. Con este aporte taxonómico, la subfamilia Callicebinae se compone de 33 especies.

### 2.4.2 Descripción fenotípica y genética

Los individuos de *P. caquetensis* observados por Moynihan (1976) y Defler *et al.* (2010) se caracterizan por carecer de la línea blanca sobre la frente, típica de otros miembros del grupo *Moloch*, la cual es reemplazada por pelos grisáceos y blancos hacia la parte anterior y naranja y negro hacia la parte posterior, y conservan un fenotipo intermedio entre *P. ornatus* y *P. discolor*. Defler *et al.* (2010) incluye características como un leve color rojizo brillante en el cuerpo y una cola de color gris con bandas de esta coloración próximas al cuerpo. La coloración rojo-castaño predomina en el vientre, cuerpo, brazos, piernas, cara y hacia las partes dorsales de los codos y rodillas. Esta coloración se extiende hacia la parte ventral del cuello y mejillas hasta la parte basal de las orejas.

En cuanto a la genética, Defler *et al.* (2010) y Bueno & Defler (2012) aclaran las diferencias citogenéticas entre *P. ornatus* (2N=44), *P. discolor* (2N=46) y *P. caquetensis* (2N=46); este último mostró homologías con el cariotipo de *P. discolor* en 21 de 22 pares cromosómicos, difiriendo por la ausencia de un pequeño cromosoma metacéntrico. *P. caquetensis* muestra una clara divergencia de *P. ornatus* en el gen citocromo *b*, sin embargo, no presentan restricción para la hibridación (Hoyos *et al.* 2016).

Los análisis filogenéticos del grupo *Moloch* indican una clara monofilia del clado *P. caquetensis*-*P. ornatus*, con una separación estimada de las especies entre 1.2 a 0.8 m.a. El grupo surgió de un evento de cladogénesis temprana hace 1.5 m.a, desde un centro de origen en la región central de la Amazonia (Hoyos *et al.* 2016).

### 2.4.3 Distribución geográfica

*P. caquetensis* se distribuye entre el interfluvio de los ríos Orteguaza y Caquetá abarcando los departamentos de Caquetá y Cauca (Defler *et al.* 2016). Su distribución al sur se ve

limitada por el río Caquetá, al suroccidente finaliza en el parte baja del río Orteguzaza donde se une con el río Caquetá, hacia el norte continua sobre el cauce del río Orteguzaza hasta llegar al borde noroccidental, donde se encuentra el río Fragua que corre sobre la cordillera Oriental a través del piedemonte Amazónico, ubicado en la bota Caucana. El rango de elevación es 190 a 500 m (Defler *et al.* 2010; Defler *et al.* 2016).

#### 2.4.4 Uso de espacio

Las especies del grupo *Moloch* utilizan bosques primarios y secundarios con diferentes grados de intervención (Polanco 1992; Sánchez 1998; García 2010; García & Defler 2013), y se ven favorecidos por los bordes naturales y antrópicos (Sánchez 1998). *P. caquetensis* muestra preferencia por el consumo de plantas de sucesión secundaria pertenecientes a las familias Melastomataceae, Urticaceae (*Cecropia* sp.) y Fabaceae (*Inga* sp.) (Acero-Murcia *et al.*, 2018).

*P. caquetensis* usa bosques primarios y secundarios con diferente grado de intervención y parece verse favorecido por los bordes naturales y antrópicos (García & Defler 2013). Se ha visto que la especie evita árboles de alto porte aislados y parches de guadua (Moynihan 1976), mientras que se ha encontrado principalmente cerca de cuerpos de agua y planicies de inundación (García & Defler 2011; Defler *et al.* 2016). En cuanto al uso de los estratos verticales de bosque, la especie principalmente se encuentra en el sub dosel y sotobosque a una altura máxima de 15 m desde el suelo del bosque (Acero-Murcia *et al.* 2018). La especie utiliza el estrato entre 0 a 5 m para la captura de artrópodos o para recoger frutos caídos, y sobre 16 m para dormir.

*P. caquetensis* prefiere zonas de inundación o con poco drenaje con vegetación secundaria y bosques bajos donde la altura de dosel apenas supera los siete metros (Moynihan 1976; Defler *et al.* 2010; García *et al.* 2010). La especie ocupa como última opción las cercas vivas donde la vegetación presente es secundaria pero el efecto de borde es alto, influenciando la composición de las especies dentro de un fragmento (Defler *et al.* 2010; García & Defler 2011).

### 2.4.5 Dieta

La dieta de *P. caquetensis* consiste principalmente de estructuras foliares, semillas y frutos (dieta folívora-granívora-frugívora) de las familias y especies de plantas Urticaceae (*Pouruma bicolor*), Areaceae (*Socratea exorrhiza*, *Heropsis flexuosa*), Melastomataceae (*Miconia dolichorrhyncha*, *Bellucia pentámera*), Lecythidaceae (*Eschweilera puntata*), Bignoniaceae (*Cydista* sp.), Urticaceae (*Cecropia sciadophylla*), Moraceae (*Helianthostylis sprucei*, *Socratea muriculata*), Myristicaceae (*Virola sebifera*, *Iryanthera crassifolia*), Monimiaceae (*Siparuna decipiens*) (Acero-Murcia *et al.* 2018). La dieta de la especie muestra cambios marcados entre las temporadas de lluvia y sequía en respuesta a la variación de la disponibilidad de alimento (Acero-Murcia *et al.* 2018), así, durante la temporada lluviosa consume más hojas maduras e inmaduras y en menor cantidad semillas y frutos.

### 2.4.6 Tamaño de grupo

El tamaño promedio del grupo para *P. caquetensis* es de 3 a 4 individuos, el cual está conformado por una pareja de adultos y una cría (García *et al.* 2010; García & Defler 2011; Defler *et al.* 2016; Acero-Murcia *et al.* 2018). Los grupos de *P. ornatus* y *P. discolor* están compuestos por 2 a 4 individuos y hasta 5 en bosques fragmentados en San Martín, Meta, y están conformados por una pareja monógama y una o dos crías (Carrillo-Bilbao 2005, Basto-Gonzales 2009; Wagner *et al.* 2009; Defler 2010).

### 2.4.7 Tamaño y densidad poblacional

El tamaño poblacional se estima menor a 250 individuos maduros los cuales se distribuyen en un ámbito reducido de 4029 km<sup>2</sup> que resguarda bosque muy fragmentado, lo que imposibilita la dispersión de los individuos entre parches (Defler *et al.* 2010; García & Defler 2012). La condición de distanciamiento entre parches y limitada movilidad puede conducir a procesos de endogamia y pérdida de la viabilidad genética de la población (Defler *et al.* 2016; Defler y Caro 2017). Hasta ahora se estima una población de 114 individuos compuesta por 43 machos, 42 hembras, 9 sub adultos, 32 juveniles y 15 infantes (Defler *et al.* 2016).

Las densidades poblacionales reportadas para *P. caquetensis* en áreas fragmentadas son: 12.1 ind/km<sup>2</sup> y 17.3 ind/km<sup>2</sup> en un área de 4.7 km<sup>2</sup> y 3 km<sup>2</sup>, respectivamente, y 38.5 ind/km<sup>2</sup>



en un área de 1.5 km<sup>2</sup>, basado en el método de muestreo de distancias (Defler *et al.* 2016; Villota 2017).

#### **2.4.8 Patrón de actividades comportamentales**

Un estudio basado en 550 horas de observaciones estima que un grupo habituado gasta 37.7% del tiempo en forrajeo para alimento y consumo de alimentos, 41.5% en descanso, 16.7% en locomoción, y 4.1% en actividades sociales (Acero-Murcia *et al.* 2018). El grupo realizó la mayoría de actividades diarias en el sub dosel y sotobosque (87%) y el resto de tiempo ocupó alturas de 5 m o menores desde el suelo del bosque y también descendieron para buscar artrópodos o frutos caídos.



## 3. Capítulo 3: Planteamiento del problema y justificación

### 3.1 Planteamiento del problema

La acción sinérgica de los procesos de deforestación y fragmentación en los bosques del occidente de la Amazonia colombiana hacia el cambio de uso de los suelos a sistemas productivos pecuarios, implementación de cultivos ilícitos y colonización, causan la degradación y pérdida de hábitat para múltiples especies y cambios en la heterogeneidad natural de los recursos vegetativos (p.e. recursos alimenticios, estratificación vertical, condiciones abióticas) (Armenteras, Rudas, Rodríguez, Sua, & Romero, 2006; Defler et al., 2016; García & Defler, 2013; Kalbitzer & Chapman, 2018). En esta condición, la distribución y patrones de actividad de los organismos se ven alteradas e inciden en los procesos de selección y uso de hábitat de una especie (Brock et al., 1993; Fagen, 1988; Fahrig, 2003; Jackson & Fahrig, 2013; Wiens, 1976).

La especie de primate *P. caquetensis* responde a las condiciones generadas por la intervención antrópica con el uso de espacios subóptimos, en estos espacios los individuos se enfrentan a la modificación del acceso a los recursos y llevan a cambios de los patrones de actividad, con el fin de maximizar la adquisición de alimento, no obstante, bajo esta condición, no se garantiza la supervivencia de la especie a largo plazo (Acero-Murcia et al., 2018; García & Defler, 2013). Existe conocimiento sobre cuál es el área mínima de los fragmentos para soportar poblaciones viables de *P. caquetensis* (García & Defler, 2013). No obstante, no es claro el uso de espacio de la especie en áreas intervenidas ni posibles preferencias de uso. Asimismo, no es claro cómo factores en el ambiente del primate influyen su uso de espacio y comportamiento, por lo cual, no se dispone de información específica para el manejo del hábitat de la especie ni para su conservación.

## 3.2 Justificación

Los primates son un grupo relevante para las creencias humanas, prácticas culturales, ecología y estabilidad ecológica de los ecosistemas en la tierra (Estrada et al., 2017). En diferentes regiones son pilar para la construcción de planes de vida, prácticas rurales y aprendizaje tradicional; mientras en el área de la ecología y conservación de los bosques, son considerados ingenieros de los ecosistemas (Chapman et al., 2013; Estrada et al., 2017). Los primates folívoros y frugívoros como *Plecturocebus caquetensis* consumen hojas, con lo que promueven la regeneración del dosel en individuos vegetales y frutos y consiguen dispersar semillas y mantener el ciclo reproductivo de los bosques. De esta manera, la especie puede actuar como modificador y estructurador de las comunidades de plantas en los bosques tropicales de la Amazonia (Chapman et al., 2013).

Los primates del mundo se ven amenazados principalmente por la deforestación, cacería, tráfico ilegal y extracción de madera. En el Neotrópico, 36% de las especies de primates existentes están amenazadas de extinción por la insostenibilidad de las actividades humanas. Específicamente en la Amazonía occidental, las concesiones para extracción de petróleo y gas en áreas remotas promueven la reducción de la cobertura vegetal, la destrucción de los bosques y la disminución de especies arbóreas de gran porte, que son importantes fuentes de alimento y refugio para los primates (Estrada et al., 2017).

Conocer el uso de hábitat de *P. caquetensis* permite la generación de estrategias de conservación efectivas, dado que se obtiene información sobre la distribución de tiempos en cada actividad y permite explorar las relaciones con condiciones del hábitat, lo que constituye un indicador directo para designar unidades de manejo coherentes con los requerimientos de la especie (Cassini, 2013; Manly et al., 2002; Mittermeier & van Roosmalen, 1981; Rice et al., 2017). El entendimiento de las variaciones del uso en hábitats permite inferir sobre la flexibilidad comportamental y los explicativos ecológicos implicados (Kalbitzer & Chapman, 2018).

Ante las variaciones locales de comportamiento del primate en espacios perturbados y poca información sobre los requerimientos de hábitat (Acero-Murcia et al., 2018), son necesarios estudios que permitan entender cuáles son las estrategias de supervivencia de la especie en entornos intervenidos por el humano y que lleven a explicar su distribución, como elementos relevantes para la toma de decisiones socio ambientales, de recuperación

de los bosques y definición de la aptitud de los hábitats (Chapman & Valenta, 2017; Garshelis, 2000; Manly et al., 2002).

### 3.3 Preguntas de investigación

¿Cuál es el uso de hábitat de *P. caquetensis* en el piedemonte Andino Amazónico y cómo se ve influenciado por la variación de la disponibilidad de alimento y otras variables de hábitat (e.g. inundabilidad) y microhábitat (e.g. altura de dosel)? Particularmente se busca responder:

- ¿Cuáles son los tipos de hábitat presentes en el ámbito de hogar de un grupo de *P. caquetensis*?
- ¿Cuál es la disponibilidad de alimento dentro del ámbito de hogar de *P. caquetensis* en los diferentes tipos de hábitat identificados?
- ¿Cómo varían los patrones de actividad comportamental del grupo de *P. caquetensis* en su hábitat?
- ¿Es preferente el uso que hace *P. caquetensis* de su hábitat?

### 3.4 Objetivos

#### 3.4.1 Objetivo general

Analizar el uso de hábitat para *P. caquetensis* y su relación con la disponibilidad de alimento, en el piedemonte Andino Amazónico, al sur del departamento del Cauca.

#### 3.4.2 Objetivos específicos

1. Establecer tipos de hábitat y recursos disponibles para *P. caquetensis* en el ámbito de hogar en el piedemonte Andino amazónico al sur del departamento del Cauca
2. Determinar el uso de hábitat, en términos del tiempo invertido en cada actividad por un grupo de *P. caquetensis* en cada uno de los tipos de hábitat identificados.
3. Evaluar preferencias de *P. caquetensis* por los tipos de hábitat identificados.



## **4. Capítulo 4. Materiales y métodos**

### **4.1 Área de estudio**

#### **4.1.1 Descripción general**

El área de estudio está delimitada entre  $1^{\circ} 01.156' N$  y  $76^{\circ} 26.630' W$ , al noroccidente de la cuenca Amazónica, suroccidente de la Amazonia colombiana y suroriente del departamento del Cauca. Esta es una zona denominada Bota caucana, que hace parte de la región de transición Andino Amazónica del país. Esta área pudo pertenecer al refugio pleistocénico “Putumayo” que abarcó las laderas inferiores de la vertiente occidental de la Cordillera Oriental y una amplia franja de piedemonte, y que posee la mayor diversidad de la Amazonia colombiana. También pudo hacer parte de la provincia biogeográfica de la Amazonia, la cual se caracteriza por suelos pobres de pH ácido y alto endemismos de fauna y flora (Hernández Camacho, Walschburger, Ortiz Quijano, & Guerra Hurtado, 1992). La zona del piedemonte Andino amazónico se considera un punto caliente de biodiversidad y de prioridad para la conservación del bioma Amazónico (Kress et al., 1998).

El piedemonte está conformado por abanicos, terrazas aluviales y colinas, resultantes de materiales de acumulación, que dan origen a relieves planos, ondulados y quebrados (IGAC, 1993). Algunas unidades principales fisiográficas que pueden coincidir con las condiciones fisiográficas del piedemonte en el Cauca son: (i) depósitos fluviales Andinos en redes fluviales de alto orden, que incluye planos frecuentemente inundables y planicies principalmente secas pero ocasionalmente inundables en tiempos de altos niveles de agua, y (ii) los interfluvios, formados por piedemonte y laderas. La textura de los suelos es fino-mediano, con drenaje lento y muy ácidos con fertilidad moderada (Ricaurte et al., 2012).

El piedemonte colombiano se extiende desde la vertiente este de las cordilleras Oriental y Centro-Oriental entre  $00^{\circ}20' - 02^{\circ}40' N$  y tiene la jurisdicción de los departamentos de

Nariño, Putumayo, Cauca y Caquetá. En el piedemonte colombiano se pueden identificar tres subregiones: la cordillera, la llanura amazónica y el piedemonte (Gomez-Bernal, Ayerbe-Quiñones, & Negret, 2016). En esta zona prevalece un clima cálido húmedo, con una temperatura media anual entre 12° y 20°C y una humedad relativa que oscila entre 75%, en enero y febrero, y 85%, entre junio y julio (Guzmán, Ruíz, & Cadena, 2014). La precipitación media anual en el piedemonte Amazónico se encuentra entre 2650 y 4080 mm (Eslava, 1993). Esta suele ser mayor en la temporada de lluvias, entre abril y julio, y disminuye en la temporada seca que inicia desde agosto, luego hay un leve incremento de lluvias en el mes de octubre y continúa la sequía desde diciembre hasta febrero (Grupo de Investigación en Meteorología y Climatología -IDEAM, 2010).

El régimen de lluvias es unimodal, el cual se ve afectado por el paso de una franja de humedad y presión en la Zona de Convergencia Intertropical y por el fenómeno ENSO (*El Niño Southern Oscillation*) durante los meses de enero y mayo (Álvarez-Villa, Vélez, & Poveda, 2011; Costa & Foley, 1999; Eslava, 1993; Marengo, 1992). El nivel de los ríos que drenan el área de estudio (Fragua Grande, Inchiyaco, Tambor y Guayuyaco) y del río Caquetá varía en función de los picos de precipitación, ya que aumenta en temporada de lluvia y disminuye en la época de sequía (Junk, Bayley, & Sparks, 1989; Marengo, 1992).

La Bota Caucana es administrada políticamente por el Municipio de Piamonte. Tiene una extensión de 1148 Km<sup>2</sup>, 34% (390 Km<sup>2</sup>) es ocupado por el Parque Nacional Natural – PNN Serranía de los Churumbelos Auka-Wasi, 23% (270 Km<sup>2</sup>) es de uso agropecuario, 58% (671 Km<sup>2</sup>) es selva de la cual 113 Km<sup>2</sup> es Reserva Forestal Protectora de la Amazonia (Ley 2 de 1959; Gobernación del Cauca (2016); Alcaldía Municipal de Piamonte (2020); Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI, 2018).

#### **4.1.2 Caracterización del paisaje**

Las presiones antrópicas en la Amazonia han llevado a la desaparición y deterioro de los bosques y con ello la afectación de gran parte de los grupos orgánicos (Laurance et al., 2002). La heterogeneidad de la deforestación en la Amazonia Colombiana es alta; esta principalmente se concentra en zonas remotas. Los factores que mejor explican la deforestación de los bosques en dicha región son la densidad rural y la ocurrencia de fuego para cambio de uso de suelos. (Armenteras et al., 2013). Complementariamente, el patrón

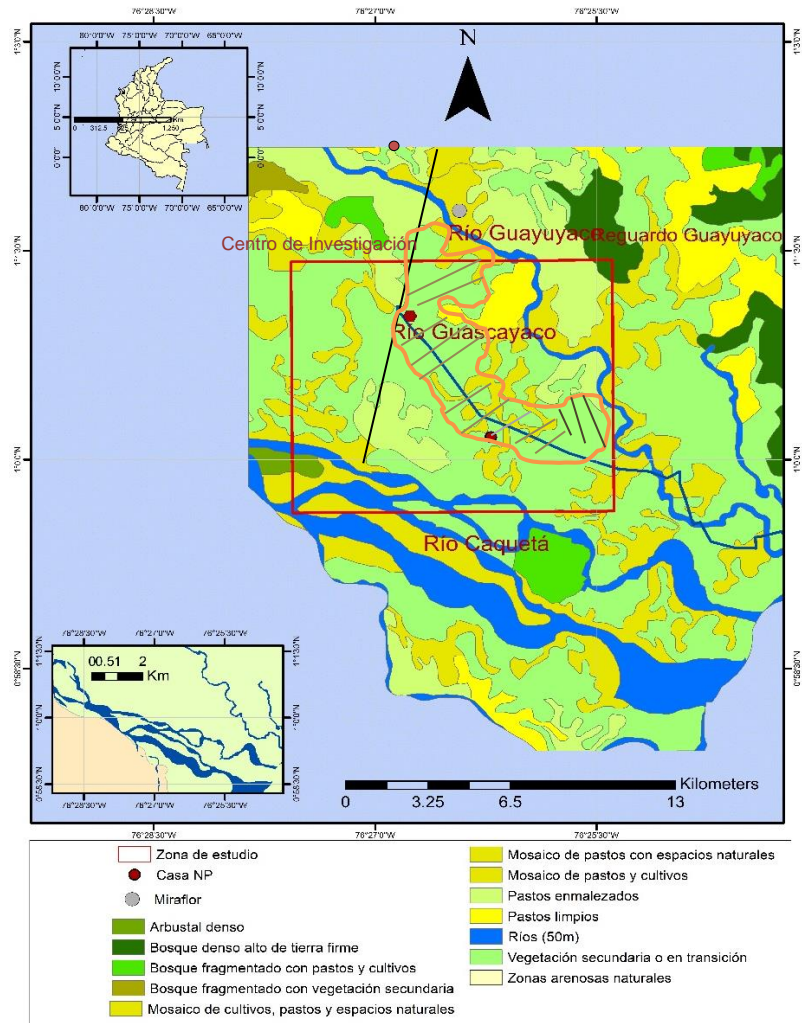


de ocurrencia de la deforestación en la Amazonia Colombiana es acorde a los ríos, como principal vía de movilización de las colonizaciones humanas de la región (Armenteras et al., 2006). A nivel municipal, los factores relacionados al aumento de la deforestación son una baja densidad poblacional, menos ganadería y pendiente menor, y, las mayores tasas de deforestación ocurren en municipios con presencia de áreas protegidas (Armenteras et al., 2013).

Recientemente, en la Amazonia Colombiana se estima una pérdida de 91,400 hectáreas de bosque primario para la conversión a pastos, acaparamiento de tierras y ganadería; ésta concentrada en las áreas protegidas y resguardos Andino Amazónicos en la región del piedemonte llanero y Amazónicas (Finer & Mamani, 2020). Para el departamento del Cauca se estima un promedio de deforestación anual entre los años 2013 y 2018 de 4,690 hectáreas (Armenteras, Meza, et al., 2019). Particularmente el municipio de Piamonte perdió entre los años 2012 y 2016 un total de 3,197 ha, donde se encuentran áreas activas de conversión a pastos para uso ganadero, cultivos de coca y pequeñas parcelas con cultivos agroforestales y de pan coger (Alcaldía Municipal Piamonte, 2020). Entre 2012 y 2014, la pérdida de bosque se concentró en sentido descendente: en el PNN Serranía de los Churumbelos Auka—Wasi, la Reserva Forestal de la Amazonia de Ley 2 de 1959, Resguardo Indígenas y zonas campesinas de sustracción (Gobernación del Cauca, 2016).

La zona de estudio tiene un área de 4 hectáreas y se localiza en el departamento del Cauca, municipio de Piamonte, corregimiento de Mirafior. Comprende tres parches (0.5, 1 y 2 ha) de bosque expuestos a diferentes presiones antrópicas y con vegetación en diferente estado de sucesión (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). El bosque tiene influencia de la quebrada Guascayaco, la cual aumenta el nivel freático por lluvias e inunda la vegetación cercana a su curso. La vegetación en el primer parche es expuesta a inundaciones recurrentes; el suelo presenta drenaje pobre, apariencia lodosa y color café oscuro. Esta sección de la zona de estudio ha pertenecido en los últimos 40 años a tres dueños diferentes, quienes han quemado parcialmente para establecer cultivos de pan coger, siembra de pasto y han pausado su uso con evidencia de sucesión temprana y avanzada. Esta zona tiene incidencia de una carretera denominada “Marginal de la Selva” la cual tiene un flujo considerable de motos, carros y camiones que se desplazan desde el puerto “El Junco” hacia asentamientos indígenas cercanos o el corregimiento más cercano, Mirafior, o al municipio de Piamonte o para acceder al departamento del Putumayo mediante el cruce del río Caquetá. Los tres parches tienen influencia de potreros, cultivos pan coger y asentamientos humanos. No obstante, durante ocho meses no hubo encuentros con humanos en los bosques, solo hubo encuentros en los caminos secundarios empleados para acceder a las fincas aledañas a la zona de estudio. La influencia directa por la carretera solo se presenta en un parche de bosque. Los tres parches se encuentran conectados con uno de los bosques remanentes más grandes del área perteneciente al resguardo indígena Guayuyaco. Los propietarios mayoritarios de los parches de estudio son campesinos y una pequeña porción del bosque pertenece a indígenas. Todos los propietarios fueron informados sobre la investigación y consultados para el acceso al bosque. A 1 km de la zona de estudio se localiza la estación de investigación y Agroforestal Guayuyaco.

**Figura 4- 1.** Elementos del paisaje en la zona de estudio. La línea negra representa la carretera "Marginal de la selva" y los puntos rojos son casas. Las líneas cruzadas a la derecha son bosques inundables y las líneas cruzadas a la izquierda son tierra firme. Cartografía SINCHI 2018.



## 4.2 Estructura de hábitat

Para describir la estructura de los bosques recorridos por *P. caquetensis* a 0,1 ha, se trazaron 5 parcelas de 100 x 10 m (Gentry, 1986), en las que se marcó todo individuo con DAP (Diámetro a la Altura de Pecho) > 5 cm. Se midió y se registró en una planilla el número parcela, CAP, hábito, altura de individuo, geolocalización, presencia/ausencia frutos o flores y descripción de atributos para identificación taxonómica como exudado, olores, color corteza y textura (Villareal et al., 2006). Se colectaron 2 muestras vegetales de individuos marcados, así como de los individuos consumidos por miembros del grupo para su identificación taxonómica. Se entiende por hábitat como el conjunto de condiciones bióticas y abióticas requeridas por un organismo para su sobrevivencia y en algunos casos para su reproducción (Krausman & Morrison, 2016). Un hábitat puede caracterizarse a partir de atributos biológicos, químicos y físicos del dominio geográfico, como: tipos de vegetación, parches de asociaciones vegetales o un acuífero, y características de las áreas usadas por individuos para cumplir con sus actividades particulares (Doligez & Boulinier, 2008). En el caso de primates y para el estudio de la vegetación, la definición de hábitats se basa en características estructurales del bosque, principalmente estado de intervención antrópicas, promedio de alturas, abundancia de individuos por cotas de altura, promedio de DAP e inundabilidad (Barton et al., 1992; Boinski, 1987; Palminteri & Peres, 2012; Pozo-R, 2004; Prance, 1979; Stevenson, 2017; Stevenson, Quiñones, et al., 1994). La anterior información es colectada en las parcelas de vegetación con el fin de clasificar los bosques en el rango hogar de *Plecturocebus caquetensis*.

## 4.3 Disponibilidad de frutos, flores y hojas de guadua

Tres parcelas vegetales de 100 x 10 fueron distribuidas aleatoriamente de acuerdo con la representatividad de los tipos de vegetación (1 parcela de vegetación de sucesión tardía inundable, 1 parcela en vegetación con reciente intervención no inundable y 1 parcela con dominancia de guadua no inundable) en el área de movilidad de *P. caquetensis*.

Se midió la abundancia de frutos, flores y hojas de guadua en individuos con DAP >2.5 cm al inicio y fin de mes durante cuatro meses (agosto, septiembre, octubre y noviembre 2020). Las parcelas abarcaron el 30% del área de movilidad *a priori* estimada del grupo de estudio y entre 5% – 10% del área abarcada por cada tipo de vegetación, como sugiere Struhsaker (1975). Tal límite bajo de diámetro se eligió debido a múltiples encuentros de

alimentación de *P. caquetensis* en lianas. A lianas, árboles y arbustos se les contó el número de frutos y flores tomando la media en la unidad mínima de conteo y esta se multiplicó por el total en todo el individuo (Stevenson, 2017). Por ejemplo, para árboles, se contó la cantidad de frutos en ramas de tamaño similar y la media del conteo se multiplicó por el número total de ramas con frutos en el individuo, adicionalmente, se registró la coloración de los frutos.

Se identificaron los periodos de mayor abundancia y escasez de los ítems cuantificados, con base en una gráfica de relación de la oferta de cada ítem alimenticio en los meses.

## 4.4 Habitación

Antes de iniciar el proceso de habitación, se evaluó la accesibilidad de los bosques desde el punto de estancia del investigador, con el fin de localizar rápidamente grupos de *Plecturocebus caquetensis*. Se eligió un grupo de *P. caquetensis* para habitación en diciembre de 2019.

El grupo focal se habituó con seguimientos continuos desde la hora en la que el grupo abandona su dormitorio (6:00 am) hasta la hora que vuelven a este o un nuevo dormitorio o son perdidos de vista (16:00 – 17:00 am). Para el proceso de habitación se destinó 3 meses (enero - marzo 2020), tiempo en el cual se habituó un grupo de *P. caquetensis* en el departamento del Caquetá (Acero-Murcia et al., 2018). Este proceso fue apoyado por dos asistentes de campo. No obstante, el tercer mes de habitación no pudo completarse, dado que los propietarios negaron el acceso a los bosques por la incertidumbre generada por la pandemia de COVID-19. Durante el seguimiento se reconocieron los miembros del grupo a través del tamaño como único carácter diferenciable por los observadores, y se realizaron registros *ad libitum* como hora de encuentro con el grupo, duración de contacto con grupo y actividades durante los contactos visuales, con el fin de monitorear la habitación y levantar información preliminar de comportamientos (Williamson & Feistner, 2003).

## 4.5 Patrón de actividad

Se registró la actividad de un grupo de *P. caquetensis* mediante el método de escaneo lento en el cual se tomaron datos durante 1 minuto cada 5 minutos, con 4 minutos sin

colectar información (Altmann, 1973). Se empleó dicho método dada la alta cohesión de los grupos del género *Plecturocebus* y baja variación de actividad intragrupal. Las actividades se asignaron a alguna de las siguientes categorías (Heymann & Nadjafzadeh, 2013): descanso, desplazamiento, alimentación, vocalización, desplazamiento-alimentación, socialización y desplazamiento-socialización (Tabla 4- 1). Los seguimientos se dieron durante 4 meses (enero, febrero, octubre y noviembre 2020).

Durante los seguimientos se registró la posición y trayecto del grupo con ayuda de un GPS Garmin 64s en intervalos de 15 minutos para evaluar el uso del espacio horizontal de *P. caquetensis* (Gómez-Posada, Rey-Goyeneche, & Tenorio, 2019). Se registró actividad grupal y microhábitat, para evaluar el patrón de actividad y las características de los espacios utilizados por el grupo, respectivamente (Mason, 1968; NRC, 1981). El microhábitat se entiende como la menor escala del hábitat del primate, comprende elementos específicos y reconocibles del paisaje (p.e. especies arbóreas, nido, sitio de alimentación) que actúan como una aproximación para elucidar la respuesta de un organismo (Brock et al., 1993; Delfín-Alfonso, Gallina-Tessaro, & López-González, 2005). Para caracterizar los microhábitats de *Plecturocebus caquetensis*, se tomaron medidas consideradas en estudios con enfoque similar y con primates como modelo de estudio (Porter et al., 2007; Warner, 2002).

El microhábitat se definió como un área de 10 m<sup>2</sup> alrededor del sitio donde el grupo se observó alimentar, socializar o descansar (Porter et al., 2007). El microhábitat se caracterizó con el número de individuos por hábitat vegetativo (árbol, platanillo, guadua y palma; Infante Betancour (2016), altura de estrato dominante, altura promedio de vegetación, distancia a vecino más cercano, geolocalización y localidad general (Porter et al., 2007; Warner, 2002).

**Tabla 4- 1:** Categorías de actividad comportamental y su definición. Modificado Heymann & Nadjafzadeh (2013).

Actividad	Definición
Alimentación (Al)	Forrajeo (búsqueda evidente de alimento), y consumo directo de frutos, hojas u otro ítem
Desplazamiento (Desp)	Comprende caminatas, carreras, desplazamientos, trepar, saltos o ramoneo en los mismos o diferentes árboles.
Descanso (De)	Posición estática de sostén, sentado, recostado o suspensión, que no involucre interacciones obvias con otro individuo o un objeto.
Interacción social (So)	Interacción entre individuos de tipo juego, acicalamiento, contacto o agonístico (pelea).
Vocalización (Voc)	Vocalización de cualquier tipo por parte del animal.
Desplazamiento-Alimentación	Alimentación simultánea o con breve pausa (segundos) durante el desplazamiento. No implica pausa, forrajeo y consumo evidente a la vista.
Descanso-Socialización	Socialización simultánea a descanso.

## 4.6 Uso de hábitat

El uso de hábitat se entiende como la manera en que un animal utiliza o consume una colección de componentes físicos y biológicos de un hábitat (Cassini, 2013; Krausman & Morrison, 2016). Del patrón de uso de hábitat se entiende la preferencia por hábitats y es

un acercamiento a la selección de hábitats (Garshelis, 2000). Se cuantificó el uso de hábitat como la cantidad de tiempo de estancia o número de escaneos en cada unidad de hábitat (Cassini, 2013; Garshelis, 2000). Las preferencias de hábitat se evalúan en términos de diferencias en el tiempo de las actividades y el total de tiempo destinado en cada tipo de hábitat (Palminteri & Peres, 2012). Complementariamente, se exploran relaciones del número de escaneos con los atributos de hábitat (Burnham & Anderson, 2002; Warner, 2002).

## 4.7 Análisis de datos

La tipificación de hábitats se obtuvo a partir de diferencias en el promedio de las medidas de la estructura de la vegetación e inundabilidad (DAP, altura) (Stevenson, Quiñones, et al., 1994). Previo a los análisis, se probó la normalidad en los conjuntos de datos y se encontró una tendencia fuera de la normal, por lo que se acudió a emplear pruebas no paramétricas para los análisis. Se evaluó diferencias entre meses en la oferta total de recursos y de cada ítem alimenticio con una prueba de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf, 1999). Para identificar patrones en la oferta de recursos o ítems durante el tiempo de estudio se empleó la prueba de múltiples rangos de Fisher. Las mismas pruebas se emplearon para analizar diferencias entre actividades en la muestra total y en cada tipo de hábitat (Palminteri & Peres, 2012), con base en el número de escaneos. Las preferencias de hábitat se evaluaron con un test de Kruskal-Wallis entre el número de escaneos de cada comportamiento en las unidades de hábitat identificadas (Palminteri & Peres, 2012). Para examinar relaciones entre el uso observado (número de escaneos) con los tipos de hábitat y atributos de hábitat y microhábitat (disponibilidad de alimento, altura promedio, DAP promedio, etc.), se usó correlaciones de Spearman.



## 5. Capítulo 5. Resultados.

### 5.1 Caracterización de vegetación, tipos de hábitat y microhábitat

Los bosques en el rango hogar de *Plecturocebus caquetensis* en la zona de estudio presentan diferencias en cuanto a inundabilidad, más no son diferentes en alturas (Prom<sub>Altura</sub>: 7,8 ± 0,9 mts) o diámetros a la altura de pecho (Prom<sub>DAP</sub>: 11,1 ± 2,3 cms) (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), tanto para, el conjunto de datos estructurales general de parcelas o aglomerando en parcelas inundables y no inundables. En consecuencia, se definen dos tipos excluyentes de hábitats, inundable y no inundable, con contextos antrópicos y naturales diferentes.

**Tabla 5- 1.** Medidas estructurales y contexto de bosque en el ámbito de hogar de un grupo de *Plecturocebus caquetensis*. Par: parcela; Pro. Alt: Promedio altura. Abun. Ind.: Abundancia individuos.

Par	Pro. Alt	Rango altura (mts)	Abun. ind.		Pro. DAP (cms)	Rango DAP (cms)	Inundabilidad	Matriz circundante
			<20 mts	>20 mts				
A1	8,3	3 - 16	34	2	7.1	3 - 72	Parcialmente inundable	Pastos, rastrojo y bosque ripario
A2	8,9	3 – 25	58	2	12.5	2.1 - 47	Inundable	Quebrada, Carretera 1ria, asentamiento humano, cultivos y bosque remanente
A3	8,0	4 -15,6	28	0	13.9	4,9 – 32,9	Inundable	Quebrada, Carretera 1ria, Bosque remanente
A5	6	2 – 11	16	0	10.8	3,6 – 39,7	Tierra firme	Quebrada, Pastizal y Bosque remanente
A7	8,1	3-20,2	89	1	11.2	3,5 – 35,7	Inundable/Tierra firme	Quebrada, Pastizal y Bosque remanente

Las características de microhábitat dominantes en las áreas de registro del grupo de *P. caquetensis* se muestran en la Tabla 5-2.

**Tabla 5- 2.** Microhábitat en áreas de registro de un grupo de *Plecturocebus caquetensis* en Piamonte, Cauca.

Microhábitat ID	Hábito dominante	Altura de estrato dominante (m)	Altura promedio plantas (m)	Distancia a vecino (m)
MHUH-001	25 ind. Platanillo; 12 ind. Guadua (Platanillo)	4	11,13	1
MHUH-002	18 ind. Guadua; 29 ind. Árboles (Arboles)	8,4	8,93	1
MHUH-003	20 ind. Guadua; 13 árboles (guadua)	10	13,23	0,09
MHUH-004	41 ind. Guadua; 19 ind. Árboles (guadua)		7,47	0,44
MHUH-005	Dominancia rastrojo bajo no mayor a 3 mts con algunos guaduales (rastrojo bajo)	2	2	0,1
MHUH-006	16 ind. Guadua; 19 ind. Árboles (Arboles)	16	10,33	0,575
MHUH-007	8 ind. Guadua; 13 ind. Árboles (arboles)	10	10	2
MHUH-008	23 árboles; 4 palmas (arboles)	10	8,40	2,1
MHUH-009	27 árboles; 5 guaduas (Arboles)	8	5,27	0,12
MHUH-010	31 Guaduas; 8 Platanillos; 10 Árboles (guaduas)	12	12	0,54
MHUH-011	13 árboles bajos; 8 árboles altos; 0 guaduas (arboles bajos)	9	3,79	0
MHUH-012	12 Palmas; 32 Platanillo; 23 árboles; 5 guadua (platanillo)	9	7,2	3
MHUH-013	18 Árboles; 0 Guaduas; 8 Platanillo; 10 Árboles (arboles)	10	9,4	1
MHUH-014	Dominancia estrato arbóreo y arbustivo (arboles)	10	7,09	1
MHUH-015	Dominancia estrato arbóreo y arbustivo (Arboles)	9	8	1
MHUH-016	Dominancia platanillos y algunos árboles y área abierta (platanillos)	4	11,3	5,85
MHUH-017	Arbustivo (Arboles)	4	6	1

El hábito dominante en un área de 10 m<sup>2</sup> alrededor de los puntos de observación de *P. caquetensis* es arbóreo (10), guadua (3) y platanillos (3). El promedio de la altura de estrato dominante, de las plantas en el área muestreada y de la distancia al vecino más cercano son: 8,4, 8,33 y 1,2 m, respectivamente.

## 5.2 Disponibilidad de flores, frutos y hojas de guadua

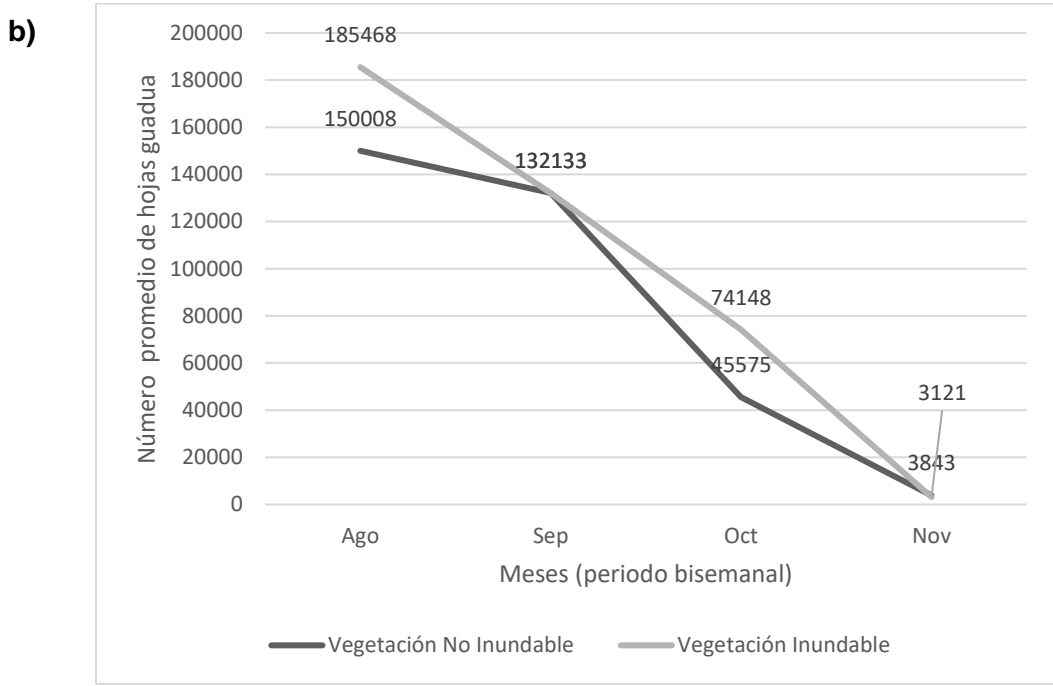
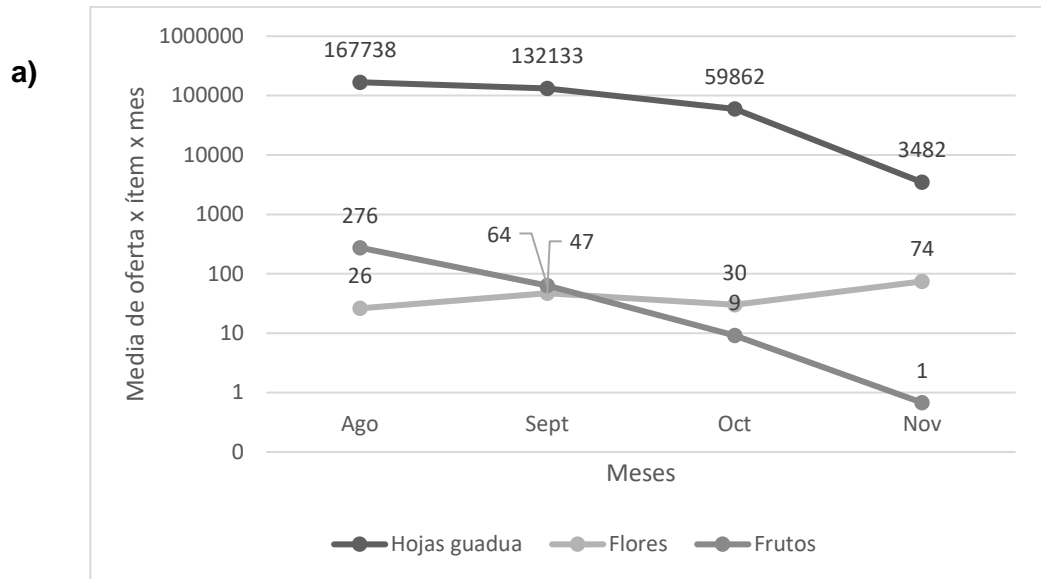
La abundancia de flores, frutos y hojas de guadua fue monitoreada en un área total de 0,3 hectáreas (parcelas fenológicas, 0,1 ha) con 200 individuos arbóreos, lianas y guaduas

durante cuatro meses (agosto, septiembre, octubre y noviembre del 2020). En general, el periodo de mayor oferta de recursos es agosto y septiembre y el periodo de menor oferta de recursos es octubre y noviembre (Figura 5-1a).

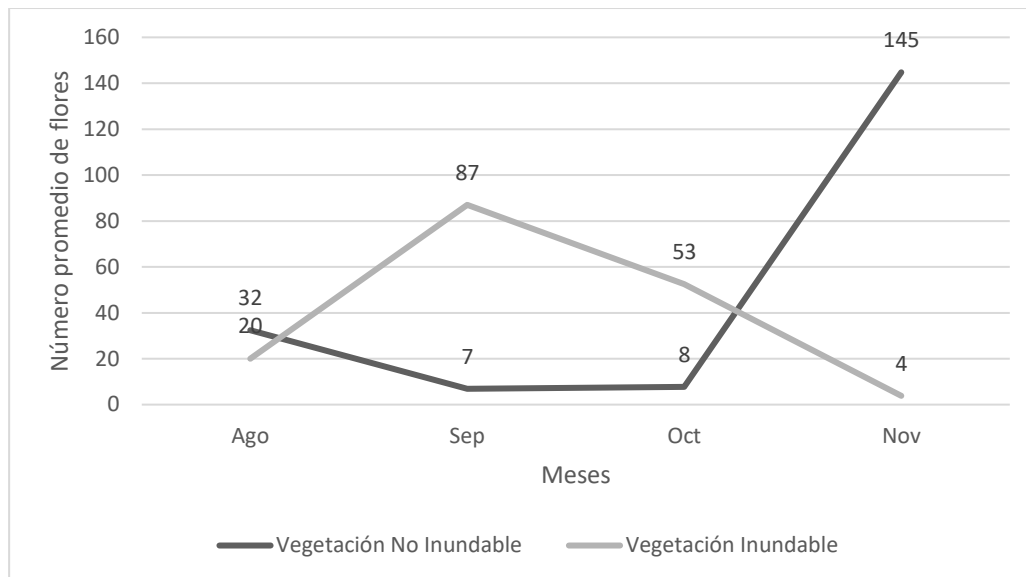
En cuanto a las hojas de guaduas, el periodo de mayor oferta fue agosto y septiembre (temporada de menos lluvias) (Figura 5-1b). Los picos de mayor oferta de flores fueron en septiembre y noviembre (menos lluvias) (Figura 5-1c) y, el periodo de mayor oferta de frutos, fue agosto y septiembre (menos lluvias) (Figura 5-1d). Los meses con menor oferta de hojas es noviembre en ambos hábitats y septiembre en el tipo de hábitat inundable (Figura 5-1b). Octubre es el mes de menor oferta de flores en hábitats no inundables y noviembre en hábitat inundable y en agosto coinciden los dos tipos de hábitat en la menor oferta de flores (Figura 5-1c). En cuanto a frutos, octubre y noviembre son meses de baja oferta tanto en hábitat inundable como no inundable y septiembre en el hábitat inundable (Figura 5-1d).

La oferta general de recursos muestra diferencias entre meses, específicamente la oferta de agosto y septiembre difiere significativamente de la oferta en octubre y noviembre ( $H: 106,573$ ;  $P < 0,05$ ). La oferta de frutos entre los meses de agosto y octubre muestran diferencias significativas ( $H: 97,71$ ;  $P < 0,05$ ), mientras que agosto muestra diferencias significativas con diciembre en la oferta de flores. Septiembre difiere de la oferta en noviembre y diciembre; octubre difiere de la oferta en diciembre y noviembre difiere con la oferta en diciembre ( $H: 15,5121$ ;  $P = 0,003$ ). La oferta de hojas de guadua (*Guadua* sp.), de agosto difiere en su oferta con octubre y noviembre, y septiembre difiere de octubre y noviembre ( $H: 35,9053$ ;  $P < 0,05$ ). Se identificaron diferencias significativas en la oferta general de recursos en los tipos de hábitat inundable y no inundable ( $H: 6,40$ ;  $P = 0,01$ ).

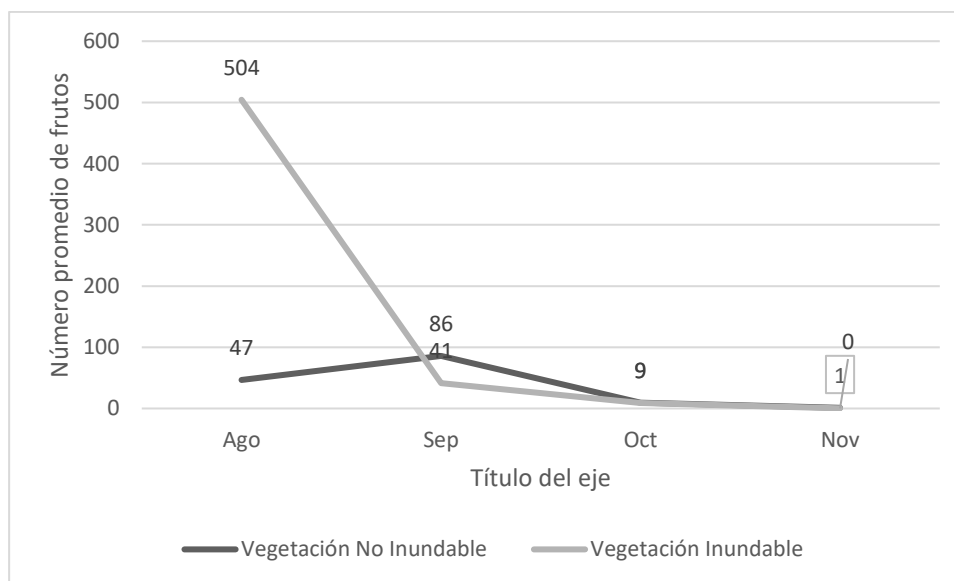
**Figura 5- 1.** Patrones de producción de hojas de guadua, flores y frutos en bosques inundables y no inundables, interpretado como la abundancia promedio de cada ítem en parcelas en cada tipo de bosque, durante cuatro meses. a: tendencia general de oferta de cada recurso; b: hojas, c: flores, d: frutos.



c)



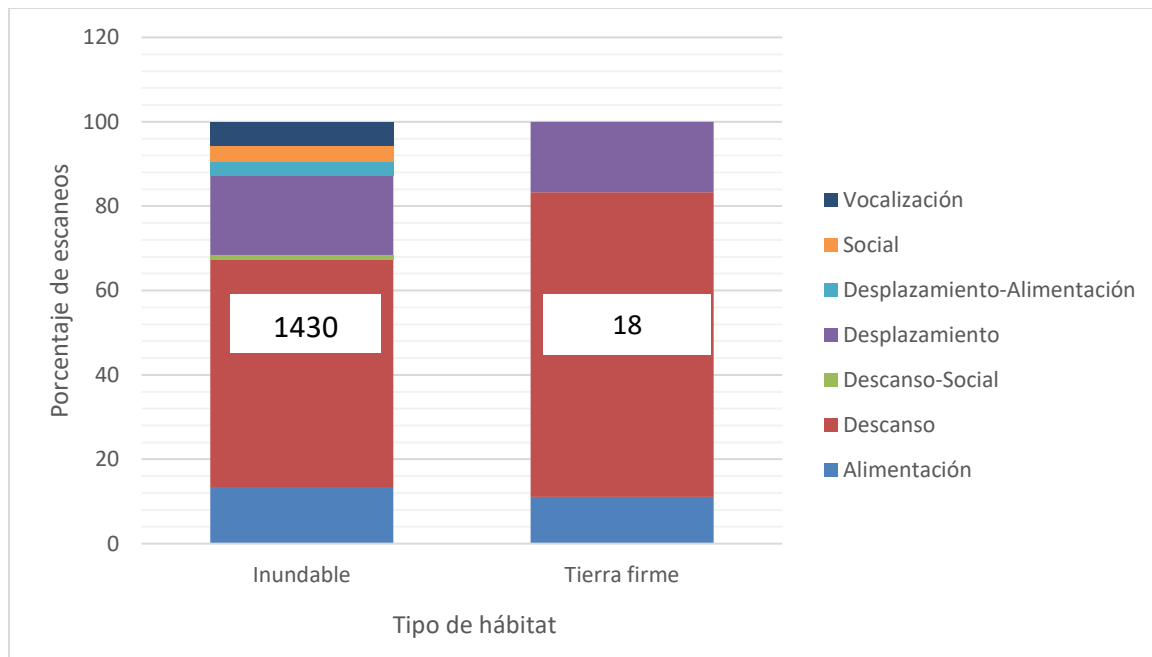
d)



### 5.3 Patrón de preferencia de hábitat

Del tiempo total de seguimiento, 97% (134 hrs; 1430 escaneos) del tiempo el grupo ocupó bosques inundables, mientras que el 3% (4 hrs; 18 escaneos) el grupo ocupó bosques no inundables.

**Figura 5- 2.** Patrón comportamental de un grupo de *Plecturocebus caquetensis* en hábitat inundable y no inundable.



En el bosque inundable, el grupo destinó 54% del tiempo a descanso, 19% a desplazamiento y 13% a alimentación. Por su parte, en bosque no inundable, el grupo destinó 72% de su tiempo a descanso, 17% a desplazamiento y 11% a alimentación. En cuanto a diferencias en el tiempo destinado a las actividades, se evidencia, para los bosques inundables, diferencias significativas ( $H: 62,53$ ;  $p < 0,05$ ) entre las siguientes categorías: Alimentación-Descanso, Alimentación-Desplazamiento, Descanso-Desplazamiento, Descanso-Vocalización, Desplazamiento-Socialización. En el caso de bosques no inundables, no se evidencian diferencias significativas entre los tiempos destinados a las actividades.

## 5.4 Patrón de actividades

Se acumuló 134 horas de seguimiento comportamental al grupo de estudio de *Plecturocebus caquetensis* en los meses enero, febrero, octubre y noviembre de 2020. Del total de horas, 49% (65 h; 786 escaneos) se destinaron a descanso, 24% (32 h; 271 escaneos) a escaneos de desplazamiento, 13% (17 h; 191 escaneos) a alimentación, 7% (9 h; 82 escaneos) a vocalización, 4% (5 h; 52 escaneos) a socialización y 4% (6 h; 50 y 16 escaneos) en desplazamiento-alimentación y descanso-socialización (Figura 5- 3 a y b). El número de escaneos es significativamente diferente ( $H: 27,75; p < 0,05$ ) entre las siguientes categorías comportamentales: Alimentación-Descanso, Alimentación-Desplazamiento, Descanso-Desplazamiento, Descanso-Vocalización y Desplazamiento-Socialización.

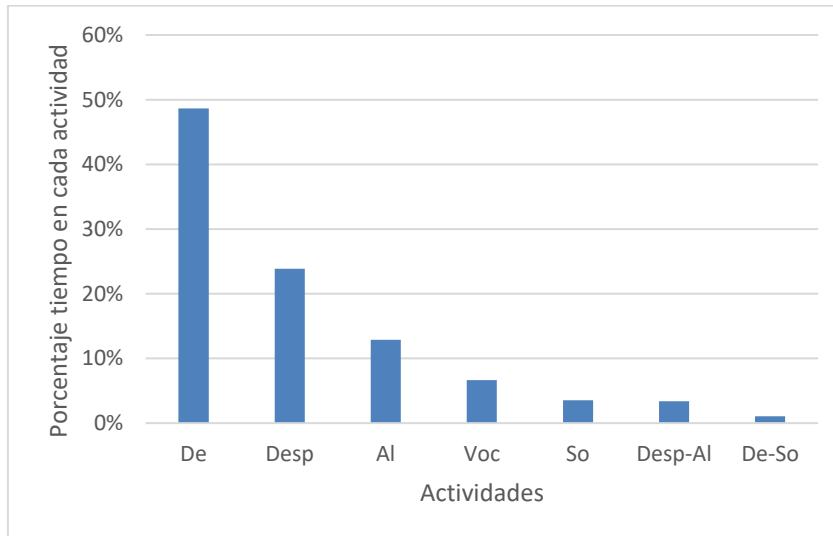
El grupo se alimentó de peciolo de hojas de guadua y descansó, vocalizó y socializó en un área de guaduales en los meses enero y febrero; esta área se ocupó predominantemente durante esta temporada en relación a las demás áreas de rastrojo y bosque intervenido. En los guaduales, las inflorescencias y frutos de pocos árboles de *Cecropia* sp., *Miconia* sp. y lianas fueron fuente de alimentación, y un árbol de *Vochisia* sp. fue usado como dormidero. Se desconoce la continuidad de uso de los guaduales en los meses posteriores a febrero, debido a la prohibición de ingreso al área de muestreo por el covid-19.

En enero 17 de 2020, el grupo fue observado durante 3 horas en un dormidero rodeado por *Guadua* sp. y en un árbol de Guasicaspi (*Vochisia* sp.) con altura 15.3 m y DAP 56 cm. En Diciembre 2019, se observó un acercamiento depredatorio de *Boa constrictor* a un individuo del grupo en cobertura de rastrojo y en Noviembre, el grupo reaccionó a la presencia de *Eira barba* con seguidas vocalizaciones de alarma (registro fotográfico, vocal y video de los eventos en Villota, Delgado-Bermeo, Ruiz, García-Villalba, & Ramírez-Chaves, 2022).

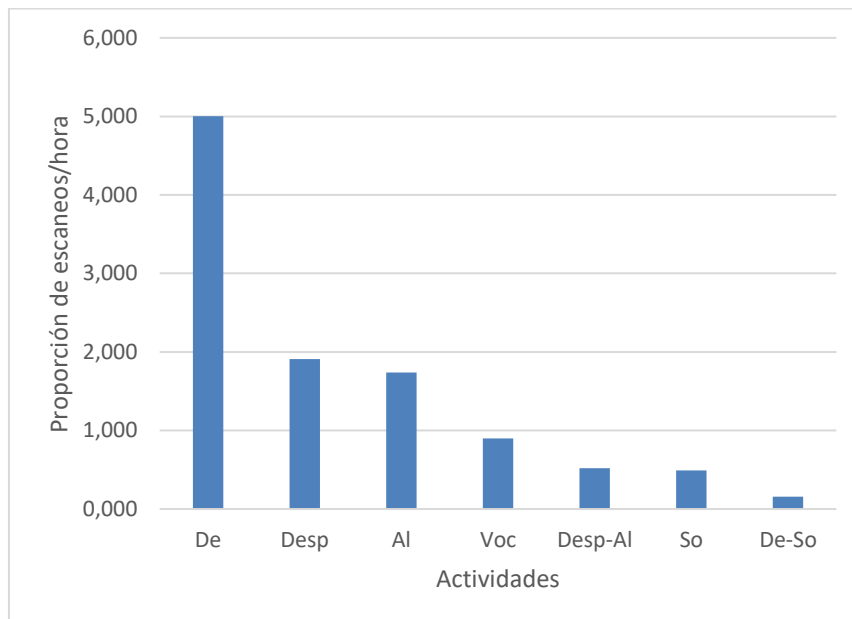
**Figura 5- 3.** Presupuesto de actividad de un grupo de estudio de *P. caquetensis* en un área fragmentada: a. Porcentaje de tiempo en cada actividad y b. Proporción de escaneos por hora para cada actividad. Etiquetas de actividades: De: Descanso, Desp:

Desplazamiento, Al: Alimentación, Voc: vocalización, So: socialización, Desp-Al: desplazamiento-alimentación y De-So: descanso-socialización.

a)



b)





## 5.5 Asociación entre actividades (número de muestreos por actividad) con variables de microhábitat

Las Tablas 5-3, 5-4, 5-5, 5-6 y 5-7 muestran los valores ( $\rho$ ) de correlación entre variables de microhábitat y el número de escaneos para cada actividad.

Las actividades descanso, alimentación, desplazamiento y vocalización, no se encuentran correlacionadas con ninguna de las variables de microhábitat consideradas en este estudio. Así mismo, las variables de microhábitat no se encuentran asociadas entre sí (Tabla 5-3, 5-4, 5-5, 5-7).

La actividad desplazamiento-alimentación y socialización muestra una relación positiva con la variable de microhábitat altura promedio del estrato dominante ( $\rho=0,55$ ) (Tabla 5-6, 5-7).

A su vez, en las áreas que el grupo socializó, se presenta una fuerte correlación entre altura promedio de dosel con el promedio de diámetro de pecho y la disponibilidad de todos los recursos ( $\rho=0,58$ ;  $0,89$ ;  $0,66$ ) (Tabla 5-7). Dado que la mayoría de observaciones de comportamiento se dieron en bosques de tipo inundable, se espera el mismo patrón de correlaciones entre actividades y microhábitat para dicho tipo de bosque.

### Descanso

**Tabla 5- 3.** Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de descanso con variables de microhábitat y hábitat.

	Altura.promedio.dosel	Altura.estrato.dominante	Promedio_DAP	No_prom_frutos	No_prom_Flores	No_prom_Hojas_Guaduas
No.Muestreos	-0,065	-0,102	-0,092	0,118	-0,026	-0,026
Altura.promedio.dosel	-0,523	1	-0,011	-0,233	-0,074	-0,074
Altura.estrato.dominante	0,597	-0,145	0,221	-0,141	-0,022	-0,022
Promedio_DAP	0,350	-0,233	-0,153	1	-0,106	-0,106
No_prom_frutos	0,010	-0,074	0,090	-0,106	1	1
No_prom_Flores	0,010	-0,074	0,090	-0,106	1	1
No_prom_Hojas_Guaduas	0,010	-0,074	0,090	-0,106	1	1

## Alimentación

**Tabla 5- 4.** Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de alimentación con variables de microhábitat y hábitat.

	Altura.promedio.dosel	Altura.estrato.dominante	Promedio_DAP	No_prom_frutos	No_prom_Flores	No_prom_Hojas_Guaduas
No..Muestreos	1	0,092763981	-0,136	-0,106	-0,129	-0,129
Altura.promedio.dosel	0,092	1	0,002	-0,211	-0,097	-0,097
Altura.estrato.dominante	-0,136	0,002	1	-0,133	-0,019	-0,019
Promedio_DAP	-0,106	-0,211	-0,133	1	0,142	0,142
No_prom_frutos	-0,129	-0,097	-0,019	0,142	1	1
No_prom_Flores	-0,129	-0,097	-0,019	0,142	1	1
No_prom_Hojas_Guaduas	-0,129	-0,097	-0,019	0,142	1	1

## Desplazamiento

**Tabla 5- 5.** Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de desplazamiento con variables de microhábitat y hábitat.

	Altura.promedio.dosel	Altura.estrato.dominante	Promedio_DAP	No_prom_frutos	No_prom_Flores	No_prom_Hojas_Guaduas
No..Muestreos	1	-0,096	-0,255	0,036	-0,081	-0,081
Altura.promedio.dosel	-0,096	1	0,264	-0,317	-0,132	-0,132
Altura.estrato.dominante	-0,255	0,264	1	-0,092	0,129	0,129
Promedio_DAP	0,036	-0,317	-0,092	1	-0,243	-0,243
No_prom_frutos	-0,081	-0,132	0,129	-0,243	1	1
No_prom_Flores	-0,081	-0,132	0,129	-0,243	1	1
No_prom_Hojas_Guaduas	-0,081	-0,132	0,129	-0,243	1	1

## Desplazamiento-Alimentación

**Tabla 5- 6.** Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de desplazamiento-alimentación con variables de microhábitat y hábitat.

	Altura.promedio.dosel	Altura.estrato.dominante	Promedio_DAP	No_prom_frutos	No_prom_Flores	No_prom_Hojas_Guaduas
No..Muestreos	1	<b>0.552621281</b>	0,063	-0,024	NA	NA
Altura.promedio.dosel	0,552	1	0,696	-0,183	NA	NA
Altura.estrato.dominante	0,063	0,696	1	-0,091	NA	NA
Promedio_DAP	-0,024	-0,183	-0,091	1	NA	NA
No_prom_frutos	NA	NA	NA	NA	1	NA
No_prom_Flores	NA	NA	NA	NA	NA	1
No_prom_Hojas_Guaduas	NA	NA	NA	NA	NA	NA

## Socialización

**Tabla 5- 7.** Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de socialización con variables de microhábitat y hábitat.

	Altura.promedio.dosel	Altura.estrato.dominante	Promedio_DAP	No_prom_frutos	No_prom_Flores	No_prom_Hojas_Guaduas
No..Muestreos	<b>-0,584</b>	0,328	NA	-0,438	-0,304	-0,304
Altura.promedio.dosel	-0,715	1	NA	-0,539	-0,416	-0,416
Altura.estrato.dominante	0,165	0,420	NA	0,036	0,184	0,184
Promedio_DAP	<b>0,899</b>	-0,539	NA	1	0,508	0,508
No_prom_frutos	<b>0,665</b>	-0,416	NA	0,508	1	1
No_prom_Flores	<b>0,665</b>	-0,416	NA	0,508	1	1
No_prom_Hojas_Guaduas	<b>0,665</b>	-0,416	NA	0,508	1	1

## Vocalización

**Tabla 5- 8.** Valores ( $\rho$ ) de correlación Spearman entre número de muestreos para la actividad de vocalización con variables de microhábitat y hábitat.

	Altura.promedio.dosel	Altura.estrato.dominante	Promedio_DAP	No_prom_frutos	No_prom_Flores	No_prom_Hojas_Guaduas
No..Muestreos	-0,101	0,119	NA	-0,452	0,092	0,092
Altura.promedio.dosel	-0,185	1	NA	-0,302	0,119	0,119
Altura.estrato.dominante	0,175	0,619	NA	-0,302	-0,023	-0,023
Promedio_DAP	0,143	-0,302	NA	1	-0,471	-0,471
No_prom_frutos	0,078	0,119	NA	-0,471	1	1
No_prom_Flores	0,078	0,119	NA	-0,471	1	1
No_prom_Hojas_Guaduas	0,078	0,119	NA	-0,471	1	1

## 6. Capítulo 6. Discusión

### 6.1 Disponibilidad de recursos

Este estudio encuentra un pico de oferta de recursos (hojas, flores y frutos) en agosto y septiembre y el periodo de menor oferta de recursos en octubre y noviembre. Esto puede ser debido a que el patrón de lluvias en el área de estudio consiste en una temporada de mayor pluviosidad entre abril y julio y una temporada de menor pluviosidad desde agosto con un leve incremento de lluvias en el mes de octubre manteniendo menos lluvias hasta febrero (IDEAM, 2010), por lo que la temporada de mayor oferta de recursos coincide con menos lluvias. El patrón climático mencionado coincide al reportado por Acero-Murcia et al. (2018) en un fragmento de 23 ha en Valparaíso, Caquetá con presencia de *P. caquetensis*, un área con condiciones biogeográficas, climáticas y antrópicas similares a las del presente estudio.

En el caso de la oferta de frutos maduros e inmaduros, se evidencia valores altos de abundancia en agosto y septiembre y valores bajos en noviembre. La temporada de menor pluviosidad coincide con la de mayor oferta de frutos maduros e inmaduros, como lo hallado por Acero-Murcia et al. (2018). Otro estudio contraría este resultado hallando escasez de frutos en la temporada seca (Wallace & Painter, 2002), pero encuentran, al igual que este estudio, diferencias en el patrón de disponibilidad de recursos entre hábitats inundables y de tierra firme.

### 6.2 Patrón de preferencia de hábitat

Los resultados de este estudio indican que el grupo de estudio de *P. caquetensis* en el suroccidente de su distribución en Piamonte, Cauca, en bosques intervenidos de la región del piedemonte Andino Amazónico, no está restringido al uso de bosques inundables, pero muestran una fuerte preferencia por este tipo de hábitat. A pesar de que este estudio consideró solo un grupo de *P. caquetensis* y esto puede llevar a una sub-representación de la composición del hábitat, la composición relativamente similar observada para los demás grupos de *P. caquetensis* en el área de estudio lleva a inferir una preferencia similar para otros grupos del área de estudio. Esto es soportado por Palminteri & Peres (2012) quienes evaluaron la composición de hábitat de 5 grupos de *Pithecia irrorata* en la Amazonia Brasileira, encontrando pocas diferencias entre estos.

Otros factores no considerados en este estudio, como la competencia intergrupala, la depredación y el área de cada tipo de hábitat, pueden influir en la permanencia del grupo de *P. caquetensis* en áreas inundables y no en tierras firmes (Boinski, 1987; Garshelis, 2000), dada la detección auditiva de al menos 6 grupos en las áreas boscosas periféricas y el evento fallido de depredación de *P. caquetensis* por una *Boa constrictor* (Villota et al. 2021). Para tener mayor claridad sobre la influencia de la composición y heterogeneidad del hábitat y de factores como el grado de competencia intergrupala e interespecífica sobre la preferencia de hábitats de *P. caquetensis*, es necesario incluir las variables área de hábitat en el análisis y desarrollar más estudios con un mayor número de grupos y considerando dichos factores.

### 6.3 Patrón comportamental y microhábitat

El grupo de *P. caquetensis* invirtió gran parte de su tiempo en descanso seguido por desplazamiento, alimentación, vocalización y socialización. No se detectó diferencias significativas en el tiempo dedicado a cada actividad entre meses de lluvias y menos lluvias, quizá porque este estudio no logró incluir gran parte de la temporada de lluvias de la región, debido a la prohibición de ingreso al área de estudio durante febrero a agosto 2020. No obstante, el encuentro de diferencias significativas entre actividades en el patrón general, resalta la relevancia del descanso sobre otras actividades vitales como alimentación, desplazamiento (p.e. búsqueda de alimento) y sociabilidad en esta área de estudio.

Los grupos de *C. coimbrai* descansan primariamente en época de pocos recursos (temporada lluvias) y, durante las épocas ricas en recursos (temporada menos lluvias), los primates invierten más tiempo en alimentación, forrajeo, estancia en fuentes de alimento y desplazamiento y menos tiempo en descanso (Souza-Alves et al., 2021). Así mismo, primates del Neotrópico como *A. geoffroyi*, *A. palliata* y *P. donacophilus* (Cristobal-Azkarate & Dunn, 2013; Ordóñez-Gómez et al., 2014; Lineros et al., 2020) y primates del viejo mundo como *Colobus vellerosus* y *Macaca assamensis* (*sensu* Souza-Alves et al., 2021; Li et al., 2020), invierten menos tiempo en movilidad y alimentación durante temporadas de escasos recursos (frutos) y pueden basar su dieta en hojas jóvenes durante estas temporadas o pueden invertir gran tiempo en movilidad y búsqueda de alimento cuando los frutos son más abundantes. Lo anterior, como adaptación de una estrategia minimizadora de energía y una capacidad de respuesta a los cambios de los ambientes intervenidos y con un mayor ruido antropogénico. Otra explicación a la tendencia de los títies a un patrón comportamental dominado por descanso en estratos medios o bajos del bosque, puede ser la adopción de una estrategia anti-depredatoria (Bicca-Marques & Heymann, 2013).

El hallazgo de mayor oferta de recursos (frutos) para los mamíferos en temporadas de lluvias en la Amazonia (Wallace & Painter, 2002) y la no asociación encontrada por Acero-Murcia et al. (2018) entre lluvias y oferta de frutos, refleja la variabilidad y heterogeneidad de la oferta de frutos en la Amazonia, la cual es modulada por otros factores, como los

mecanismos biológicos de las plantas y la depredación de otros organismos del bosque (Girardin et al., 2018). Esto sugiere que localmente, el grupo evaluado de *P. caquetensis* puede presentar una mayor oferta de frutos (recursos) en la temporada de lluvias, lo que explicaría la mayor dedicación al descanso en la época muestreada (octubre y noviembre).

El hallazgo de la relación inversa entre cobertura de bosque y tiempo de descanso (Almeida-rocha et al., 2017; Ordóñez-Gómez et al., 2014), y la similitud de patrón comportamental encontrado para la especie en hábitats fragmentados (Acero-Murcia et al. 2018), sugieren una tendencia a un patrón comportamental para *P. caquetensis* (descanso-desplazamiento-alimentación-social). Esto puede ser respuesta al grave estado de pérdida y fragmentación de su hábitat (Defler & García, 2012; García & Defler, 2013) y como adopción de una estrategia minimizadora de energía. Es necesario aclarar para la zona de estudio si el patrón comportamental varía en relación a la oferta de recursos en la época lluviosa, de no ser así, esto reflejaría la gran incertidumbre de oferta alimenticia y baja calidad de hábitat que enfrenta *P. caquetensis*, lo que asevera su riesgo de extinción local junto a otras amenazas de origen antrópico. Debido al bajo número de encuentros del grupo y registros comportamentales en los bosques de tierra firme, no fue posible hallar diferencias significativas entre los tiempos dedicados a las actividades en este hábitat.

El hallazgo de asociación positiva entre el número de escaneos para la actividad desplazamiento—alimentación y sociabilidad con la altura promedio del estrato dominante, sugiere un mayor número de dichos eventos en estratos con altura promedio 8 mts, lo cual coincide con el patrón general de uso de espacio para los titíes – actividades del día en estratos medianos a bajos (< 10-15 m) – (Acero-Murcia et al., 2018; Bicca-Marques & Heymann, 2013).

### 6.3.1 Dieta

Las hojas de guadua (*Guadua* sp.) fueron disponibles para el grupo de *P. caquetensis* durante todo el tiempo de estudio y fueron especialmente importantes para el grupo en enero y febrero (observación *ad hoc*), ya que en este tiempo el grupo se observó principalmente un área comprendida por un gradual, de las que se observó repetido consumo del peciolo de las hojas (29.4% guaduas; N= 64). Acero-Murcia et al. (2018) no observó alimentación en guaduas, por lo que no es posible identificar coincidencias. Otros estudios han evidenciado la relevancia de las guaduas o bambúes en la dieta de titíes, maiceros (Villota et al., 2022) y primates del viejo mundo (*M. assamensis*; Li et al., 2020), y la importancia de las guaduas en la movilidad y conectividad de paisajes antropizados para *A. seniculus* (Villota et al., 2022). En cuanto a lianas, este hábito constituyó la tercer fuente de alimento para el grupo, en un fragmento de 23 ha en Valparaíso, Caquetá (Acero-Murcia et al., 2018). El grupo consumió un 7.4% de frutos y hojas jóvenes de lianas del total de registros de alimentación (N=64), lo que muestra la importancia de este hábito de planta como fuente de alimento en hábitats fragmentados y constituye un suplemento de otras fuentes como las arbóreas y arbustivas, como se ha encontrado para otros titíes (C.

*coimbrai*) en la Amazonia Brasileira (Souza-Alves et al. 2011) y para *Plecturocebus ornatus* en los Llanos Orientales de Colombia (Defler & Carretero-Pinzón, 2018). Lo anterior, demuestra cómo *P. caquetensis* adecúa su dieta al consumo de partes vegetativas (omnivoría) (hojas jóvenes y peciolo) y frutos pequeños de lianas y peciolo de guaduas, para sobrellevar las condiciones de menor oferta de frutos arbóreos de mayor valor nutricional, condición característica de hábitats intervenidos (Arroyo-Rodríguez & Mandujano, 2006; Laurance et al., 2002).



## 7. Capítulo 7: Conclusiones y recomendaciones

### 7.1 Conclusiones

Este estudio aporta en el conocimiento de las tendencias de la disponibilidad de recursos en los bosques que hacen parte de la distribución de *P. caquetensis*. El hallazgo coincidente de mayor disponibilidad de frutos en agosto y septiembre entre el estudio de Acero-Murcia et al (2018) y el presente estudio, sugiere un pico de oferta de este ítem en época de menos lluvias para los grupos de la especie. Dada la gran heterogeneidad de oferta de recursos de los bosques Amazónicos, la tendencia encontrada llevará a futuros estudios a considerar dicha temporada en evaluaciones de la influencia de la disponibilidad de frutos en la ecología alimenticia de la especie y en decisiones de conservación del hábitat.

El hallazgo de diferencias significativas en la oferta de recursos entre bosques inundables y de tierra firme en donde *Plecturocebus caquetensis* está presente, sugiere la importancia de este variable para las decisiones de uso de hábitat de la especie. El no hallazgo de asociación entre uso de hábitats y disponibilidad de recursos, puede deberse a una necesidad mayor de esfuerzo de muestreo.

Este estudio aporta al conocimiento del uso de hábitats por parte de *P. caquetensis*, el cual hasta la fecha se infería por observaciones no sistemáticas. El conocer que la especie prefiere bosques inundables frente a bosques no inundables y cuáles factores como la oferta de recursos y estructura de hábitat modulan las decisiones de uso de hábitat y microhábitat de la especie, amplía la base informativa para decidir qué áreas conservar prioritariamente y características estructurales de vegetación importantes para un éxito ecológico de la especie *in situ*.

De acuerdo con los resultados de este estudio, *P. caquetensis* adopta una estrategia minimizadora de energía y/o una estrategia anti-depredatoria.

### 7.2 Recomendaciones

Se debe ampliar el número de grupos de *P. caquetensis* en próximos estudios de uso de hábitat, para evaluar la influencia de factores no contemplados en este trabajo como son la heterogeneidad de hábitats, densidad poblacional y tamaño de grupos en el uso y preferencia de hábitats de la especie. Dado que los bosques no inundables son escasamente utilizados por el grupo evaluado, es necesario evaluar el rol ecológico de dicho bosque para *P. caquetensis* y su relación con factores como territorialidad (competencia intergrupala) y depredación.

La adopción de una dieta omnívora-frugívora junto a un patrón comportamental principalmente inactivo en la época de menor disponibilidad de recursos de *P. caquetensis*, sugiere una alta adaptabilidad de la especie a condiciones antropizadas. La especie adopta una estrategia minimizadora de energía frente a condiciones de escasez de alimento. No obstante, esto no sugiere mayor supervivencia a condiciones antropizadas, por lo que se considera que estudios de genética poblacional serían esenciales para profundizar en este aspecto.

La limitación temporal de este estudio no permite confirmar cuál periodo del año en la zona de estudio corresponde a mayor o menor oferta de alimento, por lo que es necesario ampliar a un año el periodo de muestreo de disponibilidad de recursos y alimento en la zona. En caso de encontrarse similitud de oferta en ambos periodos y un patrón comportamental similar al hallado a este estudio y en el Caquetá, se identificaría un patrón general de oferta de recursos y comportamental y con ello se comprobaría la alta incertidumbre del recurso alimenticio y baja calidad de hábitat que enfrenta *P. caquetensis*. Junto a otras múltiples presiones antrópicas pre-existentes (tenencia como mascota; perturbación directa por humanos (p.e. apedreo); extracción selectiva y cercanía a centros semi-urbanos), las probabilidades de supervivencia de la especie en el tiempo disminuyen en un área ya altamente fragmentada en la región Andino Amazónica de Colombia.

## Bibliografía

- Acero-Murcia, A., Almario, L. J., García, J., Defler, T. R., & López, R. (2018). Diet of the Caquetá Titi (*Plecturocebus caquetensis*) in a disturbed forest fragment in Caquetá, Colombia. *Primate Conservation*, 32(1), 17. Retrieved from [https://www.researchgate.net/publication/326518305\\_Diet\\_of\\_the\\_Caqueta\\_Titi\\_Plecturocebus\\_caquetensis\\_in\\_a\\_Disturbed\\_Forest\\_Fragment\\_in\\_Caqueta\\_Colombia](https://www.researchgate.net/publication/326518305_Diet_of_the_Caqueta_Titi_Plecturocebus_caquetensis_in_a_Disturbed_Forest_Fragment_in_Caqueta_Colombia)
- Alcaldía Municipal Piamonte. (2020). *Plan de desarrollo territorial Piamonte Cauca 2020-2023*. Piamonte.
- Almeida-rocha, J. M. De, Peres, C. A., & Oliveira, L. C. (2017). Primate responses to anthropogenic habitat disturbance : A pantropical. *Biological Conservation*, 215(August), 30–38. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.018>
- Altmann, J. (1973). *Observational Study of Behavior: Sampling Methods*. 1–41.
- Álvarez-Villa, O. D., Vélez, J. I., & Poveda, G. (2011). Improved long-term mean annual rainfall fields for Colombia. *International Journal of Climatology*, 31(14), 2194–2212. <https://doi.org/10.1002/joc.2232>
- Amigo, I. (2020). The Amazon's Fragile Future. *Nature*, 578(February), 505–507.
- Armenteras, D., Cabrera, E., Rodríguez, N., & Retana, J. (2013). National and regional determinants of tropical deforestation in Colombia. *Regional Environmental Change*, 13(6), 1181–1193. <https://doi.org/10.1007/s10113-013-0433-7>
- Armenteras, D., Meza, M. C., González, T. M., Salazar, N., Barreto, S., Mesa, L., ... Ruiz, S. (2019). *Estado del Conocimiento de la ecología del fuego en Colombia* (Vol. 1). Bogotá D.C.
- Armenteras, D., Murcia, U., González, T., Barón, O., & Arias, J. (2019). Scenarios of land use and land cover change for NW Amazonia: Impact on forest intactness. *Global Ecology and Conservation*, 17, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00567>

- Armenteras, D., Rudas, G., Rodríguez, N., Sua, S., & Romero, M. (2006). Patterns and causes of deforestation in the Colombian Amazon. *Ecological Indicators*, (6), 353–368. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.03.014>
- Armenteras, Dolores, Murcia, U., González, T. M., Barón, O. J., & Arias, J. E. (2019). Scenarios of land use and land cover change for NW Amazonia: Impact on forest intactness. *Global Ecology and Conservation*, 17. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00567>
- Arroyo-Rodríguez, V., Cuesta-del Moral, E., Mandujano, S., Chapman, C. A., Reyna-Hurtado, R., & Fahrig, L. (2013). Assessing Habitat Fragmentation Effects on Primates: The importance of Evaluating Questions at the Correct Scale. In L. K. Marsh & C. A. Chapman (Eds.), *Primates in Fragments: Complexity and Resilience* (pp. 1–539). <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8839-2>
- Arroyo-Rodríguez, V., & Mandujano, S. (2006). Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27(4), 1079–1096. <https://doi.org/10.1007/s10764-006-9061-0>
- Arroyo-Rodríguez, V., Pérez-Elissetche, G. K., Ordóñez-Gómez, J. D., González-Zamora, A., Chaves, Ó. M., Sánchez-López, S., ... Ramos-Fernández, G. (2017). Spider Monkeys in Human-Modified Landscapes: The Importance of the Matrix. *Tropical Conservation Science*, 10, 1–13. <https://doi.org/10.1177/1940082917719788>
- Barton, R. ., Whiten, A., Strum, S. C., Byrne, R. W., & Simpson, A. . (1992). Habitat use and resource availability in baboons. *Animal Behaviour*, 43, 831–844.
- Bicca-Marques, J. C., & Heymann, E. W. (2013). Evolutionary biology and conservation of titis, sakis and uacaris. In L. M. Veiga, A. A. Barnett, S. F. Ferrari, & M. A. Norconk (Eds.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris* (Vol. 51, pp. 196–206). <https://doi.org/10.5860/choice.51-1489>
- Bicca-Marques, Júlio César, Chaves, Ó. M., & Hass, G. P. (2020). Howler monkey tolerance to habitat shrinking: Lifetime warranty or death sentence? *American Journal of Primatology*, 82(4), 1–9. <https://doi.org/10.1002/ajp.23089>
- Boinski, S. (1987). Habitat use by Squirrel Monkeys (*Saimiri oerstedii*) in Costa Rica. *Folia Primatologica*, 49, 151–167.
- Boyle, S. (2008). *The effects of forest fragmentation on primates in the Brazilian Amazon*. Arizona State University.
- Brock, W. M., Brennan, L. A., Block, W. M., & Brennan, L. A. (1993). The habitat concept

- in Ornithology: Theory and Applications. *Current Ornithology Vol.11, 11*, 35–91.  
<https://doi.org/10.3389/fncom.2014.00133>
- Bryson-Morrison, N., Tzanopoulos, J., Matsuzawa, T., & Humle, T. (2017). Activity and Habitat Use of Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in the Anthropogenic Landscape of Bossou, Guinea, West Africa. *International Journal of Primatology*, *38*(2), 282–302. <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9947-4>
- Burnham, K. ., & Anderson, D. . (2002). *Model Selection and Mutimodel inference: A practical informatio-theoretic approach* (2d ed.).
- Calle-Rendón, B. R., Hilário, R. R., & de Toledo, J. J. (2019). Effect of site attributes and matrix composition on neotropical primate species richness and functional traits: A comparison among regions. *Diversity*, *11*(5), 1–18.  
<https://doi.org/10.3390/D11050083>
- Cameron, A., & Gould, L. (2013). Fragment-adaptive behavioural strategies ans intersite variation in the Ring Tailed Lemur (*Lemur catta*) in South-Central Madagascar. In Laura K Marsh & C. A. Chapman (Eds.), *Primates in fragments* (pp. 227–243). Springer.
- Carretero-Pinzón, X., Defler, T. R., Mcalpine, C. A., & Rhodes, J. R. (2017). The influence of landscape relative to site and patch variables on primate distributions in the Colombian Llanos. *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0493-z>
- Carretero-Pinzón, X., Defler, T. R., & Ruiz-Garcia, M. (2016). How does the Colombian squirrel monkey cope with habitat fragmentation? Strategies to survive in small fragments. In M. Ruiz-Garcia & J. M. Shostell (Eds.), *Phylogeny, molecular population genetics, evolutionary biology and Conservation of the Neotropical Primates* (pp. 487–515). Nova Science Publisher Inc.
- Cassini, M. H. (2013). *Distribution Ecology* (1st ed.). <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6415-0>
- Chapman, C. A., Bonnell, T. R., Gogarten, J. F., Lambert, J. E., Omeja, P. A., Twinomugisha, D., ... Rothman, J. M. (2013). Are Primates Ecosystem Engineers? *International Journal of Primatology*, *34*(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9645-9>
- Chapman, C. A., & Valenta, K. I. M. (2017). Habitat use. *The International Encyclopedia of Primatology*. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0298>. Marsh
- Costa, M. H., & Foley, J. A. (1999). Trends in the hydrologic cycle of the Amazon basin.

- Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 104(D12), 14189–14198.  
<https://doi.org/10.1029/1998JD200126>
- Cristobal-Azkarate, J., & Dunn, J. . (2013). Lessons from Los Tuxtlas: 30 years of Research into Primates in Fragments. In L. K Marsh & C. A. Chapman (Eds.), *Primates in Fragments: Complexity and Resilience* (pp. 1–539).  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8839-2>
- Davidson, E., Araújo, A., Artaxo, P., Balch, J. K., Brown, I. F., Bustamante, M. M. C., ... Schroeder, W. (2012). The Amazon basin in transition. *Nature*, 481(7381), 321–328.  
<https://doi.org/10.1038/nature10717>
- Davis, M. A. (2006). The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss. *BioScience*, 56(4), 355–357. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[355:hlfpo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[355:hlfpo]2.0.co;2)
- Defler, T. (2013). Aspectos sobre la conservación de los primates colombianos: ¿Cuál es el futuro? In *Primates Colombianos en Peligro de Extinción*. Bogotá D.C: Asociación Primatológica Colombiana.
- Defler, T., García, J., Almario, L. ., Acero-Murcia, A., Bueno, M. L., Boor, P., ... Ibañez, C. (2016). *Plan de Conservación de Callicebus caquetensis* (p. 48). p. 48. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Defler, Thomas R., Bueno, M. L., & García, J. (2010). Callicebus caquetensis: A new and critically endangered titi monkey from southern Caquetá, Colombia. *Primate Conservation*, 25(1), 1–9. <https://doi.org/10.1896/052.025.0101>
- Defler, Thomas R., & García, J. (2012). Callicebus caquetensis , Caquetá Titi Monkey. *The IUCN Red List of Threatened Species 2012*, 8235, 1–8. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T14699281A14699284.en>
- Defler, Thomas Richard, & Carretero-Pinzón, X. (2018). Edge habitat preferences in three titi monkeys species in Colombia. *Neotropical Primates*, 24(May), 65–71.
- Delfín-Alfonso, C. A., Gallina-Tessaro, S. A., & López-González, C. A. (2005). El hábitat : definición , dimensiones y escalas de evaluación para la fauna silvestre. In *Manual de Técnicas para el Estudio de la Fauna* (2nd ed., pp. 285–313). INECC-SEMARNAT.
- Doligez, B., & Boulinier, T. (2008). Habitat Selection and Habitat Suitability Preferences. *Encyclopedia of Ecology*, 1–5(September), 1810–1830.
- Eslava, J. . (1993). Climatología y diversidad climática de Colombia. *Rev. Acad. Colom.*

- Cienc. Ex. Fis. Nat.*, 18(71), 507–538.
- Estrada, A. (2009). Primate Conservation in South America: The Human and Ecological Dimensions of the problem. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, & E. W. Heymann (Eds.), *South American Primates, Developments in Primatology: Progress and Prospects* (1st ed., pp. 463–505). <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3>
- Estrada, A., Garber, P. A., Rylands, A. B., Roos, C., Fernandez-duque, E., Fiore, A. Di, ... Baoguo, L. (2017). Impending extinction crisis of the world ' s primates : Why primates matter Impending extinction crisis of the world ' s primates : Why primates matter. *Science Advances*, 3(January), e1600946. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600946>
- Fagen, R. (1988). Population Effects of Habitat Change: A Quantitative Assessment. *The Journal of Wildlife Management*, 52(1), 41–46.
- Fahrig, L. (2003). Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: A synthesis. *Ecological Applications*, 12(2), 346–353. <https://doi.org/10.2307/3060946>
- Finer, M., & Mamani, N. (2020). *Deforestación en la Amazonia COlombiana - 2020. #120.*
- Fonseca, M. S. (2008). Edge Effect. *Encyclopedia of Ecology, Five-Volume Set*, 1207–1211. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00486-9>
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Verde Arregoitia, L., Vega, E., Peres, C. A., & Ewers, R. M. (2019). The conservation value of human-modified landscapes for the world's primates. *Nature Communications*, 10(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08139-0>
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., & Chapman, C. A. (2021). Beyond patch size: The impact of regional context and habitat quality on three endangered primates. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(2), 207–215. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.02.004>
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Cudney-Valenzuela, S. J., & Fahrig, L. (2019). A global assessment of primate responses to landscape structure. *Biological Reviews*, 94(5), 1605–1618. <https://doi.org/10.1111/brv.12517>
- García, J., & Defler, T. R. (2013). Análisis preliminar de la pérdida y fragmentación del hábitat de. In *Primates Colombianos en peligro de extinción* (Vol. 1). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia; APC.
- Garshelis, D. L. (2000). Delusions in Habitat Evaluation : Measuring Use , Selection , and

- Importance. In T. . Boitani, L. and Fuller (Ed.), *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences* (pp. 111–163). New York: Columbia University Press.
- Gentry, A. H. (1986). Species richness and floristic composition of Choco region plant communities. *Caldasia*, 15(71–75), 71–91. <https://doi.org/10.15446/caldasia>
- Gestich, C. C., Arroyo-Rodríguez, V., Saranholi, B. H., da Cunha, R. G. T., Setz, E. Z. F., & Ribeiro, M. C. (2021). Forest loss and fragmentation can promote the crowding effect in a forest-specialist primate. *Landscape Ecology*, 1. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01336-1>
- Girardin, C., Malhi, Y., Doughty, C., Metcalfe, D. B., Meir, P., Aguila-Pasquel, J., ... Rowland, L. (2018). Seasonal trends of Amazonia rainforest phenology, net primary productivity, and carbon allocation. *Global Biogeochemical Cycles*, 5, 1–17. <https://doi.org/10.1002/2015GB005204>. Received
- Gobernación del Cauca. (2016). *Perfil Económico Municipio De Piamonte*.
- Gomez-Bernal, L. G., Ayerbe-Quiñones, F., & Negret, P. J. (2016). Nuevos registros de aves en el piedemonte amazónico colombiano. *Cotinga*, 30(December 2015), 23–32.
- Gómez-posada, C., Rey-Goyeneche, J., & Tenorio, E. A. (2019). Ranging Responses to Fruit and Arthropod Availability by a Tufted Capuchin Group ( *Sapajus apella* ) in the Colombian Amazon. In *Movement ecology of tropical mammals* (p. 25).
- González-Gómez, P. L., Razeto-barry, P., Araya-salas, M., Gonza, P. L., Estados, C. F., & Beach, W. P. (2015). Does Environmental Heterogeneity Promote Cognitive Abilities ? *Integrative and Comparative Biology*, 55(3), 432–443. <https://doi.org/10.1093/icb/icv062>
- Grupo de Investigación en Meteorología y Climatología, I. (2010). Temperatura del aire y Humedad. In *Atlas Climatológico de Colombia* (pp. 29–41). Retrieved from <http://atlas.ideam.gov.co/presentacion/>
- Guzmán, D., Ruíz, J. F., & Cadena, M. (2014). *Regionalización de Colombia según la estacionalidad de la precipitación media mensual, a través de análisis de componentes principales (ACP)* (pp. 1–54). pp. 1–54. Grupo de Modelamiento de Tiempo, Clima y Escenarios de Cambio Climático - IDEAM.
- Hadad, N. ., Brudvig, L. ., Clobert, J., & Davies, K. . (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. *Applied Mechanics and Materials*,



- 315(March), 108–112. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMM.315.108>
- Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 9(25), 1.
- Haugaasen, T., & Peres, C. A. (2005). Tree phenology in adjacent Amazonian flooded and unflooded forests. *Biotropica*, 37(4), 620–630. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00079.x>
- Heiduck, S. (2002). The use of disturbed and undisturbed forest by masked titi monkeys *Callicebus personatus melanochir* is proportional to food availability. *Oryx*, 36(2), 133–139. <https://doi.org/10.1017/S0030605302000200>
- Hernández Camacho, J., Walschburger, B., Ortiz Quijano, R., & Guerra Hurtado, A. (1992). Origen y distribución de la biota suramericana y colombiana. In *La Diversidad Biológica de Iberoamérica I* (p. 87). Xalapa, Mexico.
- Heymann, E. W., & Nadjafzadeh, M. N. (2013). Insectivory and prey foraging techniques in *Callicebus* – a case study of *Callicebus cupreus* and a comparison to other pitheciids. In L. M. Veiga (Ed.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris* (pp. 215–224). <https://doi.org/10.1017/cbo9781139034210.025>
- Infante Betancour, J. A. (2016). *Plantas con flores de la Amazonía Colombiana: Riqueza, endemismo y representatividad en la gran región Amazónica*. Universidad Nacional de Colombia.
- IPBES. (2019). The Global Assessment Report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. In *IPBES secretariat*.
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2013). Habitat Loss and Fragmentation. *Encyclopedia of Biodiversity*, 4, 50–58. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00399-3>
- Jung, L., Mourthe, I., Grelle, C. E. V., Strier, K. B., & Boubli, J. P. (2015). Effects of local habitat variation on the behavioral ecology of two sympatric groups of brown howler monkey (*Alouatta clamitans*). *PLoS ONE*, 10(7), 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129789>
- Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in River-Floodplain Systems. In D. P. Dodge (Ed.), *International Large River Symposium*. (pp. 110–127). <https://doi.org/10.1007/BF02564079>
- Kalbitzer, U., & Chapman, C. A. (2018). Primate Responses to Changing Environments in the Anthropocene. In *Primate Life Histories, Sex Roles, and Adaptability, Developments in Primatology: Progress and Perspectives* (pp. 283–310).

- Kamilar, J. M., & Beaudrot, L. (2018). Effects of environmental stress on primate populations. *Annual Review of Anthropology*, 47, 417–434.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-102317-045949>
- Kinzey, W. G., Rosenberger, A. L., Heisler, P. S., Prowse, D. L., & Trilling, J. S. (1977). A preliminary field investigation of the yellow handed titi monkey, *Callicebus torquatus torquatus*, in Northern Peru. *Primates*, 18(1), 159–181.  
<https://doi.org/10.1007/BF02382957>
- Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (2016). Another plea for standard terminology. *Journal of Wildlife Management*, 80(7), 1143–1144. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21121>
- Kress, W. J., Heyer, W. R., Acevedo, P., Coddington, J., Cole, D., Erwin, T. L., ... Weitzman, S. H. (1998). Amazonian biodiversity: Assessing conservation priorities with taxonomic data. *Biodiversity and Conservation*, 7(12), 1577–1587.  
<https://doi.org/10.1023/A:1008889803319>
- Laurance, W., & Vasconcelos, H. (2009). Deforestation and forest fragmentation in the Amazon. In *Tropical biology and conservation management - Vol II: Vol. II*.
- Laurance, W.F. (1998). Rainforest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. In *Serie técnica IPEF* (Vol. 12, pp. 21–24).  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2032:RFFATD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2032:RFFATD]2.0.CO;2)
- Laurance, W.F, Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., ... Sampaio, E. (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16(3), 605–618.  
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01025.x>
- Laurance, William F, Vasconcelos, H. L., & Lovejoy, T. E. (2000). Forest loss and fragmentation in the Amazon : implications for wildlife conservation Accelerating forest conversion. *Oryx*, 34(1), 39–45.
- Lehman, S. M. (2004). Biogeography of the primates of Guyana: Effects of habitat use and diet on geographic distribution. *International Journal of Primatology*, 25(6), 1225–1242. <https://doi.org/10.1023/B:IJOP.0000043960.87828.19>
- Li, Y., Ma, G., Zhou, Q., & Huang, Z. (2020). Seasonal Variation in Activity Budget of Assamese Macaques in Limestone Forest of Southwest Guangxi, China. *Folia Primatologica*, 91(5), 495–511. <https://doi.org/10.1159/000506593>
- Linerós, L. M. H., Chimènes, A., Maille, A., Dingess, K., Rumiz, D. I., & Adret, P. (2020). Response of Bolivian gray titi monkeys (*Plecturocebus donacophilus*) to an

- anthropogenic noise gradient: Behavioral and hormonal correlates. *PeerJ*, 8, 1–33.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.10417>
- Magioli, M., Moreira, M. Z., Fonseca, R. C. B., Ribeiro, M. C., Rodrigues, M. G., & De Barros Ferraz, K. M. P. M. (2019). Human-modified landscapes alter mammal resource and habitat use and trophic structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(37), 18466–18472.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1904384116>
- Manly, B. F. J., McDonald, L. L., & Thomas, D. L. (2002). *Resource Selection by Animals*.  
<https://doi.org/10.1007/978-94-011-1558-2>
- Marengo, J. A. (1992). Interannual variability of surface climate in the Amazon basin. *International Journal of Climatology*, 12(8), 853–863.  
<https://doi.org/10.1002/joc.3370120808>
- Mason, W. A. (1968). Use of space by *Callicebus* groups. In *Primates* (pp. 200–216).
- Mathewson, H. A., & Morrison, M. L. (2015). The misunderstanding of habitat. In *Wildlife Habitat Conservation: Concepts, Challenges, and Solutions*.
- Ministerio del Medio Ambiente, & IDEAM. (2020). *Resultados del monitoreo deforestación: 1. Año 202 y 2. Primer trimestre año 2021*. Bogotá D.C.
- Mittermeier, R. ., & van Roosmalen, M. G. . (1981). Preliminary observations on habitat utilization and diet in eight Surinam Monkeys. *Folia Primatologica*, 36, 1–39.
- Nobre, C. A., Sampaio, G., Borma, L. S., Castilla-Rubio, J. C., Silva, J. S., & Cardoso, M. (2016). Land-use and climate change risks in the amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(39), 10759–10768.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1605516113>
- Noguera-Urbano, E. A. (2020). Riqueza y conservación. In M. H. Olaya-Rodríguez, E. Noguera-Urbano, & C. Gutiérrez (Eds.), *Atlas de la Biodiversidad de Colombia. Primates. Mejores modelos con el apoyo de expertos*. (1st ed., p. 44).  
<https://doi.org/10.14375/np.9782746732308>
- NRC. (1981). Techniques for the Study of Primate Population Ecology. In *Techniques for the Study of Primate Population Ecology*. <https://doi.org/10.17226/18646>
- Ordóñez-Gómez, J. D., Arroyo-Rodríguez, V., Nicasio-Arzeta, S., & 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? *American Journal of*

- Primate*, 77(1), 56–65. <https://doi.org/10.1002/ajp.22310>
- Palminteri, S., & Peres, C. A. (2012). Habitat Selection and Use of Space by Bald-Faced Sakis ( *Pithecia irrorata* ) in Southwestern Amazonia : Lessons from a Multiyear , Multigroup Study. *Int J Primatol*, 33(33), 401–417. <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9573-0>
- Phillips, O. L., Lewis, S. L., Baker, T. R., Chao, K. J., & Higuchi, N. (2008). The changing Amazon forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1498), 1819–1827. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0033>
- Porter, L. M., Sterr, S. M., & Garber, P. A. (2007). Habitat use and ranging behavior of *Callimico goeldii*. *International Journal of Primatology*, 28(5), 1035–1058. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9205-x>
- Portner, H. ., Scholes, R. ., Agard, J., Archer, E., Arneeth, A., Bai, X., ... Chan, L. (2021). IPBES-IPCC CO-Sponsored Workshop Biodiversity and climate change. In *Current Science* (Vol. 115). <https://doi.org/10.5281/zenodo.4782538>.IPBES
- Pozo-R, W. . (2004). Preferencias de hábitat de seis primates simpátricos del Yasuní, Ecuador. *Ecología Aplicada*, 3(2), 128–133.
- Prance, G. T. (1979). Notes on the Vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazon forest types subject to inundation. *Brittonia*, 31(1), 26–38.
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. . (1977). Optimal Foraging : A Selective Review of Theory and Tests. *Chicago Journals*, 52, 137–154. <https://doi.org/10.1086/409852>
- Quintero-Tapia, O. (2017). Variaciones comportamentales y de dieta de dos grupos de *Plecturocebus ornatus* (Mammalia: Primates) en paisajes con diferentes grados de fragmentación en Sana Martín, Meta, Colombia. Universidad del Cauca.
- Renó, V., & Novo, E. (2019). Forest depletion gradient along the Amazon floodplain. *Ecological Indicators*, 98(November 2018), 409–419. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.11.019>
- Ricaurte, L. F., Jokela, J., Siqueira, A., Núñez-Avellaneda, M., Marin, C., Velázquez-Valencia, A., & Wantzen, K. M. (2012). Wetland habitat diversity in the Amazonian Piedmont of Colombia. *Wetlands*, 32(6), 1189–1202. <https://doi.org/10.1007/s13157-012-0348-y>
- Rice, M. B., Apa, A. D., & Wiechman, L. A. (2017). The importance of seasonal resource selection when managing a threatened species: Targeting conservation actions

- within critical habitat designations for the Gunnison sage-grouse. *Wildlife Research*.  
<https://doi.org/10.1071/WR17027>
- Rosa, I. M. D., Gabriel, C., & Carreiras, J. M. B. (2017). Spatial and temporal dimensions of landscape fragmentation across the Brazilian Amazon. *Regional Environmental Change*, 17(6), 1687–1699. <https://doi.org/10.1007/s10113-017-1120-x>
- Schwitzer, C., Glatt, L., Nekaris, K. A., & Ganzhorn, J. U. (2011). Responses of animals to habitat alteration : an overview focussing on primates. *Endangered Species Research*, 14, 31–38. <https://doi.org/10.3354/esr00334>
- Sokal, R., & Rohlf, J. (1999). *Serie de Biología fundamental. Introducción a la Bioestadística*. Editorial Revervé, S.A.
- Souza-Alves, João P., Chagas, R. R. D., Santana, M. M., Boyle, S. A., & Bezerra, B. M. (2021). Food availability, plant diversity, and vegetation structure drive behavioral and ecological variation in Endangered Coimbra-Filho's titi monkeys. *American Journal of Primatology*, 83(3), 1–11. <https://doi.org/10.1002/ajp.23237>
- Souza-Alves, João Pedro, Fontes, I. P., Chagas, R. R. D., & Ferrari, S. F. (2011). Seasonal versatility in the feeding ecology of a group of titis (*Callicebus coimbrai*) in the northern Brazilian Atlantic Forest. *American Journal of Primatology*, 73(12), 1199–1209. <https://doi.org/10.1002/ajp.20990>
- Stevenson, P. R. (2017). Botanical Sampling. *The International Encyclopedia of Primatology*, 1–5. <https://doi.org/10.1002/9781119179313.wbprim0130>
- Stevenson, P. R., Beltrán, M. L., Quiñones, M. J., & Ahumada, J. A. (2015). *Differences in home range , activity patterns and diet of red howler monkeys in a continuous forest and a forest fragment in Colombia*.
- Stevenson, P. R., Quiñones, M., & Ahumada, J. (1994). Ecological Strategies of Woolly Monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. *AJP*, (32), 132–140.
- Stevenson, P. R., Quinones, M. J., & Ahumada, J. A. (1994). Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. *American Journal of Primatology*, 32(2), 123–140. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350320205>
- Strand, J., Soares-Filho, B., Costa, M. H., Oliveira, U., Ribeiro, S. C., Pires, G. F., ... Toman, M. (2018). Spatially explicit valuation of the Brazilian Amazon Forest's Ecosystem Services. *Nature Sustainability*, 1(11), 657–664. <https://doi.org/10.1038/s41893-018-0175-0>

- Trevelin, L. C., Port-carvalho, M., Silveira, M., Morell, E., & Ab, R. (2007). Abundance, habitat use and diet of *Callicebus nigrifrons* Spix (Pirmates, pitheciidae) in Canareira State Park, Sao Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(4), 1071–1077.
- van Schaik, C. P., & Brockman, D. K. (2005). Seasonality in primate ecology, reproduction, and life history: an overview. In D. K. Brockman & C. P. van Schaik (Eds.), *Seasonality in Primates* (pp. 3–20).  
<https://doi.org/10.1017/cbo9780511542343.002>
- Vedovato, L. B., Fonseca, M. G., Arai, E., Anderson, L. O., & Aragão, L. E. O. C. (2016). The extent of 2014 forest fragmentation in the Brazilian Amazon. *Regional Environmental Change*, 16(8), 2485–2490. <https://doi.org/10.1007/s10113-016-1067-3>
- Villareal, H., Alvarez, S. J., Cordoba, F., Escobar, G., Fagua, F., Gast, H., ... Umaña, A. (2006). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*, pp. 1–236. Retrieved from <http://www.sib.gov.ar/archivos/IAVH-00288.pdf>
- Villota, J., Delgado-Bermeo, G., Ruiz, A., García-Villalba, J., & Ramírez-Chaves, H. (2022). Actualización de la distribución e historia natural de *Plecturocebus caquetensis* (Mammalia: Pitheciidae) en Colombia. *Biota Colombiana*, 23(1), e1007. <https://doi.org/10.21068/2539200X.1007>
- Wallace, R. B., & Painter, R. L. (2002). Phenological patterns in a southern Amazonian tropical forest: Implications for sustainable management. *Forest Ecology and Management*, 160(1–3), 19–33. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00723-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00723-4)
- Warner, M. D. (2002). Assessing habitat utilization by neotropical primates: A new approach. *Primates*, 43(1), 59–71. <https://doi.org/10.1007/BF02629577>
- Wiens, J. A. (1976). Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7(1), 81–120.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.07.110176.000501>
- Williamson, E. A., & Feistner, A. T. C. (2003). Habituating primates : processes , techniques , variables and ethics. In *Field and laboratory methods in Primatology: A practical guide* (pp. 25–39).