

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v73i1.58401>

## Densidad, tamaño y composición de grupos de monos congo, *Alouatta palliata* (Atelidae) y cara blanca, *Cebus imitator* (Cebidae) en bosque seco y áreas de dosel reducido, Costa Rica

Victoria Martínez de Zorzi<sup>1,2\*</sup>;  <https://orcid.org/0009-0000-4143-9851>

Sebastián Tobar<sup>3</sup>;  <https://orcid.org/0009-0007-1169-1600>

Francisco Albergoli<sup>1</sup>;  <https://orcid.org/0009-0002-7125-6735>

1. Instituto de Biología Subtropical (IBS), Universidad Nacional de Misiones y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (UNAM-CONICET-Argentina), Misiones, Argentina; [vickimartinezdezorzi@gmail.com](mailto:vickimartinezdezorzi@gmail.com) (\*Correspondencia), [franciscoalbergoli@gmail.com](mailto:franciscoalbergoli@gmail.com)
2. Neotropical Primate Conservation, Argentina.
3. Fundación Charles Darwin - Galápagos, Ecuador; [sebastobar2212@gmail.com](mailto:sebastobar2212@gmail.com)

Recibido 21-I-2023. Corregido 10-X-2024. Aceptado 09-I-2025.

### ABSTRACT

**Density, size and composition of howler monkeys, *Alouatta palliata* (Atelidae) and white-faced monkeys, *Cebus imitator* (Cebidae) in dry forest and reduced canopy areas, Costa Rica**

**Introduction:** The size, density, and composition of primate social groups are essential for understanding group dynamics and determining population management plans for primate conservation.

**Objective:** To determine the size, density, and composition of howler monkeys (*Alouatta palliata*) and white-faced monkey (*Cebus imitator*) groups in dry forest environments and areas of reduced canopy in Palo Verde National Park, Costa Rica. Understanding how these species respond to different environments has important implications for conservation and reforestation efforts.

**Methods:** Field sampling was carried out during February 2023 during the peak hours of primate activity (6:00-12:00 and 14:00-18:00). The individuals of both primate species were counted, recognizing the groups found in both types of environments (dry forest and reduced canopy areas).

**Results:** Howler monkey group sizes were significantly larger in dry forests and at a higher percent of canopy cover. As for white-faced monkeys, a higher density was recorded in dry forests compared to the last census in 1987.

**Conclusion:** Greater availability of resources (abundance of food and shelter sites) in closed environments favors the presence of a greater number of howler monkeys. Our analyses show that group size in this primate species depends on the type of environment. This study highlights the importance of long-term monitoring and studies of these parameters in wild primate groups.

**Key words:** conservation; management; primates, survey; Platyrrhini.

### RESUMEN

**Introducción:** El tamaño, la densidad y composición de grupos de primates, son esenciales para comprender la dinámica de su agrupación y determinar planes de manejo de poblaciones para la conservación de primates.

**Objetivo:** Determinar el tamaño, densidad y composición de los grupos de monos congo (*Alouatta palliata*) y cara blanca (*Cebus imitator*), en el bosque seco y áreas de dosel reducido en el Parque Nacional Palo Verde,



Costa Rica. Comprender cómo responden estas especies a diferentes ambientes presenta implicancias importantes para los esfuerzos de conservación y reforestación.

**Métodos:** El muestreo de campo se realizó durante febrero de 2023 en las horas pico de actividad de los primates (6:00-12:00 y 14:00-18:00). Se realizó el conteo de los individuos en grupos de ambas especies de monos, reconociendo los grupos encontrados en ambos tipos de ambiente (bosque seco y áreas de dosel reducido).

**Resultados:** El tamaño de los grupos de monos congo fue significativamente mayor en bosque seco y con mayor porcentaje de cobertura de dosel. En cuanto a los monos cara blanca, se registró una mayor densidad en bosque seco con respecto al último censo en 1987.

**Conclusión:** La mayor disponibilidad de recursos (abundancia de alimentos y sitios de refugio) en ambientes cerrados favorece la presencia de una mayor cantidad de individuos de monos congo. Nuestros análisis muestran que el tamaño del grupo en esta especie de primates depende del tipo de ambiente. Este estudio resalta la importancia de realizar monitoreos y estudios a largo plazo de estos parámetros en grupos silvestres de primates.

**Palabras clave:** conservación; manejo; primates; relevamiento; *Platyrrhini*.

## INTRODUCCIÓN

El tamaño del grupo se considera uno de los factores más importantes que modulan el comportamiento y la aptitud individual. Cuando el tamaño del grupo aumenta, los individuos pueden beneficiarse de mayor éxito en competencias intergrupales sobre el acceso a los recursos alimentarios y reducción de la presión de depredación (Chapman & Chapman, 2000). A su vez, los factores ecológicos son principalmente los promotores del tamaño y la composición de los grupos de primates (Chapman & Peres, 2001), los cuales incluyen la disponibilidad de recursos alimenticios, la calidad del hábitat, la competencia intraespecífica y la presión de depredadores. Numerosos estudios han demostrado cómo la calidad del hábitat influye en los patrones de agrupación y el uso del territorio en primates no humanos (Tinsley-Johnson et al., 2020), y cómo la dinámica en grupos de primates puede estar relacionada con la disponibilidad de alimentos y la estructura del hábitat (Campos et al., 2014).

Los primates son actualmente de gran interés para la conservación no solo debido a su potencial rol para el funcionamiento de los ecosistemas (Vargas et al., 2014), sino también porque la mitad de las especies de primates del mundo se encuentran en problemas por una variedad de razones (Chapman & Peres, 2001). Entre ellos se encuentran los capuchinos de cara blanca (*Cebus imitador*) y los monos Congo (*Alouatta palliata*), los

cuales habitan los bosques secos tropicales de América Central (Sorensen & Fedigan, 2000). Estas especies se encuentran categorizadas como “vulnerables” por la IUCN debido principalmente por la pérdida y fragmentación del hábitat por la expansión de la frontera agrícola y por la urbanización. Aunque la caza y el tráfico ilegal de mascotas son una amenaza importante, la continua devastación a escala global de los bosques tropicales (Mittermeier, 1988) y sus implicancias asociadas y generalizada en la mayoría de los primates (Chapman & Peres, 2001) subrayan la necesidad de comprender sus requisitos de hábitat, limitaciones y flexibilidades clave para su conservación (Brooks et al., 2006).

*Cebus* spp. vive en grupos polígamos multimacho-multihembra, donde el número de hembras excede al de machos (Robinson & Janson, 1987), conformados por individuos de diversas edades y de dieta frugívora-omnívora (DePasquale et al., 2023). En cambio, los grupos de *Alouatta* spp., normalmente una estructura de tipo unimacho o multimacho, con unidades sociales estables a lo largo del tiempo, exceptuando los momentos en que se producen la transferencia de individuo (Dias-Duarte & Rodríguez-Luna, 2003; Glander, 1992). Esta especie presenta una dietafolívoro-frugívora, lo que lo hace susceptible para su supervivencia ante las condiciones actuales de destrucción de sus hábitats (Asensio et al., 2007; Canales-Espinosa, 1994; Garber et al., 2015).

Estudios anteriores realizados en el Parque Nacional Palo Verde de Costa Rica han encontrado una menor densidad de monos congo (*A. palliata*) y monos capuchino cara blanca (*C. imitator*) en áreas con dosel reducido (i.e. áreas de sabana y pastizales) (*A. palliata*: 32.7 ind/km<sup>2</sup>; *C. imitator*: 5.88 ind/km<sup>2</sup>) y una mayor densidad en bosque seco (*A. palliata*: 92 ind/km<sup>2</sup>; *C. imitator*: 21.28 ind/km<sup>2</sup>) debido a la mayor disponibilidad de recursos en este tipo de ambiente, principalmente por la presencia de sitios de refugio y abundancia de alimento (Massey, 1987). Además, en las últimas décadas, se ha observado que se presentó una gran mortalidad debido a una baja disponibilidad de alimentos ocasionada por un periodo de lluvias particularmente intenso en el Parque Nacional de Corcovado de Costa Rica (Friends of the Osa, 2006), lo que podría haber reducido significativamente la población de monos cara blanca (Dirzo et al., 2006).

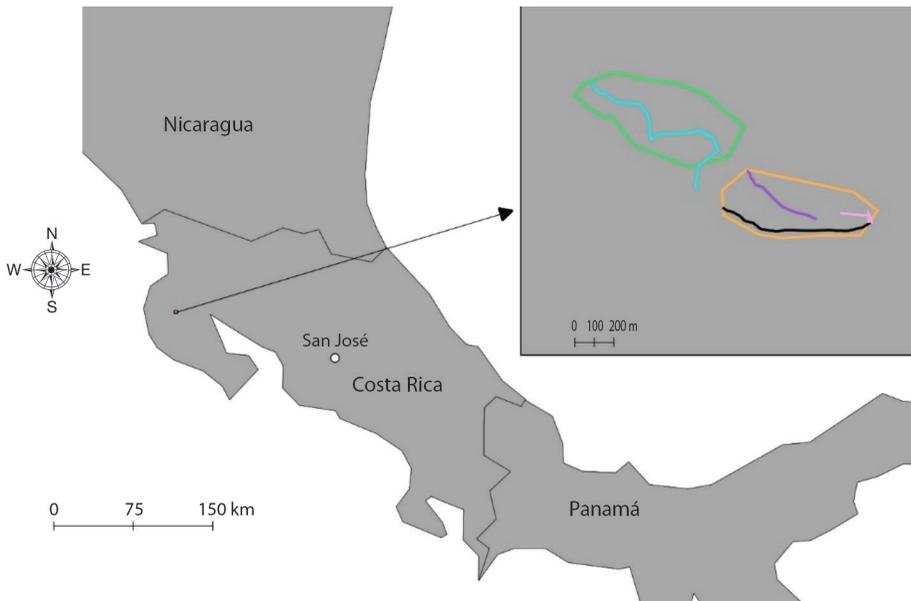
Los bosques secos abarcan el 42 % de las regiones de bosque tropical con un alto número de especies endémicas y numerosos servicios, siendo importantes ecosistemas para la conservación de la biodiversidad (Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019). Sin embargo, solo el 2 % los bosques secos tropicales en todo el mundo permanecen intactos y el 8 % se encuentran protegidos legalmente y poco estudiados (Buzzard et al., 2016; Dexter et al., 2018; Wright, 2005). Por ejemplo, más del 90 % de los bosques secos tropicales en América del Norte y Central son vulnerables a la acción antropogénica. (Miles et al., 2006) y se encuentran afectados por los actuales cambios climáticos como sequías extremas e incendios forestales. A pesar de las advertencias sobre la vulnerabilidad de estos bosques, algunas especies muestran un comportamiento de adaptación a nuevos hábitats, mientras que otros se ven empujados al borde de la extinción. Comprender cómo responden las diferentes especies a las perturbaciones antropogénicas presentan implicancias importantes para los esfuerzos de conservación y reforestación (Tinsley-Johnson et al., 2020).

La estimación de la densidad y el tamaño y composición de los grupos, determinada mediante estudios de campo, proporcionan información fundamental sobre el estado de las poblaciones silvestres y su capacidad de sobrevivir a largo plazo (Wilson et al., 2011; Yoccoz et al., 2001). La densidad de primates es un indicador la calidad del hábitat, proporcionando información sobre la disponibilidad de recursos (alimento, refugio, espacio, etc.) (Palacios & Peres, 2005). La composición del grupo, en términos de edades y sexos, influye el fitness y en la diversidad genética. Grupos con pocos individuos reproductivos o con una estructura de edad desequilibrada pueden tener menor éxito reproductivo y viabilidad a largo plazo (Oklander et al., 2010). Además, tamaño de grupos más pequeños pueden tener menor capacidad de supervivencia en ambientes con escasez de recursos debido a su menor capacidad para defenderse y competir por los recursos limitados (Isbell, 1991; Isbell, 1994; Isbell & Young, 1993). Por estas razones, conocer estos parámetros proporciona datos a las agencias ambientales y políticas con el fin de contribuir a los planes de manejo de poblaciones de primates (Ganzhorn et al., 1996; Martínez de Zorzi et al., 2024).

El objetivo específico de este estudio propone la oportunidad de identificar los grupos silvestres de *Alouatta palliata* y *Cebus imitator* y determinar parámetros clave para comprender el estado de sus poblaciones, tales como el tamaño y densidad y composición en ambientes de bosque seco y áreas de dosel reducido en el Parque Nacional Palo Verde de Costa Rica. Esperamos que los parámetros poblacionales medidos estén relacionados a la cobertura del dosel, lo cual se refleje en las diferencias entre los hábitats estudiados.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio:** Este estudio se realizó en el Parque Nacional Palo Verde de Costa Rica (10°23'50"N & 85°19'2"W). La vegetación de Palo Verde es un compuesto de bosques secos tropicales caducifolios (BS), intercalados



**Fig. 1.** Mapa de muestreo de las áreas relevadas. Polígono color naranja (~23 ha): Área relevada de los grupos de monos congo y cara blanca en ambientes de dosel reducido (DR). Polígono color verde (~23 ha): Área relevada de los grupos de ambas especies en áreas de bosque seco (BS). Las líneas representan los senderos utilizados durante el muestreo para el avistamiento de los grupos: en rosa, sendero aledaño a las cabañas; en violeta, sendero pizote; en blanco, sendero paralelo al humedal; en celeste, sendero guayacan. / **Fig. 1.** Sampling map of the surveyed areas. Orange polygon (~23 ha): Surveyed area of mantled howler monkey and white-faced capuchin groups in reduced canopy environments (DR). Green polygon (~23 ha): Surveyed area of both species groups in dry forest areas (DF). The lines represent the trails used during the sampling for observing the groups: in pink, the trail near the cabins; in purple, the pizote trail; in white, the trail parallel to the wetland; in light blue, the guayacan trail.

con áreas de dosel reducido (DR) el cual presenta crecimiento secundario con praderas de pastoreo y pantanos estacionales (Fig. 1). Dentro del bosque seco, los árboles varían en altura, alcanzando los 20-25 m y la elevación de aproximadamente 3 m (Trama, 2005). La estación recibe un promedio de 1 500 mm de precipitación anual con una media de 15 mm de precipitación mensual durante la estación seca (noviembre-mayo).

**Relevamiento de grupos:** El muestreo a campo se realizó durante febrero de 2023, 26 días en total en las horas pico de actividad de los primates (6:00-12:00 h y 14:00-18:00 h), manteniendo solamente el contacto visual, y sin interferir con el comportamiento animal utilizando las recomendaciones de muestreos a campo establecidos IPS y ASP (International Primatological Society, 2015). Los individuos

ya estaban acostumbrados a la presencia humana debido al turismo en la zona. El muestreo se realizó utilizando el método de conteos en transectos fijos (Buckland et al., 2008; Massey, 1987) contando el número de los individuos contenidos grupos de ambas especies de primates en los senderos ubicados en las cabañas de la Estación Biológica, sendero paralelo al humedal y sendero pizote (área de dosel reducido) y el sendero guayacán (bosque seco). El muestreo no se realizó en días lluviosos debido a la reducción de la actividad de los monos. Cada uno de los senderos se realizó sólo una vez al día con la ayuda de cuatro asistentes de campo, a velocidad constante (1.25 km/h). Se registró la hora de inicio y finalización de cada caminata en cada uno de los senderos (Massey, 1987). Para cada grupo observado, registramos el momento del encuentro, la georeferencia a partir del GPS Garmin 12 y el número total

de individuos observados (Plumptre & Cox, 2006). Para calcular el tamaño del grupo se tomó la media del número de individuos censados en cada uno de los encuentros (Burgoa & Pacheco, 2008).

**Cobertura del dosel:** En primer lugar, los tipos de hábitats (BS y DR) fueron evaluados en primer lugar mediante estimaciones visuales de cobertura de dosel en el campo, complementadas con imágenes satelitales para clasificar las áreas en función de la densidad arbórea (cerrada para BS y abierta para DR). Luego, e determinó el porcentaje de cobertura del dosel debajo de las ramas de cada uno de los árboles donde se encontraban los individuos del grupo utilizando un densímetro cóncavo, registrando las intersecciones del dosel con los cuadrantes del instrumento. El porcentaje de cobertura se estimó como la proporción de puntos donde el dosel estaba presente en relación con el total de puntos observados en el densímetro (Jennings et al., 1999). Para probar si el bosque seco favorece el establecimiento de estos primates, se llevó a cabo seguimientos grupales por dentro y fuera de los senderos para georreferenciar ubicaciones GPS (Garmin 12) y determinar así sus áreas de alcance, asegurando cobertura equivalente aproximadamente de (23 ha) durante en relevamiento en ambos ambientes.

**Densidad:** Para determinar el área de alcance de cada grupo recopilamos los puntos GPS registrados durante el relevamiento de campo de los diferentes grupos (Dillon & Kelly, 2008). Las ubicaciones GPS registradas se analizaron utilizando imágenes satelitales en ArcGIS 10.3.1 (ESRI, 2018). Para estimar la densidad, el número de individuos en cada grupo se dividió por el área de alcance estimada. a partir del método de mínimo polígono convexo del 100 % (MPC) (Dillon & Kelly, 2008; Martínez de Zorzi et al., 2024).

**Tamaño del grupo:** Para definir el tamaño del grupo, se tomó el promedio del número de individuos censados en cada uno de los encuentros (Burgoa & Pacheco, 2008).

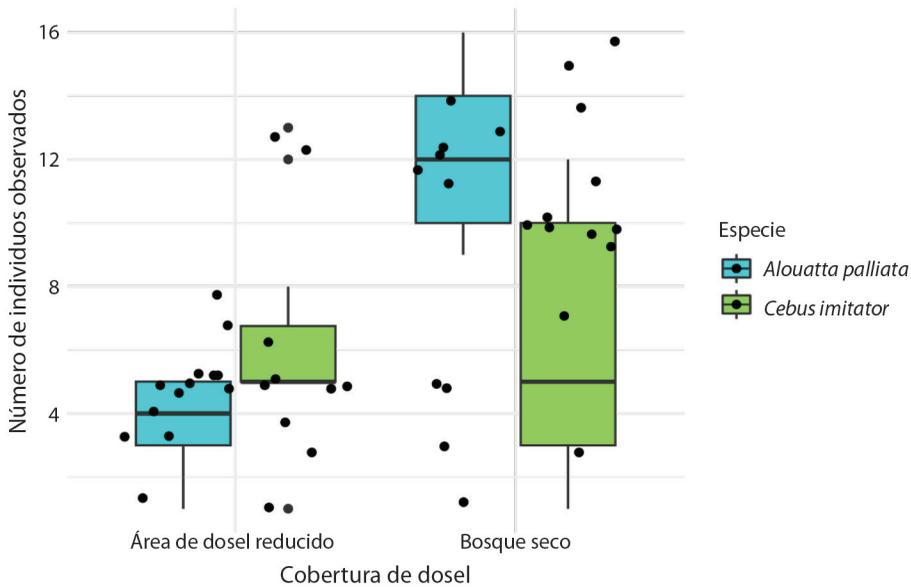
**Composición de los grupos:** Se basó a partir de observaciones directas de los animales usando binoculares Vortex 42 x 10. El género se determinó mediante la observación de genitales (Fragaszy et al., 2004). En cuanto a la edad dentro del grupo, los individuos se clasificaron como cría (recién nacido), juveniles según su tamaño (Fragaszy et al., 2004; Massey, 1987; Mittermeier & Coimbra-Filho, 1981) y machos adultos por la presencia de un saco escrotal (Printes et al., 2010). Se registró también la condición climática, registro de vocalización de los grupos, el observador, hora y finalización del avistaje (Massey, 1987; Plumptre & Cox, 2006).

**Análisis estadísticos:** Rara evaluar si el tamaño de los grupos de ambas especies depende del ambiente y del porcentaje de cobertura del dosel, se realizó una prueba de normalidad y de homogeneidad de varianzas. Cuando los análisis de datos presentaban normalidad y heterogeneidad de varianzas se llevó a cabo un ANOVA y una prueba Kruskal Wallis para los casos en el cual estas condiciones no se cumplieron. Asimismo, se realizaron regresiones lineales para evaluar la relación que existe entre el número de individuos observados y la cobertura del dosel. Todos los análisis se realizaron en R versión 4.0.3 (R Core Team, 2022).

## RESULTADOS

Completamos un total de 117.2 horas de caminatas en el bosque seco (BS) y 132.3 horas en área de dosel reducido (DR). La longitud total caminada fue de 49.5 km (2.4 km/día,  $n = 26$  días) en el bosque seco y de 40.8 km (1.9 km/día,  $n = 21$  días) en área de dosel reducido respectivamente.

**Relación tamaño de grupos y cobertura del dosel:** *A. palliata* presentó un tamaño significativamente mayor en los bosques secos que en el área de dosel reducido ( $n = 23$ ,  $p < 0.0001$ ). En el caso de *C. imitator* los tamaños de grupo no presentaron diferencias significativas entre



**Fig. 2.** Número de individuos observados por grupo para las especies de primates *A. palliata* y *C. imitator* en bosque y área de dosel reducido en el Parque Nacional Palo Verde. / **Fig. 2.** Number of individuals observed per group for the primate species *A. palliata* and *C. imitator* in forest and reduced canopy area in Palo Verde National Park.

los distintos ambientes ( $n = 23$ ,  $p < 0.97$ ) (Fig. 2).

Además, en la especie *A. palliata* los resultados indican una relación lineal positiva y significativa donde el tamaño de grupo depende del porcentaje de cobertura del dosel ( $R^2 = 0.91$ ,  $p \leq 0.0001$ ). Sin embargo, no se encontró una relación lineal significativa en *C. imitator*, donde el tamaño de grupo dependa del porcentaje de cobertura del dosel ( $R^2 = 0.043$ ,  $p \leq 0.77$ ) (Fig. 3).

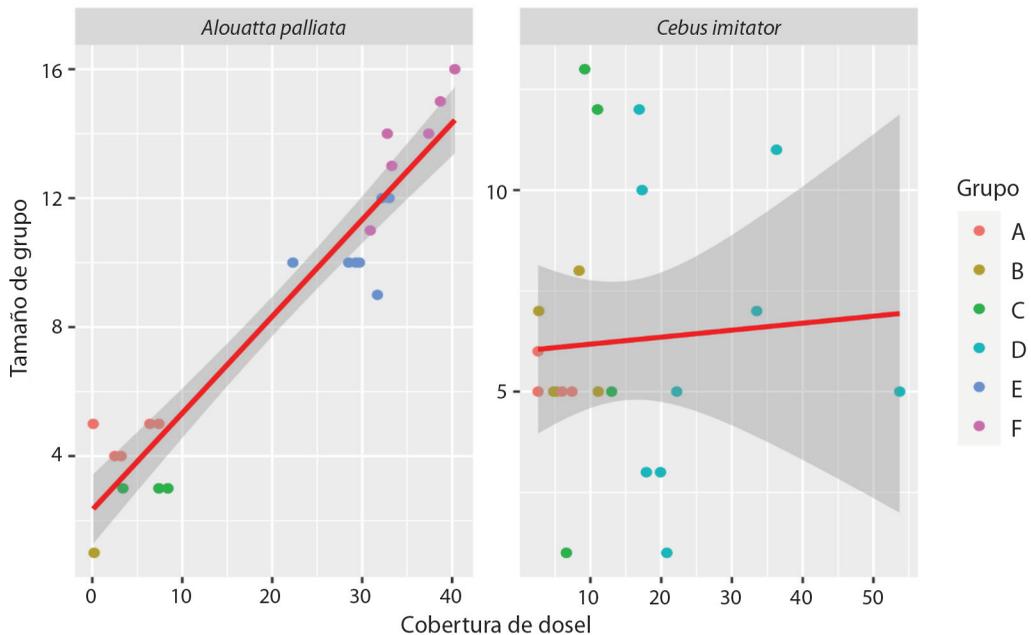
**Tamaño, composición de los grupos y densidad de *A. Palliata*:** Encontramos dos

grupos de *A. palliata* tanto en el bosque seco como para el ambiente de áreas de dosel reducido. El tamaño del grupo en el bosque seco fue de 9-16 y de 3-5 individuos en el área de dosel reducido. Los grupos contenidos en el bosque seco se encuentran comprendidos principalmente por 1 macho adulto, 1-2 machos sub-adultos, 3-5 hembras adultas, 4-6 juveniles y 1-3 crías. En cuanto al áreas de dosel reducido, los grupos de *A. palliata* de tamaño más reducido presentaron 1 macho adulto, 1-2 hembras adultas 1-2 juveniles y una cría. Se registró además la presencia de un único macho adulto solitario en el área de dosel reducido (Tabla 1). La densidad

**Tabla 1**

Tamaño y composición de grupos de *A. palliata* y *C. imitator* en Bosque seco (BS) y áreas de dosel reducido (DR). / **Table 1.** Size and composition of groups of *A. palliata* and *C. imitator* in Dry Forest (DF) and areas of reduced dorsal (DR).

Especie	Ambiente	Tamaño de grupo	Macho adultos	Machos sub-adultos	Hembras adultas	Juveniles	Crías
<i>A. Palliata</i>	BS	9-16	1	1-2	3-5	4-6	1-3
	DR	3-5	1	-	1-2	1-2	1
<i>C. imitator</i>	BS	5-16	2-3	1	2-3	7	2
	DR	5-13	1	-	2-3	1-4	2-4



**Fig. 3.** Gráfica de regresión lineal entre tamaño del grupo de *Alouatta palliata* y *Cebus imitator* y porcentaje de cobertura del dosel. / **Fig. 3.** Linear regression graph between group size of *Alouatta palliata* and *Cebus imitator* and canopy cover percentage.

para esta especie registrada fue de 117.39 individuos/km<sup>2</sup> en el bosque seco y 39.13 individuos/km<sup>2</sup> en el área de dosel reducido.

**Tamaño, composición de los grupos y densidad de *C. imitator*:** Se encontró un único grupo de *C. imitator* en el bosque seco y tres grupos para el área de dosel reducido conformados entre 5-13 individuos. En el área de dosel reducido se registró la presencia de un grupo conformado únicamente por hembras lactantes y crías (5-6 individuos). En este ambiente, se vieron grupos reducidos de *C. imitator* que se encontraban integrados principalmente por 1 macho adulto, 2-3 hembras adultas lactantes, 1-4 juveniles y 2-4 crías. En cambio, el bosque seco esta especie presentó un mayor tamaño de grupo multimacho-multihembra e integrado en su mayoría por juveniles (Tabla 1). La densidad para *C. imitator* fue de 52.17 individuos/km<sup>2</sup> en el bosque seco y 113.04 individuos/km<sup>2</sup> en el área de dosel reducido.

## DISCUSIÓN

Nuestros análisis evidenciaron que el tamaño de los grupos de monos congo depende del porcentaje de cobertura del dosel, promoviendo grupos con mayor cantidad de individuos en ambientes de bosque seco. Por lo tanto, este estudio evidencia que la especie de *A. palliata* es sensible a cambios en la estructura del paisaje. El hábitat de en los primates debe mantener condiciones esenciales en términos de cobertura forestal, alimento, agua, refugio, entre otros (Azofeifa-Rojas, 2002). De este modo, los bosques secos presentes en el Parque Nacional Palo Verde proveen una mayor cantidad de recursos (abundancia de alimentos y sitios de refugio), favoreciendo la concentración de esta especie en este hábitat. Estos resultados pueden ser diferentes en otros ambientes o entornos ya que nuestro estudio solo se limitó a este sitio de estudio. Por ejemplo, la densidad de *A. palliata* en bosque seco registrada fue semejante



a la detectada por Bolt et al. (2022) en bosques fragmentados (109 individuos/km<sup>2</sup>). Otros estudios realizados en la Estación Biológica La Suerte en Costa Rica por Pruetz & Leason, (2002) han demostrado que las densidades de esta especie de primate puede ser variables con bosques distintos grados de fragmentación de hábitat, alcanzando individuos de hasta 150 individuos/km<sup>2</sup> en parches pequeños aislados (menores a 15 ha). Estos hallazgos demuestran la persistencia de la especie a los cambios de uso del suelo y fragmentación de hábitat. Aunque *A. palliata* sobrevive en fragmentos boscosos aislados estudios realizados de viabilidad de poblaciones por Rodríguez- Matamoros et al. (2012) han demostrado que, si se incorporan factores como depresión por endogamia o catástrofes, las pequeñas poblaciones fragmentadas de esta especie se vuelven inestables y aumenta el riesgo de que desaparezcan.

La especie *C. imitator* presenta una flexibilidad dietética que permite a la especie beneficiarse de otras fuentes de alimento de un hábitat más abiertos/antropógenos (Tinsley-Johnson et al., 2020). Este estudio demuestra también que esta especie de primate es más adaptable a diferentes tipos de cambiante al no presentar diferencias significativas de los tamaños de grupos en los distintos ambientes. La densidad encontrada en este estudio en las áreas de cobertura de dosel reducido es normal y estable, ya que densidades registradas en los últimos años en Costa Rica para esta especie es de 5 a 62 individuos/km<sup>2</sup> (Gomez-Romero, 2020; Tinsley-Johnson et al., 2020; Vallejo & Boada, 2018). Por otro lado, nuestro relevamiento registró que los grupos de *C. imitator* de las áreas de dosel reducido se encontraban compuestos principalmente hembras adultas lactantes. Esto se debe a que, en condiciones de lactancia, las hembras adultas con sus crías tienden a formar pequeños subgrupos con otras hembras lactantes (Baden et al., 2016) debido a los altos costos de alimentación por competencia intraespecífica que pueden presentar este tipo de ambiente de recursos limitantes (Van Belle & Estrada, 2008).

En cuanto a la densidad total abarcando ambas áreas relevadas, hemos registrado en *A. palliata* una densidad aproximadamente semejante a la relevada en el último censo del año 1987 por Massey (1987: 69 individuos/km<sup>2</sup>; 2023: 78.26 individuos/km<sup>2</sup>). Para *C. imitator*, la densidad total registrada en este relevamiento fue casi cuatro veces mayor en comparación al último censo (1987: 15 individuos/km<sup>2</sup>; 2023: 82.61 individuos/km<sup>2</sup>), lo que indica una tendencia de su demografía positiva en un tiempo de 35 años. El esfuerzo de muestreo promedio fue de aproximadamente de 99.3 km de longitud caminada y de 108.5 horas censadas utilizados en ambos estudios (1987: 108 km de longitud caminada y 93 horas censadas; 2023: 90.6 km de longitud caminada y 124.7 horas censadas). Este crecimiento podría atribuirse a la implementación de medidas de conservación, como la supresión de incendios, favoreciendo a la regeneración del hábitat, y afectando así la dinámica poblacional de *C. imitator* durante un período de 45 años después de la eliminación de la mayoría de las perturbaciones humanas a través de la fundación del Parque Nacional Palo Verde. Este fenómeno de crecimiento poblacional en *C. imitator* también se evidencio en los bosques secos del Parque Nacional Santa Rosa, luego de haberse establecido como área de conservación (Campos et al., 2015). Por lo tanto, a reforestación y la protección legal dentro de áreas de conservación podrían causar que estas poblaciones se estabilicen y crezcan dada la disminución de amenazas (Freese, 1976). Otros factores climáticos, como la variabilidad de precipitaciones y fenómenos de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) podrían a su vez afectar la disponibilidad de los recursos y promover el crecimiento poblacional de la especie en este intervalo de tiempo (Campos et al., 2015). A pesar de que estas especies presentan un rol crucial en dispersión de semillas y mantenimiento de la estructura del bosque (Ramos-Obregón 2007), podría ser controversial para la conservación de otras especies de interés en el Parque Nacional debido a la depredación de esta especie de primate omnívoro (huevos de aves, reptiles,

murciélagos, artrópodos, etc.) (Martínez de Zorzi, 2024; obs. Pers.). Este estudio resalta la importancia de realizar monitoreo y estudios a largo plazo de estos parámetros de densidad en grupos silvestres de primates, además de poner en evidencia que los bosques secos del Parque Nacional de Palo Verde proveen sitios de refugio de y de disponibilidad de recursos para la conservación de estas especies.

Los rápidos cambios espacio-temporales en la abundancia y distribución de alimento en el hábitat han sido citados como las fuerzas inmediatas que obligan a los grupos a modificar sus áreas de distribución (Pinacho-Guendulain, 2010). Este estudio fue realizado en época seca, por lo que la abundancia de alimento durante el periodo seco podría también estar modulando los patrones de agrupación para esta especie. Por ejemplo, se ha encontrado en la provincia de Guanacaste que en los meses más secos cuando más de 80 % de los árboles del bosque tropical seco se encuentran sin hojas, *A. palliata* se alimentan de las hojas disponibles de especies siempreverdes como el guarumo (*Cecropia peltata*) y el espavel (*Anacardium excelsum*). Por otra parte, otros factores estocásticos podrían afectarla abundancia de *A. palliata* y *C. imitator* como depresión por endogamia, caza, epidemias, incendios forestales, catástrofes o pérdida de hábitat, provocando una reducción en el tamaño de los grupos (Tokuda et al., 2018) y aumentando el riesgo de que desaparezcan (Rodríguez-Matamoros et al., 2012). Es por ello que recomendamos darles seguimiento a las poblaciones de ambas especies y tener un manejo de su hábitat para disminuir los efectos negativos de diferentes eventos estocásticos.

A pesar de las flexibilidades adaptativas que presentan *A. palliata* y *C. imitator* en su alimentación e incluso en hábitats severamente perturbados (Chaves et al., 2023; Clarcke et al., 2002; Tinsley-Johnson et al., 2020), estas especies están amenazadas principalmente por la fragmentación de hábitat y el crecimiento urbanístico (IUCN, 2015). En sitios aledaños al Parque Nacional Palo Verde, es posible encontrar en Guanacaste grupos de individuos

en parches muy pequeños de bosque con escasa o nula conectividad a áreas boscosas (Román et al., 2021). Las principales consecuencias derivadas de la discontinuidad de la cobertura forestal son las exposiciones de estos primates a otros tipos de amenazas como el ataque por parte de perros, atropellos en carreteras y electrocuciones (Rojas & Gregory, 2022; Román et al., 2021). Cuando los grupos de monos encuentran tendidos eléctricos como única alternativa de desplazamiento aéreo en sus rutas, utilizan esta vía para movilizarse, por lo que ha generado que los eventos electrocución sean frecuentes en la región (Echandi-Herrera, 2018; Rojas, 2021). Además, a nivel nacional y muy especialmente en zonas rurales de alto flujo y crecimiento turístico, es de esperar que la problemática de las electrocuciones esté incrementando y requiera de un análisis preventivo inmediato (Azofeifa-Rojas, 2022). Esta expansión urbanística, genera a su vez, atropello de los individuos en carreteras siendo una causa antropogénica directa de mortalidad (Artavia et al., 2015). En cuanto a las medidas técnicas clave para solventar la problemática, se ha demostrado que los puentes de dosel contribuyen al crecimiento de la población de monos aulladores a través de la disminución de las muertes y un acceso más seguro a los recursos de alimentación y a búsqueda de parejas (Rojas & Gregory, 2022).

Por estas razones, concluimos que no solo la creación, gestión y manejo adaptativo de áreas protegidas, como el Parque Nacional Palo Verde, son medidas suficientes para la conservación de estas especies. Es imprescindible implementar otras estrategias de mitigación de la fragmentación de hábitats y mejora de la conectividad para la fauna silvestre. Entre ellas, destacan la poda preventiva y constante de ramas cercanas a cables eléctricos y no eléctricos (como líneas telefónicas y de cable), el aislamiento de líneas eléctricas y transformadores en zonas de alto tránsito de fauna, y la instalación de pasos aéreos que faciliten un desplazamiento seguro y eficiente de los grupos (Román et al., 2021). Para ello, es fundamental la participación activa de las comunidades,



así como de técnicos e investigadores para la identificación y priorización de sitios críticos a intervenir.

**Declaración de ética:** los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Organización para Estudios Tropicales por brindarnos todas las facilidades e infraestructura para realizar nuestro estudio en la Estación Biológica Palo Verde. A los profesores Fede Chinchilla, Laura Riba, Natalie Sánchez, Alejandra Enrique Pérez, Jennifer Powers, Luis Santiago-Rosario, William Eberhard, William Wcislo por el acompañamiento durante el desarrollo de este proyecto. Nuestros queridos amigos latinoamericanos Christopher Jimenéz Orozco, Nicole Espinoza Espinoza, Julia Paulucci, Quimey Rocío Gómez, Damián Villaseñor Amador, Angie Murcia, Daniel Mesa Mesa, Roberto Suárez Hernández, Francisca Zamora-Cornejo por apoyarnos en los conteos de los individuos. A nuestras amigas, Valia Herrera Alva, Gabriela Valencia and Karla Rodríguez-Candanedo por congelar en hermosas fotografías los momentos debajo de los grupos para poder identificar los individuos.

## REFERENCIAS

- Artavia, A., Jiménez, M., Martínez-Salinas, A., Pomareda, E., Araya-Gamboa, D., & Arévalo-Huezo, E. (2015). Registro de mamíferos silvestres en la sección de la ampliación de la Ruta 32, Limón, Costa Rica. *Brenesia*, 83–84, 37–46.
- Asensio, N., Cristobal-Azkarate, J., Dias, P. A. D., Vea, J. J., & Rodríguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica*, 78(3), 141–153. <https://doi.org/10.1159/000099136>
- Azofeifa-Rojas, I. (2022). *Evaluación del hábitat, comportamiento y riesgo de las tropas de monos congo (Alouatta palliata) en búsqueda de la sostenibilidad con fines turísticos, en Playa Hermosa, Guanacaste* [Tesis de maestría, Universidad de Costa Rica]. Repositorio Kérwá. <https://hdl.handle.net/10669/86432>
- Baden, A. L., Webster, T. H., & Kamilar, J. M. (2016). Resource seasonality and reproduction predict fission–fusion dynamics in black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*). *American Journal of Primatology*, 78(2), 256–279. <https://doi.org/10.1002/ajp.22507>
- Bolt, L. M., Hadley, C. M., & Schreier, A. L. (2022). Crowded in a fragment: High population density of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) in an anthropogenically-disturbed Costa Rican rainforest. *Primate Conservation*, (36), 1–9.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Da Fonseca, G. A. B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., Mittermeier, C. G., Pilgrim, J. D., & Rodrigues, A. S. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313(5783), 58–61. <http://doi.org/10.1126/science.1127609>
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., & Laake, J. L. (2008). *Advanced Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Oxford University Press.
- Burgoa, N., & Pacheco, L. F. (2008). Densidad de población y uso de hábitat de *Cebus libidinosus* (Primates, Cebidae) en un bosque yungueño de Bolivia. *Mastozoología Neotropical*, 15(2), 273–283.
- Buzzard, V., Hulshof, C. M., Birt, T., Violle, C., & Enquist, B. J. (2016). Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology*, 30(6), 1006–1013. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12579>
- Campos, F. A., Bergstrom, M. L., Childers, A., Hogan, J. D., Jack, K. M., Melin, A. D., Mosdossy, K. N., Myers, M. S., Parr, N. A., Sargeant, E., Schoof, V. A. M., & Fedigan, L. M. (2014). Drivers of home range characteristics across spatiotemporal scales in a Neotropical primate, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, 91, 93–109. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.03.007>
- Campos, F. A., Jack, K. M., & Fedigan, L. M. (2015). Climate oscillations and conservation measures regulate white-faced capuchin population growth and demography in a regenerating tropical dry forest in Costa Rica. *Biological Conservation*, 186, 204–213. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.03.017>

- Canales-Espinosa, D. (1994). Monos aulladores (*Alouatta palliata*). evaluación clínica de dos grupos capturados en hábitat fragmentado. *La Ciencia y el Hombre*, 18, 71–87.
- Chapman, C. A., & Chapman, L. J. (2000). Constraints on group size in red colobus and red-tailed guenons: Examining the generality of the ecological constraints model. *International Journal of Primatology*, 21, 565–585. <https://doi.org/10.1023/A:1005557002854>
- Chapman, C. A., & Peres, C. A. (2001). Primate conservation in the new millennium: The role of scientists. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 10(1), 16–33. [https://doi.org/10.1002/1520-6505\(2001\)10:1%3C16::AID-EVAN101010%3E3.0.CO;2-O](https://doi.org/10.1002/1520-6505(2001)10:1%3C16::AID-EVAN101010%3E3.0.CO;2-O)
- Chaves, Ó. M., Morales-Cerdas, V., Calderón-Quirós, J., Azofeifa-Rojas, I., Riba-Hernández, P., Solano-Rojas, D., Chaves-Cordero, C., Chacón-Madrigal, E., & Melin, A. D. (2023). Plant diversity in the diet of Costa Rican primates in contrasting habitats: A meta-analysis. *Diversity*, 15(5), 602. <https://doi.org/10.3390/d15050602>
- Clarke, M. R., Collins, D. A., & Zucker, E. L. (2002). Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 23, 365–381. <https://doi.org/10.1023/A:1013839713223>
- DePasquale, A. N., Poirier, A. C., Mah, M. A., Villalobos Suarez, C., Guadamuz, A., Cheves-Hernandez, S., Lopez-Navarro, R., Hogan, J. D., Rothman, J. M., Nevo, O., & Melin, A. D. (2023). Picking pithy plants: Pith selectivity by wild white-faced capuchin monkeys, *Cebus imitator*. *American Journal of Primatology*, e23549. <https://doi.org/10.1002/ajp.23549>
- Dexter, K. G., Pennington, R. T., Oliveira-Filho, A. T., Bueno, M. L., Silva de Miranda, P. L., & Neves, D. M. (2018). Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 104. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00104>
- Dias-Duarte, P. A., & Rodríguez-Luna, E. (2003). Estrategias conductuales entre los machos de un grupo de *Alouatta palliata* mexicana (Isla Agaltepec, Veracruz, México). *Neotropical Primates*, 11(3), 161–164.
- Dillon, A., & Kelly, M. J. (2008). Ocelot home range, overlap and density: Comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology*, 275(4), 391–398. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00452.x>
- Dirzo, R., Broadbent, E., Zambrano, A. M. A., Barquero, L. M., Zambrano, S. L. A., & Gil, C. A. Q. (2006). *Mono carablanca*. INOGO (Iniciativas Osa y Golfito).
- Echandi-Herrera, E. (2018). *Electrocución de monos Congos (Alouatta palliata) en playa Tamarindo y Langosta, Guanacaste: una propuesta para la corrección y mitigación de estos accidentes* [Tesis de doctorado no publicada]. Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- ESRI. (2018). *ArcGIS* [Computer software]. Environmental Systems Research Institute.
- Fragaszy, D., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., & de Oliveira, M. G. (2004). Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 64(4), 359–366. <https://doi.org/10.1002/ajp.20085>
- Freese, C. H. (1976). Censusing *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, and *Cebus capucinus* in the Costa Rican dry forest. In R. W. Thorington, & P. G. Heltne (Eds.), *Neotropical primates: field studies and conservation* (pp. 4–9). National Academy of Sciences.
- Friends of the Osa. (2006). *On monks and monkeys*. Friends of the Osa Newsletter.
- Ganzhorn, J. U., Langrand, O., Wright, P. C., O'Connor, S., Rakotosamimanana, B., Feistner, A. T. C., & Rumpler, Y. (1996). The state of lemur conservation in Madagascar. *Primate Conservation*, 17, 70–86.
- Garber, P. A., Righini, N., & Kowalewski, M. M. (2015). Evidence of alternative dietary syndromes and nutritional goals in the genus *Alouatta*. In M. M. Kowalewski, P. A. Garber, L. Cortés-Ortiz, B. Urbani, & D. Youlatos (Eds.), *Howler monkeys: Behavior, ecology, and conservation* (pp. 85–109). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4_4)
- Glander, K. E. (1992). Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology*, 13, 415–436. <https://doi.org/10.1007/BF02547826>
- Gomez-Romero, M. P. (2020). Dinámica poblacional y dieta del *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae), en el refugio de vida silvestre Barú, Puntarenas, Costa Rica. *Revista Ecología y Desarrollo Sostenible*, 1(1), 1–15.
- International Primatological Society. (2015). *Código de Recomendaciones para la Primatología de Campo* (E. Fernandez-Duque & M. A. Nally, Trans.). International Primatological Society (Trabajo original publicado en 2014).
- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2(2), 143–155. <https://doi.org/10.1093/beheco/2.2.143>
- Isbell, L. A. (1994). Predation on primates: Ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 3(2), 61–71. <https://doi.org/10.1002/evan.1360030207>
- Isbell, L. A., & Young, T. P. (1993). Social and ecological influences on activity budgets of vervet monkeys,



- and their implications for group living. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32, 377–385. <https://doi.org/10.1007/BF00168821>
- IUCN. (2015). *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.1*. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)
- Jennings, S. B., Brown, N. D., & Sheil, D. (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination: Canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 72(1), 59–74. <https://doi.org/10.1093/forestry/72.1.59>
- Martínez de Zorzi, V., Shanes, S., & Oklander, L. I. (2024). Fragmented forest affects the southern, black-horned capuchin (*Sapajus nigritus cucullatus*) in the Argentinian Atlantic Forest. *Primates*, 65, 125–133. <https://doi.org/10.1007/s10329-023-01114-4>
- Massey, A. (1987). A population survey of *Alouatta palliata*, *Cebus imitator* and *Ateles geoffroyi* at Palo Verde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 35(2), 345–347.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, L., Blyth, S., Kapos, V., & Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33(3), 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Mittermeier, R. A. (1988). Primate diversity and the tropical forest. In E. O. Willson (Ed.), *Biodiversity* (pp. 145–154). National Academy Press.
- Mittermeier, R. A., & Coimbra-Filho, A. F. (1981). *Ecology and behavior of neotropical primates*. Academia Brasileira de Ciências.
- Oklander, L. I., Kowalewski, M. M., & Corach, D. (2010). Genetic consequences of habitat fragmentation in black-and-gold howler (*Alouatta caraya*) populations from northern Argentina. *International Journal of Primatology*, 31, 813–832. <https://doi.org/10.1007/s10764-010-9430-6>
- Palacios, E., & Peres, C. A. (2005). Primate population densities in three nutrient-poor Amazonian terra firme forests of south-eastern Colombia. *Folia Primatologica: International Journal of Primatology*, 76(3), 135–145. <https://doi.org/10.1159/000084376>
- Pinacho-Guendulain, B. (2010). *Patrones de agrupación de un grupo de monos araña de manos negras (Ateles geoffroyi) en Punta Laguna, Yucatán* [Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional]. Repositorio Institucional de Literatura del IPN-CIIDIR.
- Plumptre, A. J., & Cox, D. (2006). Counting primates for conservation: Primate surveys in Uganda. *Primates*, 47, 65–73. <https://doi.org/10.1007/s10329-005-0146-8>
- Printes, R. C., Buss, G., Jardim, M. M. A., Fialho, M. D. S., Dornelles, S. D. S., Perotto, M., Brutto, G., Girardi, E., Jerusalinsky, L., Liesenfeld, M. V. A., Lokschin, L. X., & Romanowski, H. P. (2010). The Urban Monkeys Program: a survey of *Alouatta clamitans* in the south of Porto Alegre and its influence on land use policy between 1997 and 2007. *Primate Conservation*, (25), 11–19. <https://doi.org/10.1896/052.025.0103>
- Pruetz, J. D., & Leason, H. C. (2002). Survey of three primate species in forest fragments at La Suerte Biological Field Station, Costa Rica. *Neotropical Primates*, 10(1), 4–9.
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing* (Version 4.0.3.) [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing.
- Ramos-Obregón, M. J. (2007). *Comparación de la cantidad y el tipo de semillas dispersadas por Cebus apella y Alouatta seniculus en un bosque fragmentado, San Martín, Meta* [Tesis de maestría, Universidad de Los Andes]. Repositorio Institucional Séneca. <http://hdl.handle.net/1992/23215>
- Robinson, J. G., & Janson, C. H. (1987). Capuchins, squirrel monkeys and atelines: Socioecological convergence with Old World primates. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. Struhsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 69–82). The University of Chicago Press.
- Rodríguez-Matamoros, J., Villalobos-Brenes, F., & Gutiérrez-Espeleta, G. A. (2012). Population viability of *Alouatta palliata* (Primates: Atelidae) and *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae) at Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 809–832. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.4001>
- Rojas, I. A. (2021). Mortalidad por electrocución de monos congo (*Alouatta palliata*) debido a líneas eléctricas en Guanacaste, Costa Rica. *Mesoamericana*, 25(1), 15–21.
- Rojas, I. A., & Gregory, T. (2022). Canopy bridges: preventing and mitigating anthropogenic impacts on mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *Folia Primatologica: International Journal of Primatology*, 93(3–6), 383–395. <https://doi.org/10.1163/14219980-20211006>
- Román, G. J., Villalobos-Suárez, C., & Menacho-Odio, R. M. (2021). Amenazas que enfrentan los monos congo (*Alouatta palliata*) en Costa Rica e iniciativas de conservación para el bienestar y una coexistencia sana con la especie. *Biocenosis*, 32(1), 5–14. <https://doi.org/10.22458/rb.v32i1.3522>
- Sorensen, T. C., & Fedigan, L. M. (2000). Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. *Biological Conservation*, 92(2), 227–240. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00068-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00068-3)

- Stan, K., & Sanchez-Azofeifa, A. (2019). Tropical dry forest diversity, climatic response, and resilience in a changing climate. *Forests*, 10(5), 443. <https://doi.org/10.3390/f10050443>
- Tinsley-Johnson, E., Benítez, M. E., Fuentes, A., McLean, C. R., Norford, A. B., Ordoñez, J. C., Beehner, J. C., & Bergman, T. J. (2020). High density of white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) and habitat quality in the Taboga Forest of Costa Rica. *American Journal of Primatology*, 82(2), e23096. <https://doi.org/10.1002/ajp.23096>
- Tokuda, M., Martins, M. M., & Izar, P. (2018). Socio-genetic correlates of unbiased sex dispersal in a population of black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*). *Acta Ethologica*, 21, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10211-017-0277-0>
- Trama, F. A. (2005). *Manejo activo y restauración del humedal Palo Verde: Cambios en las coberturas de vegetación y respuesta de las aves acuáticas* [Tesis de maestría, no publicado]. Universidad Nacional de Costa Rica, Costa Rica.
- Vallejo, A. F., & Boada, C. (2018). *Cebus capucinus* En J. Brito, M. A. Camacho, V. Romero, & A. F. Vallejo (Eds.), *Mamíferos del Ecuador* (Versión 2018.0.). Museo de Zoología Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <https://bioweb.bio/faunaweb/mammaliaweb/FichaEspecie/Cebus%20capucinus>
- Van Belle, S., & Estrada, A. (2008). Group size and composition influence male and female reproductive success in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 70(6), 613–619. <https://doi.org/10.1002/ajp.20534>
- Vargas, S. A., León, J., Ramírez, M., Galvis, N., Cifuentes, E., & Stevenson, P. R. (2014). Population density and ecological traits of highland woolly monkeys at Cueva de los Guácharos National Park, Colombia. In N. B. Grow, S. Gursky-Doyen, & A. Krzton (Eds.), *High altitude primates* (pp. 85–102). [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8175-1\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8175-1_5)
- Wilson, H. B., Joseph, L. N., Moore, A. L., & Possingham, H. P. (2011). When should we save the most endangered species? *Ecology Letters*, 14(9), 886–890. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01652.x>
- Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(10), 553–560. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.009>
- Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., & Boulmier, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(8), 446–453. [http://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02205-4](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02205-4)