



CAPÍTULO 15:

Conservación del mono aullador en la reserva de la biosfera Los Tuxtlas, Veracruz: un enfoque metapoblacional

Luis A. Escobedo-Morales

luis.escobedo@posgrado.inecol.edu.mx,

& Salvador Mandujano

salvador.mandujano@inecol.edu.mx

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal,
Instituto de Ecología A. C.,
km 2,5 Camino Coatepec No. 351,
Xalapa 91070, Veracruz, México.

Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica.

Gonzalo Halffter, Sergio Guevara
& Antonio Melic (Editores)

Patrocinadores

- SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA (SEA), ZARAGOZA, ESPAÑA.
- COMISION NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO.
- COMISIÓN NACIONAL DE ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS (CONANP) MÉXICO.
- CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO.
- INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C., MÉXICO.
- UNESCO-PROGRAMA MAB.
- MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE. GOBIERNO DE ESPAÑA.

m3m: Monografías Tercer Milenio

vol. 6, S.E.A., Zaragoza, España
ISBN: 978-84-935872-0-8
15 diciembre 2007
pp: 131–140.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

Conservación del mono aullador en la reserva de la biosfera Los Tuxtlas, Veracruz: un enfoque metapoblacional

Luis A. Escobedo-Morales & Salvador Mandujano

Resumen: Se evaluó el papel del área y la conectividad de fragmentos de selva sobre la abundancia y probabilidad de extinción de una metapoblación de mono aullador (*Alouatta palliata mexicana* Merriam, 1902) en un paisaje alterado del sur de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, México. De 2002 a 2004 se hicieron conteos de monos aulladores en los fragmentos de selva dentro de un paisaje de aproximadamente 5000 ha. Se simularon sesenta escenarios resultantes de una combinación de seis niveles de dispersión de juveniles, y diez niveles de cambio en el área de los fragmentos empleando el programa RAMAS Metapop. Los resultados de las simulaciones sugieren que la viabilidad de la metapoblación de mono aullador es muy sensible a la tasa de cambio del tamaño de los fragmentos. La conectividad tiene un papel menor. En consecuencia, las poblaciones que habitan fragmentos con área pequeña y un grado de aislamiento mayor requerirán de acciones urgentes para su conservación.

Palabras Clave: *Alouatta palliata mexicana*, análisis de viabilidad poblacional, conservación, fragmentación, metapoblación, Los Tuxtlas, México.

Conservation of howler monkey in the biosphere reserve Los Tuxtlas, Veracruz: a metapopulation approach

Abstract: It was evaluated the role of the size and connectivity of forest fragments on the abundance and extinction probability of howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana* Merriam, 1902) in an altered landscape of the Biosphere Reserve Los Tuxtlas, Mexico. From 2002 to 2004, census of howler monkeys were made in the forest fragments in a landscape of approximately 5,000 ha. A total of sixty scenarios were simulated (combination of six levels of dispersion and ten levels of fragment size) using the RAMAS Metapop software. The results of simulations suggest that the howler monkey metapopulation is very sensitive to the rate of change of the fragment size. The connectivity is the second important variable to explain metapopulation viability. The populations that inhabit small size fragments with a high degree of isolation will require a urgently conservation strategies.

Key Words: *Alouatta palliata mexicana*, population viability analysis, conservation, fragmentation, metapopulation, Los Tuxtlas, Mexico.

Introducción

Las poblaciones pequeñas y aquellas en declinación son el foco de interés en programas de conservación ya que que tienen un mayor riesgo de extinción (Simberloff, 1998). La probabilidad de extinción de una población pequeña aumenta debido a factores como la estocasticidad ambiental y demográfica, las catástrofes, el efecto Allee, así como el deterioro genético (Simberloff, 1998; Lande, 1993). El impacto de las actividades humanas, tales como la sobreexplotación, la destrucción y fragmentación del hábitat, la introducción de especies exóticas y las subsecuentes cadenas de extinción, dan como resultado la reducción o desaparición de poblaciones silvestres. Además de la reducción en el número de individuos, la fragmentación de una población puede conducir al aislamiento de los grupos remanentes (Harrison, 1994), disminuyendo la probabilidad de sobrevivencia de la población a nivel regional (Fahrig, 2003).

Una manera de abordar el problema de estas poblaciones fragmentadas es el desarrollo de estudios desde una visión metapoblacional. Una metapoblación se define como un conjunto de poblaciones locales que interactúan a través de migración de individuos entre ellas (Hanski & Simberloff, 1997). Actualmente es el marco teórico de muchos trabajos para investigar los efectos de la fragmentación del hábitat en poblaciones que originalmente eran continuas (Harrison, 1994; Hanski, 1999). Aquellas poblaciones que ocupan hábitats que están constituidos en parches y están conectados por migra-

ción pueden formar metapoblaciones (Hanski & Simberloff, 1997). Aunque una estructura fragmentada del paisaje no sea adecuada para la persistencia a largo plazo de una población, sí puede existir una reducción en la probabilidad de extinción si funciona como una metapoblación (Hanski *et al.*, 1996; Hanski & Simberloff, 1997). Bajo este enfoque se puede proponer que para incrementar la persistencia de una metapoblación, se puede actuar para disminuir el riesgo de extinción o incrementar la probabilidad de colonización. Para lograr esto hay que determinar que acción es más conveniente para la persistencia de la metapoblación, si es necesario incrementar el área (o calidad) de los parches, incrementar la conectividad del paisaje, o ambas (Etienne, 2004).

La pérdida y fragmentación del hábitat es la principal amenaza para las poblaciones de monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana* Merriam, 1902) en la región de Los Tuxtlas (Estrada & Coates-Estrada, 1996). Se estima que ha desaparecido 84% del área original (Dirzo & García, 1992) y que solamente quedan remanentes de vegetación original que conforman un paisaje de fragmentos de selva dentro de una matriz agropecuaria (Estrada & Coates-Estrada, 1996). Esta alteración del hábitat original ha tenido consecuencias graves en el tamaño poblacional de los primates en la región y se estima una declinación de 90% en las poblaciones de mono aullador (*A. palliata mexicana*) y mono araña (*Ateles geoffroyi vellerosus* Gray, 1866) en Los Tuxtlas.

Son pocos los estudios que han intentado explicar como afecta la configuración de un paisaje altamente fragmentado a la abundancia y distribución de los primates en esta región. Rodríguez-Toledo *et al.* (2003), Mandujano *et al.* (2006), Arroyo-Rodríguez y Mandujano (2006), y Arroyo-Rodríguez *et al.* (2005, 2007a, 2007b) estudiaron a nivel del paisaje los factores que contribuyen a la ocupación de monos aulladores en remanentes de selva en el sur de Los Tuxtlas. Los autores mencionan que un efecto combinado de área y la calidad del fragmento tiene una relación positiva en la presencia y el tamaño de los grupos de monos aulladores y que, aunque no se encontró una relación significativa entre el área y el número de individuos en un fragmento, si hubo una tendencia a que fragmentos mayores albergaran más monos aulladores. Sin embargo, aún queda por aclarar el papel que tendría en esta distribución el grado de aislamiento que sufren estos grupos de primates.

El objetivo principal de este estudio fue estimar la probabilidad de extinción a 30 años de una metapoblación de monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*) que habita fragmentos de selva en un paisaje altamente alterado en el sur de Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas bajo diferentes condiciones de cambio en el área de los fragmentos actualmente ocupados y diferentes tasas de dispersión de individuos generadas por la conectividad del paisaje. La finalidad de este estudio es contribuir al conocimiento de la dinámica poblacional de primates en hábitat fragmentados y hacer recomendaciones de manejo para poblaciones que habitan paisajes similares.

Material y métodos

Área de estudio

El área del presente estudio se localiza en la porción sur de Los Tuxtlas, entre la base del volcán Santa Marta y el volcán San Martín Pajapan (Fig. 1A). La vegetación original en la región es la selva alta perennifolia la cuál presenta un dosel que tiene alturas de 30 - 35 m (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). El área de estudio forma parte de la zona de amortiguamiento al sur de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Esta región fue decretada como Reserva de la Biosfera en 1998 (Diario Oficial de la Federación 23 de noviembre de 1998), sin embargo, la deforestación y la extracción indiscriminada de madera no ha sido detenida (Dirzo & García, 1992). El área de estudio comprende aproximadamente 5.000 ha, de las cuales 11% corresponden a 92 fragmentos de vegetación arbórea primaria (selva alta perennifolia) o vegetación secundaria dentro de una matriz de tierras destinadas principalmente a la ganadería y la agricultura. La extensión de los fragmentos varía entre 0,3 y 75,5 ha.

Conteo de la población de monos aulladores

Se realizaron nueve visitas al área de estudio de abril de 2002 a mayo de 2004, obteniéndose tres censos y dos estimaciones de las tasas vitales anuales. Un total de 86 días se invirtieron en los censos, con un promedio de tres observadores por día. Se verificó la presencia o ausencia de monos en los fragmentos dentro del área de estudio. Una vez detectado un grupo, se permanecía con él hasta que los observadores participantes en el conteo estuvieran de acuerdo en el número de individuos y composición social. Para hacer la distinción entre las diferentes categorías de sexos y edades se siguió lo propuesto por Glander (1980). Los individuos fueron identificados como machos adultos, hembras adultas, juveniles o infantes. Para el presente trabajo se nombró como un grupo al conjunto de individuos que fueron observados juntos de manera regular durante el muestreo, y que contuvieran al menos un macho y una hembra adultos, es decir que fueran potencialmente reproductivos. Esta distinción se hizo debido a la presencia de individuos solitarios dentro de algunos fragmentos.

Con el promedio de las dos estimaciones anuales de las tasas vitales se generó una matriz de estados que fue utilizada posteriormente en las simulaciones. La sobrevivencia de juveniles se subdividió para permitir un retraso en el paso al estado adulto, de tal manera que el tiempo de residencia en la matriz para juveniles fuera de dos años. La matriz de estados fue la siguiente:

	Infante	Juvenil	Adulto
Infante	0,00	0,00	0,25
Juvenil	0,83	0,50	0,00
Adulto	0,00	0,13	0,91

El valor de λ (lambda) derivado de esta matriz es de 0,94, es decir, con una tendencia a disminuir el tamaño poblacional.

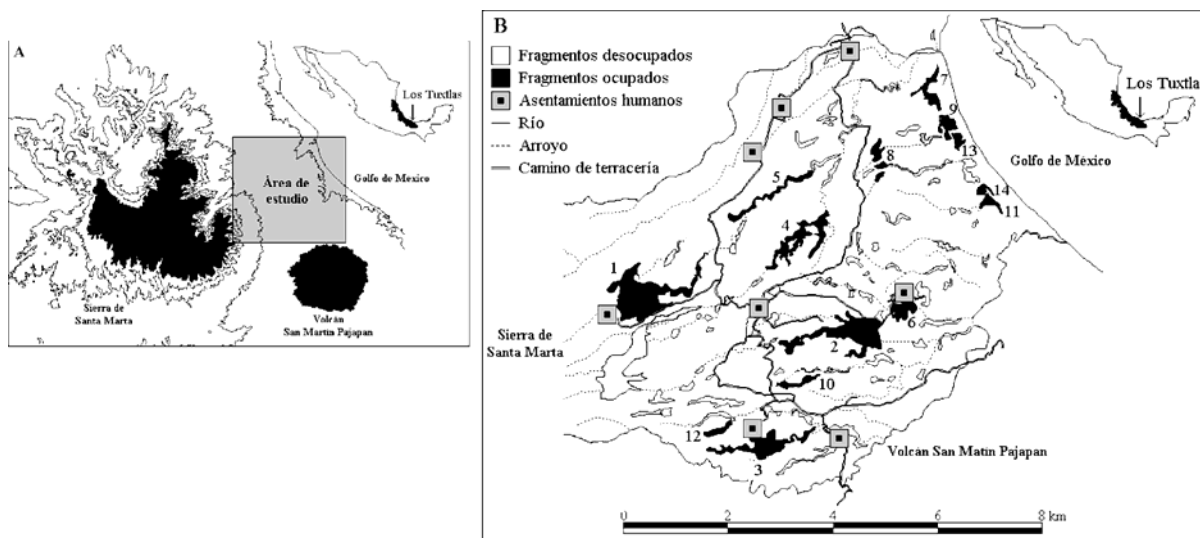


Fig. 1. A) Ubicación geográfica del área de estudio en la región sur de Los Tuxtlas, y B) localización de las poblaciones de monos aulladores observados durante el presente estudio. El número junto a cada fragmento representa el identificador del fragmento.

Simulación de la dinámica de la metapoblación

Se utilizó el programa RAMAS Metapop (Akçakaya, 2002) para simular los factores deterministas y estocásticos que afectan la dinámica de los grupos de monos aulladores. RAMAS Metapop es un programa que está basado en matrices de estado. Este programa permite incluir en la simulaciones la estocasticidad demográfica, ambiental y catástrofes, así como la ubicación espacial de los fragmentos. En el presente estudio se utilizó de manera operativa el término “población” para definir a los grupos de monos aulladores que habitaron y utilizaron de manera frecuente un parche de hábitat. Así mismo se nombró como “metapoblación” al conjunto de estas poblaciones. Se consideró en el modelo que no hay nuevos inmigrantes provenientes de las poblaciones vecinas de la sierra de Santa Marta o el volcán San Martín Pajapan. Los parámetros utilizados en las simulaciones se resumen en el Anexo A.

Escenarios simulados

Se evaluaron seis niveles de conectividad, así como diez niveles de cambio en el área de los fragmentos para explorar el mayor intervalo posible de situaciones que podría enfrentar la metapoblación de monos aulladores en el sitio bajo diferentes situaciones de manejo del paisaje. De tal manera resultaron así sesenta posibles escenarios. Los diez niveles para el cambio en el área del hábitat resultaron de un intervalo entre una tasa anual de pérdida de área de 4%, estimada por Dirzo & García (1992) para Los Tuxtlas, y una tasa de incremento en el área de los fragmentos ocupados de 5%, a intervalos de 1%.

Se consideraron seis valores de tasas de dispersión entre las poblaciones en las simulaciones, así pues se consideraron escenarios con ausencia de dispersión (valor de dispersión igual a cero para una población) hasta escenarios donde se consideró la salida de todos los individuos juveniles de sus respectivas poblaciones

(valor igual a uno para una población). Se consideró en el presente estudio que un aumento de la conectividad del paisaje permitiría un incremento en la tasa de dispersión. Es importante aclarar que en el modelo se pierde realismo al considerar una tasa de dispersión igual entre todos los fragmentos, y no tomar en cuenta diferencias en estas tasas que podrían generarse por la distribución espacial real en el paisaje de cada uno de los parches, sin embargo, se gana en el poder explicativo en términos generales del papel de la dispersión (vía conectividad del paisaje) en la dinámica metapoblacional.

Las variables de respuesta obtenidas a partir de las simulaciones son el número de poblaciones remanentes, el número total de individuos en la metapoblación y en cada población, así como la probabilidad de extinción al término de los 30 años proyectados. Para determinar cómo cambiaban estas variables de respuesta en función de las tasas de cambio en el área y de dispersión, se realizaron modelos lineales generalizados (MLG) con el programa S-Plus 6 (MathSoft, 2001). Para el caso de la probabilidad de extinción y la proporción de poblaciones remanentes al término del período de tiempo simulado se utilizaron modelos de regresión logística para datos binarios, y para el número de individuos se utilizó un modelo log-lineal (Poisson) para datos de conteo. Para comparar la importancia de las variables predictivas se obtuvo el coeficiente estandarizado (α_n/ES_n), que es el coeficiente de regresión (α_n) dividido por su error estándar (ES_n) (McCarthy *et al.*, 1995).

Resultados y discusión

Ocupación de los fragmentos en el paisaje de los monos aulladores

Se determinaron 14 poblaciones dentro del área de estudio. De los 92 fragmentos de vegetación, 16 de ellos (17,4% de los fragmentos) estaban ocupados por monos aulladores. Una población de monos aulladores utilizó

de manera continua una serie de fragmentos, al cual en su conjunto se nombró como el fragmento 8 (Fig. 1B). El resto de las poblaciones estuvieron restringidas a un solo fragmento. Esta baja ocupación de fragmentos en el paisaje ya había sido notada por otros autores dentro de la región de Los Tuxtlas. Rodríguez-Luna *et al.* (1987) observaron que de la suma del área de los fragmentos remanentes, solo 21% estuvo ocupada por monos aulladores o monos araña dentro de la porción sur de Los Tuxtlas, mientras que Estrada & Coates-Estrada (1995) detectaron que 40% de un total de 120 fragmentos estuvieron ocupados por primates en la porción norte de Los Tuxtlas. A partir de trabajos previos en la zona (Rodríguez-Luna *et al.*, 1987; Silva-López *et al.*, 1988) es posible inferir que varios de los fragmentos actualmente ocupados se han mantenido así desde la década de 1980, sin embargo en estos trabajos no se realizó un censo total en todos los fragmentos por lo que no se cuenta con la historia completa de esta población de monos aulladores en los últimos 30 años y es posible que varios fragmentos de selva hayan desaparecido completamente junto con los grupos que los habitaban sin que haya un registro de estos eventos.

La tasa de crecimiento poblacional (λ) estimada para los años 2002 y 2003 fue de 0,97 y 1,01, respectivamente. En la Tabla I se presenta la abundancia y composición social para cada uno de los fragmentos ocupados. Estas tasas indican una aparente "estabilidad" de la población. Se ha mencionado que los monos aulladores son capaces de mantenerse o crecer en términos poblacionales incluso con una pérdida moderada de su hábitat (Fedigan & Jack, 2001; Clarke *et al.*, 2002). Algunos de los factores que permiten la sobrevivencia de los monos aulladores en paisajes fragmentados son su dieta principalmente folívora y su ámbito hogareño relativamente pequeño (Crockett, 1998).

En ausencia de presiones severas de cacería, los monos aulladores pueden sobrevivir en fragmentos de bosque, hábitats perturbados y en proximidad a asentamientos humanos (Crockett, 1998; Horwich, 1998). Sin

embargo, en la parte sur de Los Tuxtlas la cacería podría ser importante, debido al uso tradicional de la carne de mono aullador como cebo para la captura de camarón de río. Si bien esta práctica ha disminuido, la cacería aún podría tener importantes efectos negativos en la población de monos aulladores, semejante a lo que observaron Carrillo *et al.* (2000) para otras especies de mamíferos tropicales.

Pese a esta gran plasticidad para adaptarse a estas condiciones adversas, la tasa de crecimiento cercana a un valor de uno implicaría que la población de monos aulladores está en su capacidad de carga o por encima de ella, sujeta a factores que limitarían ya sea la tasa de sobrevivencia de una o más de las clases de edad o bien la tasa de fecundidad de las hembras adultas. Tanto la cacería aún existente en la región o una mala calidad de hábitat limitando las tasas vitales, son factores importantes que deben estudiarse con mayor detalle e incluirlos en propuestas de conservación de esta especie dentro de los planes operativos de la Reserva de Biosfera de Los Tuxtlas.

Poblaciones remanentes en la metapoblación al término de los 30 años en las simulaciones

El número de poblaciones remanentes al término de los 30 años en las simulaciones estuvo relacionado con la tasa anual de cambio del área de los fragmentos ocupados (Tabla II). Se alcanzó un techo en el número de poblaciones remanentes cuando se simularon tasas de incremento en área mayores a cero. Tasas de cambio en el área menores a cero dieron como resultado una pérdida importante en el número de poblaciones. La dispersión no presentó relación con el número final de poblaciones en las simulaciones, debido a que en el modelo no se contempló la colonización de parches de hábitat actualmente vacíos. Sin embargo, hay una tendencia a que permanezcan más poblaciones cuando se incrementa la tasa de dispersión, particularmente con tasas de dispersión mayores a 0,4 (Fig. 2A).

Tabla I. Abundancia y composición social de los grupos de monos aulladores dentro de los fragmentos en los años 2002 a 2004. M = machos adultos, H = hembras adultas, J = juveniles, I = infantiles. ID = identificador del fragmento

ID	Área (ha)	2002					2003					2004				
		M	H	J	I	Total	M	H	J	I	Total	M	H	J	I	Total
F1	75,5	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
F2	57,2	2	3	0	0	5	2	3	0	1	6	2	3	1	0	6
F3	32,6	2	0	0	0	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
F4	29,9	5	7	2	2	16	5	3	3	2	13	3	3	4	2	12
F5	13,0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
F6	11,8	3	7	2	2	14	4	5	3	2	14	4	5	2	3	14
F7	11,0	1	3	0	0	4	1	2	0	0	3	1	2	0	0	3
F8	9,6	2	3	1	0	6	2	3	1	2	8	2	3	1	2	8
F9	9,3	2	3	0	0	5	2	3	0	0	5	2	3	0	0	5
F10	6,5	1	4	0	0	5	1	4	0	0	5	1	4	0	0	5
F11	5,3	2	2	0	0	4	2	2	0	1	5	2	2	0	0	4
F12	5,0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
F13	4,7	1	3	2	1	7	1	4	1	0	6	1	4	1	1	7
F14	3,7	1	2	1	1	5	1	2	1	0	4	1	3	1	1	6
Total	275	24	37	8	6	75	25	31	9	8	73	23	32	10	9	74

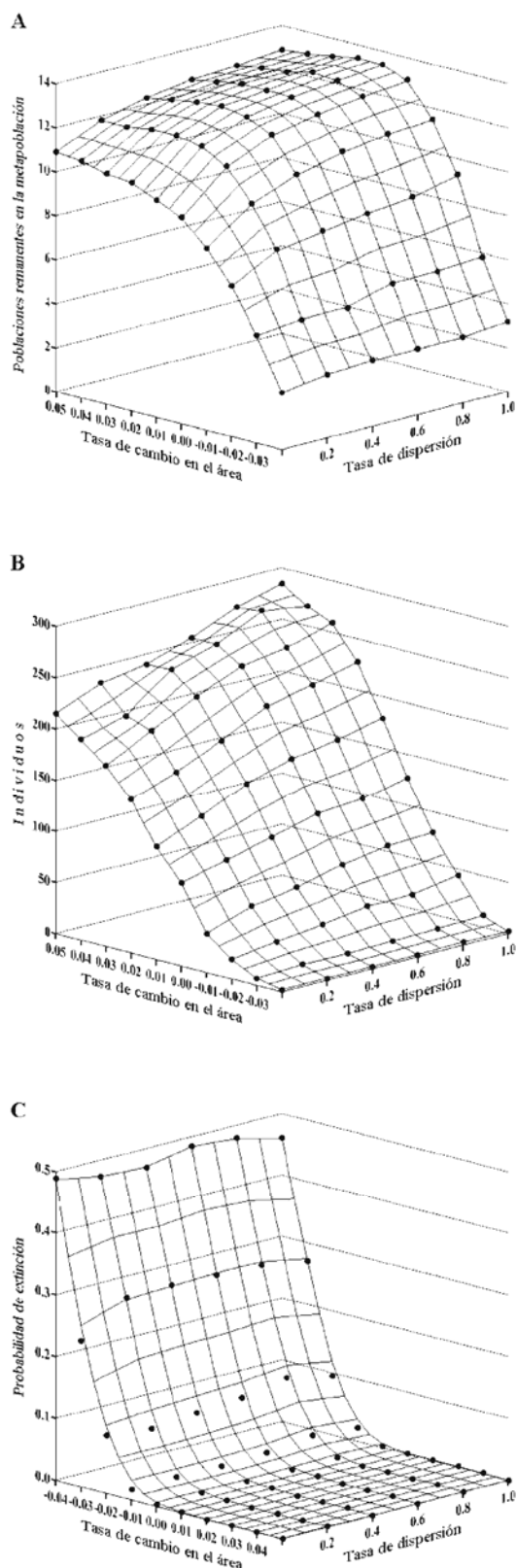


Fig. 2. **A)** Número de poblaciones remanentes en la metapoblación a los 30 años para cada uno de los escenarios simulados. **B)** Número de individuos en la metapoblación a los 30 años para cada uno de los escenarios simulados. **C)** Probabilidad de extinción de la metapoblación a los 30 años para cada uno de los escenarios simulados.

Tabla II. Coeficientes de regresión de los factores para el número de poblaciones remanentes dentro de la metapoblación. α = coeficiente de la regresión, ES = Error estándar, α/ES = coeficiente estandarizado. *Para P, prueba de χ^2 en el caso de poblaciones remanentes probabilidad de extinción y F para abundancia final

	α	ES	α/ES	P*
Poblaciones remanentes				
Área	28,8	20,5	1,4	<0,001
Dispersión	1,3	1,1	1,2	0,29
Área: Dispersión	31,1	40,9	0,8	0,44
Abundancia final				
Área	30,0	0,9	32,7	<0,001
Dispersión	0,5	0,1	9,6	0,01
Área: Dispersión	-3,2	1,4	-2,3	0,65
Probabilidad de extinción				
Área	-123,9	97,7	-1,3	<0,001
Dispersión	0,4	5,2	0,1	0,97
Área: Dispersión	10,3	156,1	0,1	0,95

Hanski (1999) menciona que una metapoblación tienen una menor probabilidad de extinción cuando el tamaño o el número de los parches de hábitat ocupados se incrementa. Los resultados generados en este trabajo muestran que la pérdida de hábitat es el factor más importante que propicia una caída en el número de poblaciones que componen la metapoblación, lo cual determina la dinámica de la metapoblación. Estos resultados concuerdan con lo mencionado por Lawes *et al.* (2000), quienes encontraron que grupos de cercopitecos azules (*Cercopithecus mitis* Wolf, 1822) ocuparon solamente los parches más grandes en un paisaje fragmentado.

Aunque en el modelo no se consideró la colonización de fragmentos vacíos es probable que ésta no ocurra bajo las condiciones actuales en el paisaje (Mandujano *et al.*, 2004). Los monos aulladores ocuparon fragmentos con áreas desde 4 hasta 75 ha. El promedio del área de los fragmentos ocupados ($19,7 \pm 21,9$ ha, mediana = 10,3) fue mayor al promedio de los fragmentos desocupados ($3,6 \pm 8,2$ ha, mediana = 2,0) ($F = 23,6$, $P < 0,001$). Pese a la gran variación que hay en el tamaño de los fragmentos ocupados, estas cifras podrían sugerir que existe poca posibilidad de recolonización de fragmentos actualmente vacíos debido a su reducido tamaño.

Abundancia final de la metapoblación

El número de individuos en la metapoblación al término de los 30 años se relacionó tanto con la tasa de cambio del área de los fragmentos ocupados como con la tasa de dispersión, aunque el primer factor presentó mayor influencia en los resultados de las simulaciones (Tabla II). El incremento en la tasa de crecimiento en el área tuvo un efecto positivo en el número de individuos, aunque este efecto positivo disminuye con tasas anuales de incremento entre 4 y 5%. La dispersión deja de ser un factor importante a medida que la tasa de cambio del área tiene valores negativos (Fig. 2B). Los escenarios

que simulaban una pérdida del 1% anual en el área y una tasa de dispersión entre 0,8 y 1,0 resultaron en un número de individuos similar al número inicial. Escenarios que simulaban valores menores a los mencionados anteriormente mostraron un total de individuos menor al inicial.

Los resultados obtenidos a partir de las simulaciones sugieren que el aumento en el área de los fragmentos ocupados por los monos aulladores tendría un efecto positivo en el número de individuos, aunque este efecto positivo aparentemente alcanzaría un techo con tasas de incremento anuales del área de los fragmentos entre 4 y 5%. Por otra parte, la metapoblación podría soportar pequeñas pérdidas de hábitat solamente con un alto grado de conectividad del paisaje, sin embargo, la dispersión dejaría de ser un factor importante a medida que se incrementa la tasa de pérdida del área. Estos resultados concuerdan con varios estudios que han mostrado que el tamaño de los parches es un factor determinante en la probabilidad de extinción de una metapoblación (Hames *et al.*, 2001; Fahrig, 2003). Estudios en primates tales como colobos (*Colobus guereza* Rüppell, 1835) (Chapman *et al.*, 2003), cercopitecos azules (*Cercopithecus mitis* Wolf, 1822) (Lawes *et al.*, 2000), gorilas de montaña (*Gorilla beringei* Matschie, 1903) (Harcourt, 1995) y muriquis (*Brachyteles arachnoides* [Geoffroy, 1806]) (Strier, 2000) presentan resultados similares, los cuales consideran que incrementar el área del hábitat es una estrategia adecuada para el manejo de poblaciones amenazadas.

Probabilidad de extinción de la metapoblación

La probabilidad de extinción de la metapoblación al término de los 30 años estuvo negativamente relacionada con la tasa anual de cambio del área de los fragmentos ocupados, sin embargo no presentó una relación significativa con la tasa anual de dispersión (Tabla II). El modelo fue altamente sensible a la pérdida del área de los fragmentos, con un comportamiento similar a una función exponencial o potencial. Escenarios que simulaban pérdidas del área de los fragmentos mayores a 1% anual produjeron una alta probabilidad de extinción (Fig. 2C).

El tamaño reducido de las poblaciones en esta metapoblación podría ser el aspecto que determine que el área sea más importante que la dispersión en la persistencia de la metapoblación (Lande, 1993). Si bien la dispersión es usualmente considerada como el factor clave en la persistencia de una metapoblación, muchas veces se ignora el papel de las dinámicas locales (Baguette & Schtickzelle, 2003). A medida que el área de los diferentes fragmentos difieren, se esperaría que las extinciones locales ocurran de manera más frecuente en los sitios más pequeños.

Otro aspecto a considerar es la escala temporal relativamente corta que se consideró en el presente estudio (30 años). Así pues, los posibles beneficios de reconectar el paisaje podrían no reflejarse debido a un efecto más acelerado de los cambios en el área en la dinámica poblacional. Las dinámicas locales de colonización y extinción dentro de los fragmentos usualmente registra-

das en varios estudios metapoblacionales clásicos (Hanski, 1999), son difíciles de detectar en intervalos de tiempo relativamente cortos, particularmente con especies de vida larga (Elmhagen & Angerbjörn, 2001). Swart & Lawes (1996) simulaban la dinámica de poblaciones de cercopitecos azules (*Cercopithecus mitis*), y encontraron que a medida que se aumenta el grado de conectividad entre parches, la persistencia aumenta de manera importante dentro de un marco temporal de 1.000 a 3.000 años, mientras que no hay efectos importantes a corto plazo (<200 años). Aunque los beneficios de reconectar fragmentos no son aparentes a una escala temporal corta, como la simulada en este estudio, podrían ayudar a aminorar algunos factores que afectan la persistencia de una metapoblación. Especies que evitan la matriz que rodea los parches (Gascon *et al.*, 1999; Henle *et al.*, 2004) y que son especialistas en sus requerimientos de hábitat (Henle *et al.*, 2004), como es el caso de los monos aulladores, tienden a declinar o desaparecer en estos fragmentos de hábitat pequeños. La falta de conectividad entre los fragmentos de bosque puede significar menores oportunidades de dispersión influyendo en el potencial reproductivo y en el aumento de la endogamia (Lindermayer & Nix, 1993; Beier & Noss, 1998). La baja capacidad de los monos aulladores de dispersarse efectivamente a través de una matriz de terrenos dedicados a actividades agrícolas o ganaderas hace que esta metapoblación incremente su aislamiento y su probabilidad de extinguirse.

El establecimiento de corredores entre fragmentos aislados puede disminuir algunas de las presiones en las poblaciones de primates derivadas por la pérdida de área de los fragmentos, tales como permanecer en un hábitat de menor calidad y con disponibilidad de recursos alimentarios baja (Glander, 1992; Gilbert, 2003). Además los remanentes de vegetación riparia pueden proveer hábitat adecuado para otras especies de vertebrados pequeños, permitiendo reproducirse y funcionar como corredores que incrementan la conectividad del paisaje (de Lima & Gascon, 1999). Algunos autores han propuesto un mínimo de 200 a 300 m de ancho para facilitar movimientos de algunas especies sensibles (Laurance & Laurance, 1999).

Implicaciones de manejo para los monos aulladores en el sur de Los Tuxtlas

De acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, una estrategia prioritaria debe ser la protección de los fragmentos, evitando mayor pérdida de área, y en medida de lo posible, alentar programas que favorezcan la recuperación paulatina del hábitat para reducir la probabilidad de extinción de esta metapoblación. La reconexión de los parches de hábitat debe considerarse como una estrategia a mediano y largo plazo, debido a que presentan un efecto positivo siempre y cuando se incremente la cantidad de área de los fragmentos ocupados.

Los monos aulladores pueden recolonizar un área protegida debido a su alta tasa máxima intrínseca de crecimiento y el patrón de rápido desarrollo de historia de vida (Fedigan & Jack, 2001), lo que sugeriría un panorama favorecedor si es efectiva esta protección del

hábitat. La protección de los fragmentos de mayor área en el paisaje y una relativamente mejor conectividad, como lo son los fragmentos 1, 2, 3 y 4, es necesaria a corto plazo. Debido a que algunos de los grupos que habitan fragmentos muy reducidos presentan una alta probabilidad de extinguirse en un lapso de tiempo corto, debe considerarse una alta tasa de incremento del área de estos fragmentos, la posibilidad de reconexión con fragmentos grandes con baja densidad poblacional, y en casos extremos su reubicación a fragmentos grandes. Esta reubicación de los monos a fragmentos relativamente grandes podría beneficiar a la metapoblación a corto plazo, si y solo si la densidad poblacional se mantiene baja, si no existe una probabilidad alta de catástrofes y si la capacidad de carga no es afectada abruptamente (Swart & Lawes, 1996).

Las poblaciones de monos aulladores en Los Tuxtlas han sido diezadas drásticamente. Se ha estimado que la población original de monos aulladores en Los Tuxtlas era de aproximadamente 10.000 individuos, permaneciendo actualmente un poco más de 1.000 (Estrada & Coates-Estrada, 1996). Estudios en otros paisajes dentro de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2005, 2007a, 2007b) sugieren que el efecto de la fragmentación en la ocupación observada en la porción sur es representativa de la mayor parte de la Reserva.

La manipulación activa en esta población y de su hábitat, el control de enfermedades, el trasplante de individuos entre poblaciones, así como el monitoreo de las consecuencias poblacionales y genéticas de tales acciones proveerían datos para validar y afinar un análisis de viabilidad poblacional (Boyce, 1992), y así permitir su aplicación a otros paisajes con características similares.

La matriz del paisaje es un factor importante que determina la capacidad de los individuos de moverse a otros parches de hábitat, y por tanto de la vulnerabilidad de una especie en un paisaje fragmentado (Ricketts, 2001; Baum *et al.*, 2004). Esto implica que una estrategia de conservación de esta metapoblación de monos aulladores debe considerar, además de las condiciones ecológicas dentro de los fragmentos, las condiciones existentes en la matriz del paisaje, por lo general determinada por el tipo de actividad realizada por las comunidades humanas. El 85% de las actividades productivas en el sur de Los Tuxtlas corresponden a la ganadería y la agricultura, y presenta una población humana en crecimiento, con una densidad de aproximadamente 60 habitantes/km² (INEGI, 2000). Con base en lo anterior, se sugiere que es necesario promover estrategias productivas que sean menos agresivas con las selvas y con otros tipos de vegetación nativos, las cuales permitan un desarrollo económico sostenible dentro de la región de Los Tuxtlas.

Como cualquier modelo, un análisis de viabilidad poblacional es una descripción imperfecta de la realidad, con un alto grado de incertidumbre en muchas de las variables utilizadas en el modelo, y por tanto, en los

resultados absolutos de sus predicciones. Sin embargo, este tipo de modelos permite vislumbrar, entre todos los escenarios planteados, cuál podría ser una estrategia adecuada para el manejo de poblaciones al revelar cambios importantes en la probabilidad de extinción y en la abundancia de la metapoblación (McCarthy *et al.*, 2001). Así pues, la meta más práctica de un análisis de viabilidad poblacional es la comparación de acciones de manejo para obtener aquella que maximice la viabilidad de una metapoblación. Estas comparaciones son así más robustas a la incertidumbre que las estimaciones absolutas de la probabilidad de extinción o tiempo de vida de una población (Drechsler *et al.*, 2003). Aspectos a considerar en futuras evaluaciones son la obtención de estimaciones más precisas de las tasas vitales, la variabilidad ambiental, la capacidad de carga, la tasa de dispersión en el paisaje considerando la distribución espacial de los fragmentos en el paisaje a partir de un mayor número de conteos anuales. Es también importante considerar aspectos genéticos para evaluar posibles efectos negativos debidos a la depresión por endogamia.

Así pues, a manera de conclusión, de este trabajo surgen tres propuestas principales, en orden de prioridad: 1) reubicación de individuos o grupos atrapados en parches de selva muy reducidos, considerando esta acción a corto plazo, 2) incremento del área de fragmentos ocupados, a corto y mediano plazo, y 3) reconexión de fragmentos medianos o pequeños con fragmentos grandes a mediano y largo plazo. Aunque ninguna de estas acciones son excluyentes entre sí y por el contrario podrían en su conjunto incrementar la viabilidad de la población de monos aulladores, sí es importante priorizar estas acciones debido a los limitados presupuestos que existen para la conservación biológica.

Hasta el momento, el estatus de Reserva de la Biosfera en Los Tuxtlas no ha tenido el impacto que debería en la conservación del mono aullador y otras especies de vertebrados. Sin embargo, la creación de estrategias adecuadas no debe ser una labor exclusiva de la administración del área natural protegida, ya que se trata de una problemática compleja que debe abordarse con la colaboración de diversos sectores de la sociedad: gobierno, instituciones de investigación, habitantes de la región y grupos interesados en la conservación. Así pues, las recomendaciones de conservación para el mono aullador surgidas de este trabajo deben de contrastarse con aspectos biológicos, sociales y económicos para evaluar su factibilidad dentro de la Reserva de la Biosfera, así como su aplicación en paisajes tropicales con un grado de fragmentación similar.

Agradecimiento

El estudio recibió apoyo financiero de American Society of Primatologist, Primate Conservation Inc., y el Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal del Instituto de Ecología A. C. Apreciamos la hospitalidad de la familia Mateo-Gutiérrez durante el trabajo de campo.

Literatura citada

- Akçakaya, H. R. 2002. *RAMAS Metapop: Viability analysis for stage-structured Metapopulations (version 4.0)*. Applied Biomathematics, Setauket, New York.
- Arroyo-Rodríguez, V. & S. Mandujano. 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, **27**: 1079-1096.
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano & C. Cuende-Fuente. 2005. Ocupación de fragmentos por el mono aullador en tres paisajes con distinto grado de fragmentación en Los Tuxtlas, México. *Universidad y Ciencia*, **II**: 23-34.
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano, & J. Benítez-Malvido. 2007a. Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, **69**: 1-12.
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano, J. Benítez-Malvido & C. Cuende-Fanton. 2007b. The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rainforest fragments. *Biotropica*, **39**: en prensa.
- Baguette, M. & N. Schtickzelle. 2003. Local population dynamics are important to the conservation of metapopulations in highly fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, **40**: 404-412.
- Baum, K. A., K. J. Haynes, F. P. Dilleuth & J. T. Cronin. 2004. The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology*, **85**: 2671-2676.
- Beier, P. & R. F. Noss. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology*, **12**: 1241-1252.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**: 481-506.
- Carrillo, E., G. Wong & A. D. Cuarón. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology*, **14**: 1580-1591.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 328 pp.
- Chapman, C. A., M. J. Lawes, L. Naughton-Treves & T. Gillespie. 2003. Primate survival in community-owned forest fragments: Are metapopulations models useful amidst intensive use. En: L. K. Marsh (ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.: 63-78.
- Clarke M. R., C. M. Crockett, E. L. Zucker & M. Zaldivar. 2002. Mantled howler population of Hacienda La Pacifica, Costa Rica, between 1991 and 1998: Effects of deforestation. *American Journal of Primatology*, **56**: 155-163.
- Clinchy, M., D. T. Haydon & A. T. Smith. 2002. Patterns does not equal process: What does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? *American Naturalist*, **159**: 351-362.
- Crockett, C. M. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*, **19**: 549-577.
- de Lima, M. G. & C. Gascon. 1999. The conservation value of linear forest remnants in central Amazonia. *Biological Conservation*, **91**: 241-247.
- Diario Oficial de la Federación. 23 de noviembre de 1998. Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región denominada Los Tuxtlas, ubicada en los municipios de Ángel R. Cabada, Catemaco, Mecayapan, Pajapan, San Andrés Tuxtla, Santiago Tuxtla, Soteapan y Tatahuicapan de Juárez, en el Estado de Veracruz, con una superficie total de 155,122-46-90 hectáreas.
- Dirzo, R. & M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, **6**: 84-90.
- Drechsler, M., K. Frank, I. Hanski, R. B. O'Hara & C. Wissel. 2003. Ranking metapopulation extinction risk: from patterns in data to conservation management decisions. *Ecological Applications*, **13**: 990-998.
- Ellner, S. P., J. Fieberg, D. Ludwig & C. Wilcox. 2002. Precision of population viability analysis. *Conservation Biology*, **16**: 258-261.
- Elmhagen, B. & A. Angerbjörn. 2001. The applicability of metapopulation theory to large mammals. *Oikos*, **94**: 89-100.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology*, **5**: 759-783.
- Etienne, R. S. 2004. On optimal choices in increase of patch area and reduction of interpatch distance for metapopulation persistence. *Ecological Modelling*, **179**: 77-90.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**: 487-515.
- Fedigan, L. M., L. M. Rose & R. M. Ávila. 1998. Growth of mantled howler groups in a regenerating Costa Rican dry forest. *International Journal of Primatology*, **19**: 405-432.
- Fedigan, L. M. & K. Jack. 2001. Neotropical primates in a regenerating Costa Rican dry forest: A comparison of howler and capuchin population patterns. *International Journal of Primatology*, **22**: 689-713.
- Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregaard Jr, J. R. Malcolm, B. Zimmerman, M. Tocher & S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, **91**: 223-229.
- Gilbert, K. A. 2003. Primates and fragmentation of Amazon forest. En: L. K. Marsh (ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York: 145-157.
- Glander, K. E. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, **53**: 25-36.
- Glander, K. E. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology*, **13**: 415-436.
- Hames, R. S., K. V. Rosenberg, J. D. Lowe & A. A. Dhondt. 2001. Site reoccupation in fragmented landscapes: testing predictions of metapopulation theory. *Journal of Animal Ecology*, **70**: 182-190.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Osney Meads, UK. 313 pp.
- Hanski, I., A. Moilanen & M. Gyllenberg. 1996. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist*, **147**: 527-541.
- Hanski, I. & D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En: I. Hanski & M. E. Gilpin (eds.), *Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego: 5-26.
- Harcourt, A. H. 1995. Population viability estimates: Theory and practice for a wild gorilla population. *Conservation Biology*, **9**: 134-142.
- Harrison, S. 1994. Metapopulations and conservation. En: P. J. Edwards, R. M. May & N. R. Webb (eds.), *Large-scale ecology and conservation biology*. Blackwell Science, Oxford: 111-128.

- Henle, K., K. F. Davies, M. Kleyer, C. Margules & J. Settele. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, **13**: 207-251.
- Horwich, R. H. 1998. Effective solutions for howler conservation. *International Journal of Primatology*, **19**: 579-598.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo & J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. En: E. González-Soriano, R. Dirzo & R. C. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM, CONABIO, México, D. F.: 61-85.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2000. *XII Censo General de Población y Vivienda 2000*.
- Lande, R. 1993. Risk of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*, **142**: 911-927.
- LaRose, F. 2003. The effect of group size and food abundance on contest and scramble competition in *Alouatta palliata*. *American Journal of Primatology*, **60** (Suplemento 1): 56.
- Laurance, S. G. & W. F. Laurance. 1999. Tropical corridors: use of linear rainforest remnants by arboreal mammals. *Biological Conservation*, **91**: 231-239.
- Lawes, M. J., P. E. Mealin & S. E. Piper. 2000. Patch occupancy and potential metapopulation dynamics of three forest mammals in fragmented afro-montane forest in South Africa. *Conservation Biology*, **14**: 1088-1098.
- Lindenmayer, D. B. & H. A. Nix. 1993. Ecological principles for the design of wildlife corridors. *Conservation Biology*, **7**: 627-630.
- Mandujano, S., L. A. Escobedo-Morales & R. Palacios. 2004. Movements of *Alouatta palliata* among forest fragments in Los Tuxtlas. *Neotropical Primates*, **12**: 126-131.
- Mandujano, S., L. A. Escobedo-Morales, R. Palacios-Silva, V. Arroyo & E. M. Rodríguez-Toledo. 2006. A metapopulation approach to conservation of howler monkeys in highly altered landscape in Mexico. En: A. Estrada, P. Garber, M. Pavelka, & L. Luecke (eds.). *New Perspectives in Mesoamerican Primatology: Distribution, Ecology, Behaviour and Conservation*. Springer, New York: 513-538.
- MathSoft. 2001. *S-PLUS 6 for Windows User's Guide*, Insightful Corporation, Seattle. 688 pp.
- McCarthy, M. A., M. A. Burgman & S. Ferson. 1995. Sensibility analysis for models of population viability. *Biological Conservation*, **73**: 93-100.
- McCarthy, M. A., H. P. Possingham, J. R. Day & A. J. Tyre. 2001. Testing de accuracy of population viability analysis. *Conservation Biology*, **15**: 1030-1038.
- Mills, L. S. y P. E. Smouse. 1994. Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *Journal of Wildlife Management*, **56**: 432-442.
- Pavelka, M. S. M., O. T. Brusselers, D. Nowak & A. M. Behie. 2003. Population reduction and social disorganization in *Alouatta pigra* following a hurricane. *International Journal of Primatology*, **24**: 1037-1055.
- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist*, **158**: 87-99.
- Rodríguez-Luna, E., L. Cortés-Ortiz, P. Millar & S. Ellis. 1996. *Population and habitat viability assessment for the mantled howler monkey (Alouatta palliata mexicana)*. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Appley Valley, Minnesota.
- Rodríguez-Toledo, E. M., S. Mandujano & F. García-Orduña. 2003. Relationships between forest fragments and howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in Southern Veracruz, Mexico. En: L. K. Marsh (ed.). *Primates in fragments: Ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York: 79-97.
- Silva-López, G., F. García-Orduña & E. Rodríguez-Luna. 1988. The status of *Ateles geoffroyi* and *Alouatta palliata* in disturbed forest areas of Sierra de Santa Marta, Mexico. *Primate Conservation*, **9**: 53-61.
- Simberloff, D. 1998. Small and declining populations. En: W. J. Sutherland (ed.). *Conservation science and action*. Blackwell Science, Osney Mead: 116-134.
- Strier, K. B. 2000. Population viabilities and conservation implications for muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in Brazil's Atlantic Forest. *Biotropica*, **32**: 903-913.
- Swart J. & M. J. Lawes. 1996. The effect of habitat patch connectivity on samango monkey (*Cercopithecus mitis*) metapopulation persistence. *Ecological Modelling*, **93**: 57-74.

Anexo A
Resumen de los parámetros principales utilizados
en cada uno de los 60 modelos construidos

PARÁMETRO	VALOR	JUSTIFICACIÓN	FUENTE
Duración de la simulación	30 años	Marco de tiempo en el que se puede observar y juzgar efectos de acciones de conservación en un contexto de administración	Ellner <i>et al.</i> (2002)
Repeticiones	1.000		
Tipo de denso-dependencia	Tipo agotamiento (<i>scramble</i>)	Tipo de densodependencia probable en monos aulladores	LaRose (2003)
Matriz de transición	Valores de sobrevivencia y fecundidad promedio estimadas del trabajo de campo	Arreglo de la matriz de acuerdo a lo propuesto por Caswell (1989)	
Población inicial	14 poblaciones, 74 individuos (censo de 2004)		
Variación de las tasas vitales	Un tercio del valor de la tasa vital	Existe evidencia biológica para este supuesto	Mills & Smouse (1994)
Correlación de las tasas vitales entre poblaciones	Alta correlación entre las poblaciones	Paisaje no extenso, donde las condiciones ambientales son similares entre poblaciones	Akçakaya (2002)
Capacidad de carga en los fragmentos	1,5 individuos/ha	Valor de la densidad promedio más alta en el sitio	
Estocasticidad demográfica	Distribución binomial para la sobrevivencia y dispersión Distribución Poisson para la descendencia	Variación que debe considerarse en poblaciones pequeñas	Akçakaya (2002)
Catástrofes	Huracanes, probabilidad de 10% anual, reducción en la capacidad de carga de 30%. Enfermedades, probabilidad de 1%, reducción en la abundancia de 60%	Fenómenos que pueden afectar la persistencia de la metapoblación en Los Tuxtlas, que han sido mencionados por otros autores en otros sitios	Milton (1982) ; Rodríguez-Luna <i>et al.</i> (1996); Pavelka <i>et al.</i> (2003)
Dispersión entre fragmentos	Los individuos juveniles son los que se dispersan	Se ha documentado la dispersión de juveniles en otras poblaciones	Glander (1992); Jones (1995)