Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias Básicas
Escuela de Biología

Efecto de la fragmentación del hábitat en la estructura poblacional delmono congo (*Alouatta palliata*) y del mono carablanca (*Cebus capucinus*) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica

Tesis para optar por el grado de Licenciado en Biología con énfasis en Zoología

Postulante:
Jorge Rodríguez Matamoros

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
II Semestre 2007

Este Trabajo Final de Graduación fue aprobado por la Comisión del Programa de Licenciatura de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Zoología.

Miembros del Tribunal Examinador

Dr. Gustavo Gutiérrez Espeleta _____
Director de Trabajo Final de Graduación

Dra. Virginia Solís Alvarado _____
Directora de la Escuela de Biología

M.Sc. Federico Villalobos Brenes _____
Miembro del Tribunal

Dr. Gilbert Barrantes Montero _____
Miembro del Tribunal

Dr. Carlos Morales Sánchez _____
Miembro del Tribunal

Jorge Rodríguez Matamoros _____
Postulante

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, 14 de noviembre del 2007

Dedicatoria

En memoria del Dr. Ulysses Seal, que me introdujo a la Biología de la Conservación. Que me enseñó que en este campo hay que ser dedicado, paciente y nunca es malo un poco de obstinación.

Agradecimientos

A mi familia por su incondicional apoyo, comprensión y cariño en todos los momentos de mi carrera. A Chiquita Banana, y al esfuerzo de todas las personas que me permitieron realizar este trabajo en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, en especial Jennifer Dinsmore, Gerente del Proyecto Naturaleza y Comunidad. A los miembros de mi comité evaluador, Gustavo Gutiérrez por el apoyo brindado como tutor y por sus consejos sobre este trabajo, a Federico Villalobos y Gilbert Barrantes por su siempre atenta disposición y apoyo, por sus ideas y comentarios. A los miembros del Comité Revisor de Anteproyectos de Graduación, por su colaboración y consejos. A los amigos y compañeros quienes me brindaron ayuda durante el período de mi investigación: Willy Pineda, Adriana Pérez, Helen Martínez y Antonio Yépez. A todo el personal del Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal: Carlos Badilla, Daniel Brenes, Jorge Bogantes y Jenny Villalobos por su atención y colaboración durante mi estadía en el Refugio.

Índice General

Contenido

Dedicatoria iii

Agradecimientos iv

Índice General v

Índice de Figuras vi

Índice de Cuadros vii

Índice de Abreviaturas ix

CAPÍTULO I

1.1 JUSTIFICACIÓN 10
1.2 ANTECEDENTES 11
Historia Natural de las especies 11

CAPÍTULO II

2.1 MARCO TEÓRICO 13
Fragmentación de hábitat 13
Efectos demográficos y genéticos de la fragmentación 15
Análisis de viabilidad de poblaciones (AVP) 17
2.2 OBJETIVO GENERAL 18
2.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS 18

CAPÍTULO III

3.1 METODOLOGÍA 19
Área de estudio 19
Caracterización de la estructura demográfica de la población 19
Análisis de Viabilidad de Poblaciones 21
Diseño de modelos 21
Parámetros que se tomaron en cuenta en los modelos 22
Análisis estadístico 29

CAPÍTULO IV

4.1 RESULTADOS 31
Caracterización de la estructura demográfica de la población 31
Análisis de Viabilidad de Poblaciones 32

CAPÍTULO V

5.1 DISCUSIÓN 68
Depresión por endogamia y catástrofe 69
Pérdida de hábitat 71
Cambios en mortalidad 73
Dispersión 73

CAPÍTULO VI

6.1 IMPLICACIONES PARA MANEJO Y CONSERVACIÓN 75

Literatura Citada 77

Índice de Figuras

Contenido Página

Figura 1: Fotografía aérea (febrero, 2004) de los dos fragmentos del Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal (Fuente: Bach 2004). 30

Figura 2: Probabilidad de persistencia al término de 100 años de Alouatta palliata, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población. 44

Figura 3: Tasa de crecimiento al término de 100 años de *Alouatta palliata*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población. 45

Figura 4: Tamaño poblacional al término de 100 años de *Alouatta palliata*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población. 46

Figura 5: Diversidad genética al término de 100 años de *Alouatta palliata*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población. 47

Figura 6: Probabilidad de persistencia al término de 100 años de *Cebus capucinus*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población. 48

Figura 7: Tasa de crecimiento intrínseco al término de 100 años de *Cebus capucinus*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población 49

Figura 8: Tamaño poblacional al término de 100 años de *Cebus capucinus*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población. 50

Figura 9: Diversidad genética al término de 100 años de *Cebus capucinus*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población. 51

Índice de Cuadros

Contenido Página

Cuadro 1: Mortalidad asumida para monos congo (*Alouatta palliata*) 26
Cuadro 2: Mortalidad asumida para monos carablanca (*Cebus capucinus*) 27
Cuadro 3: Tropas de monos congo (*Alouatta palliata*) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia (noviembre 2005-marzo 2006). 52
Cuadro 4: Tropas de monos carablanca (*Cebus capucinus*) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia (noviembre 2005-marzo 2006). 53
Cuadro 5: Resultados de pruebas ANOVA al comparar los escenarios base de *Alouatta palliata* (n.s.: no significancia) 54
Cuadro 6: Resultados de pruebas t de student al introducir endogamia en los escenarios de *Alouatta palliata* (n.s.: no significante). 55
Cuadro 7: Resultados de pruebas t de student al introducir una catástrofe en los escenarios de *Alouatta palliata* (n.s.: no significante). 56
Cuadro 8: Resultados de pruebas t de student al introducir endogamia y catástrofe en los escenarios de *Alouatta palliata* (n.s.: no significante). 57
Cuadro 9: Resultados de pruebas t de student al introducir pérdida de hábitat en los escenarios de *Alouatta palliata* (n.s.: no significante). 58
Cuadro 10: Resultados de pruebas t de student al introducir cambios de mortalidad en los escenarios de *Alouatta palliata* (n.s.: no significante). 59
Cuadro 11: Resultados de pruebas t de student al introducir dispersión en los escenarios de *Aoluatta palliata* (n.s.: no significante). 60
Cuadro 12: Resultados de pruebas ANOVA al comparar los escenarios base de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante). 61
Cuadro 13: Resultados de pruebas t de student al introducir endogamia en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante). 62
Cuadro 14: Resultados de pruebas t de student al introducir una catástrofe en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante). 63
Cuadro 15: Resultados de pruebas t de student al introducir endogamia y catástrofe en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante). 64
Cuadro 16: Resultados de pruebas t de student al introducir pérdida de hábitat en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante). 65
Cuadro 17: Resultados de pruebas t de student al introducir cambios de mortalidad en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante). 66

Cuadro 18: Resultados de pruebas t de student al introducir dispersión en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante). 67

Índice de Abreviaturas

Contenido Página

Significado de las abreviaciones que se utilizan en los diferentes escenarios tal como se muestran en las siguientes figuras 43

CAPÍTULO I

1.1 Justificación

En Costa Rica existen cuatro especies de primates silvestres: el mono araña (*Ateles geoffroyi*), el mono carablanca (*Cebus capucinus*), el mono congo (*Alouatta palliata*) y el mono ardilla o tití (*Saimiri oerstedi*). Una de las mayores amenazas para la supervivencia de estas especies es la fragmentación boscosa, la cual disminuye la cantidad de alimento disponible, limita el movimiento de las tropas y la migración de individuos entre éstas (Reid 1997, Mora 2000, Wainwright 2002). A medida que estas especies son más afectadas por las actividades humanas, se vuelve más importante el estudiar los factores que afectan su viabilidad a largo plazo.

En el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, se han registrado monos congo, monos carablanca y monos araña, tres de las cuatro especies de primates silvestres que habitan en Costa Rica. Estas especies se encuentran distribuidas en dos fragmentos con un área total de 101 has. El plan de manejo del refugio incluye el desarrollo de corredores biológicos entre los fragmentos y eventualmente con otras áreas boscosas incluyendo la Reserva Biológica La Selva. Adicionalmente se construirán puentes aéreos entre los fragmentos para aumentar el acceso a recursos alimentarios e intercambio genético entre las tropas de cada especie. Sin embargo, el desarrollo de estos corredores podría tardar varios años para alcanzar su funcionalidad. Para complementar estas acciones de manejo se necesita información sobre la estructura demográfica de las poblaciones de estos primates para analizar la viabilidad de estas a largo plazo. Cabe aclarar que sólo se haencontrado un individuo de mono araña en el refugio, por lo que esta especie no se tomará en cuenta en el estudio.

1.2 Antecedentes

Historia Natural de las especies

Mono congo *(Alouatta palliata)*: Se distribuye desde el sur de México hasta el oeste de Ecuador y el norte de Perú y Colombia. En Costa Rica se encuentra desde el nivel del mar hasta 2500 metros de altitud. Se encuentra tanto en bosques lluviosos como secos de todo el país. Se alimenta principalmente de hojas, las cuales constituyen hasta un 75% de su dieta. Frutas, flores y brotes constituyen el otro 25% (Glander 1983, Reid 1997, Mora 2000, Wainwright 2002). En un estudio de primates en un bosque seco en regeneración realizado en Costa Rica por más de 28 años, se registró un tamaño promedio de tropa que varió entre 8 y 18 individuos. Los grupos estaban conformados por 22% machos, 42% hembras, 19% juveniles y 17% infantes (Fedigan y Jack 2001). En el bosque húmedo de Costa Rica, Stoner (1994) registró un tamaño promedio de 11 individuos por tropa. Los machos representaron el 30% del grupo, mientras que las hembras constituyeron el 40%, los juveniles 20% y los infantes 10% (Stoner 1994). En ausencia de cacería, los monos congo pueden vivir en fragmentos boscosos, hábitats alterados y cerca de poblaciones humanas (Estrada y Coates 1996, Estrada *et al.* 1999, Crokett 1998, Fedigan y Jack 2001, Quan-Rodas 2002). Sin embargo, la supervivencia de estos monos puede estar en riesgo (Crokett 1998). Estudios en México y Costa Rica demuestran que a medida que aumenta el aislamiento y la fragmentación del bosque, disminuye el tamaño poblacional de la especie y en algunos casos se registran extinciones locales (Estrada y Coates-Estrada 1996, Estrada *et al.* 1999, Clarke *et al.* 2002, Daily *et al.* 2003). Esta especie tiene poca variabilidad genética, lo cual probablemente se debe a que las poblaciones actuales provienen de unos pocos individuos fundadores (Quan-Rodas 2002, Zaldívar *et al.* 2003). Actualmente el mono congo está en el Apéndice I de CITES (Inskipp y Gillett 2003) y se encuentra en peligro de extinción en Costa Rica (Solís *et al.* 1999).

Mono carablanca (*Cebus capucinus*): Se distribuye desde Belice hasta el norte de Colombia y Ecuador. En Costa Rica se encuentra desde el nivel del mar hasta los 2500 metros de altitud, tanto en bosques húmedos de la vertiente caribe como en bosques secos de la vertiente pacífica. Son primates omnívoros, 70% de su dieta la constituye frutas y 30% insectos; pero se les ha visto comer lagartijas y crías de pizotes (Freese 1983, Reid 1997, Mora 2000, Wainwright 2002). En un estudio de primates en un bosque seco en regeneración realizado en Costa Rica por más de 28 años, se registró un tamaño promedio de tropa que varió entre 11.5 individuos en 1983 y 18 en 1999 (Fedigan y Jack 2001). Los grupos estaban conformados por 21% machos, 31% hembras, 34% juveniles y 13% infantes (Fedigan y Jack 2001). Se han realizado pocos estudios sobre esta especie en bosques húmedos (Oppenheimer 1990, Boinski y Campbell 1995, 1996). En La Selva, Costa Rica, Boinski y Campbell (1995, 1996) estudiaron una tropa compuesta por 19 individuos, conformada por 11% machos, 25% hembras, 37% juveniles y 26% infantes. Por su parte, Oppenheimer (1990) tras un estudio de varios años en la Isla Barro Colorado, Panamá, calculó un tamaño de 15 individuos por tropa. En promedio, las tropas estaban compuestas por 12% machos, 31% hembras, 41% juveniles y 15% infantes (Oppenheimer 1990). Estos monos tienden a ser muy susceptibles a la pérdida de hábitat y tienden a recuperarse más lentamente que los monos congo (Fedigan y Jack 2001). Chiarello y de Melo (2001) observaron que una especie afín, *Cebus apella*, también era sensible a la fragmentación de bosques en Brasil. Al disminuir el área de los fragmentos boscosos, también se reduce la cantidad de alimento disponible y por ende la cantidad de primates que el fragmento puede mantener (Chiarello 2000, Chiarello y de Melo 2001). Esto concuerda con el estudio de Daily *et al.* (2003) que investigaron la presencia de mamíferos en diferentes hábitats con diferentes grados de alteración humana; *C. capucinus* sólo habitaba en el área boscosa más grande y sin ningún tipo de alteración. El mono carablanca se encuentra en el Apéndice II de CITES (Inskipp y Gillett 2003) y en Costa Rica es catalogado como especie con poblaciones reducidas (Solís *et al.* 1999).

CAPÍTULO II

2.1 Marco Teórico

Fragmentación de hábitat

La destrucción de hábitats que lleva a la fragmentación de poblaciones de especies silvestres, se considera como uno de los principales factores en la reducción de la diversidad biológica (Lacy 1988). La deforestación del bosque o la expansión de tierras agrícolas, aumentan drásticamente la destrucción y fragmentación de los bosques (Bender *et al.* 1998, Estrada y Coates-Estrada 1996). Para muchos organismos, los parches de hábitats remanentes son demasiado pequeños, por lo que se produce una reducción en el tamaño original de las poblaciones (Lacy 1988, Estrada y Coates-Estrada 1996). Además, los fragmentos están esparcidos en un ambiente poco familiar u hostil, lo que lleva a una distribución de poblaciones aisladas física y genéticamente (Bender *et al.* 1998, Estrada y Coates-Estrada 1996).

La fragmentación interrumpe el intercambio genético, provoca depresión por endogamia, intrusión de los bordes al interior del bosque y un deterioro rápido o gradual de las condiciones ecológicas locales, que genera pérdida de recursos tales como alimentos o parejas (Saunders *et al.* 1991, Terborgh 1992, Lacy 1992, 2000). El aislamiento puede causar una saturación del remanente boscoso por parte de algunas especies, lo que produce sobreexplotación de recursos, aumento de competencia, depredación y cambios en la fecundidad. Esto reduce el tamaño de la población efectiva en varias especies y conduce a un colapso potencial de la población restante (Karr 1990, Andrén 1994).

Diferentes autores han comprobado los efectos negativos que tiene la fragmentación del hábitats sobre una gran variedad de taxa. Se han realizado estudios en insectos (Klein 1989, Aizen y Feinsinger 1994a), aves de sotobosque (Stouffer y Bierregaard 1995, Stratford y Stouffer 1999, Laurence y Gomez 2005) y mamíferos (Estrada *et al.* 1994, Estrada y Coates-Estrada 1996, Chiarello 2000, Chiarello y de Melo 2001, Daily *et al.* 2003).

En estudios sobre fragmentación de bosques en la Amazonía, Klein (1989) encontró que varias especies de escarabajos carroñeros y del estiércol raramente se mueven del bosque continuo hacia fragmentos. Estos últimos tenían menos especies, poblaciones más esparcidas y escarabajos de talla menor que las áreas intactas. Al haber menos escarabajos, el proceso de descomposición del estiércol y la fertilización de los remanentes boscosos se vuelve más lenta (Klein 1989). Al estudiar los efectos de la fragmentación sobre la polinización, Aizen y Feisinger (1994a) descubrieron que diferentes insectos polinizadores como abejas, avispas y moscas tienden a disminuir en abundancia, diversidad y cantidad de visitas a las flores a medida que disminuye el área boscosa. Este cambio en los polinizadores puede estar relacionado con la disminución de polen, frutas y semillas en diferentes árboles al aumentar los niveles de fragmentación (Aizen y Feinsinger 1994b).

Las aves del sotobosque en zonas tropicales son muy sensibles a las alteraciones del hábitat (Stouffer y Bierregaard 1995, Stratford y Stouffer 1999). Tras un extenso monitoreo de aves antes y después de la fragmentación de áreas boscosas en la Amazonía, Stouffer y Bierregaard (1995) observaron que la riqueza y abundancia de aves disminuyó notablemente luego de la fragmentación. Muchas especies regresaron después de 5-9 años a los fragmentos, especialmente a los más grandes de 10 has., al permitir la regeneración alrededor de los fragmentos. Sin embargo, los pájaros insectívoros solitarios no pudieron recolonizar los fragmentos (Stouffer y Bierregaard 1995, Stratford y Stouffer 1999). Varios autores han postulado que esta incapacidad de recolonizar fragmentos boscosos se debe a que algunas especies de aves no pueden movilizarse por claros de 80-250 m de ancho que separan remanentes de bosques (Stratford y Stouffer 1999, Laurence y Gomez 2005).

En el caso de los mamíferos, las especies sensibles a la disminución y fragmentación del hábitat poseen una o varias de las siguientes características 1) especies raras con baja densidad poblacional, 2) especies de gran tamaño corporal, 3) especies en la cima de la cadena alimentaria, 4) especies cuyas fuentes de alimento están distribuidas en parches tanto espaciales como temporales y que se agotan con rapidez (Estrada *et al.* 1994, Bender *et al.* 1998, Purvis *et al.* 2000, Chiarello y de Melo 2001, Daily *et al.* 2003). Estudios realizados en Costa Rica (Daily *et al.* 2003) y México (Estrada *et al.* 1994), determinaron que las especies grandes, como el jaguar (*Panthera onca*), la danta (*Tapirus bairdii*) y el oso hormiguero gigante (*Myrmecophaga tridactyla*) fueron catalogadas como

extintas en los sitios estudiados, mientras que algunas especies de félidos, solamente se registraron pocas veces en los remanentes boscosos más grandes.

En estudios realizados con primates se ha visto que al disminuir el tamaño de los fragmentos también cantidades reduce el número de individuos observables (Estrada y Coates-Estrada 1996, Chiarello 2000, Chiarello y de Melo 2001). Por ser de hábitos arbóreos, los monos del neotrópico presentan problemas de movimiento y migración al aumentar la fragmentación y la distancia entre poblaciones aisladas (Wainwright 2002). Chiarello y de Melo (2001) determinaron que los primates más sensibles a la fragmentación en Brasil son los que se alimentan principalmente de frutas. Este recurso está distribuido en parches tanto espaciales como temporales y se agota con rapidez. Al disminuir el área de los fragmentos boscosos también se reduce la cantidad de alimento disponible y por ende la cantidad de primates que el fragmento puede mantener (Chiarello 2000, Chiarello y de Melo 2001).

Efectos demográficos y genéticos de la fragmentación

Existen otros factores además de la pérdida de hábitats naturales que amenazan la supervivencia de las especies. Entre estos procesos se encuentran la fragmentación y reducción de poblaciones, que ponen en movimiento procesos secundarios y pueden causar un mayor declive o una eventual extinción. Estos factores de riesgo generan efectos genéticos y demográficos negativos para la población (Shaffer 1981, 1987, Gilpin y Soulé 1986, Lacy 1992, 1997, Reed 2005).

Cuando el número de animales reproductivos es muy bajo, la endogamia (apareamiento entre parientes) se vuelve inevitable. Los animales producto de la endogamia a menudo tienen mayor tasa de defectos de nacimiento, menor crecimiento, alta mortalidad y baja fecundidad. A este conjunto de características que actúan negativamente sobre el valor adaptativo se denomina depresión por endogamia (Lacy 1997, Keller y Waller 2002). La pérdida de variación genética puede afectar la persistencia de una población de diferentes maneras. Primero, la baja fecundidad y supervivencia de los individuos con un alto nivel de endogamia tienden a disminuir la tasa de crecimiento poblacional, lo cual puede aumentar la probabilidad de extinción causada por fluctuaciones estocásticas (Gilpin

y Soulé 1986, Goodman 1987). Al reducirse el crecimiento se reduce la capacidad de recuperarse de un declive poblacional, especialmente si los impactos de la endogamia son acentuados en ambientes inestables (Schmitt y Ehrhardt 1990).

La deriva genética es un efecto estocástico y consiste en un cambio aleatorio en la frecuencia de alelos de una generación a otra y puede provocar la pérdida de los alelos menos frecuentes o fijar los más comunes, resultando en una disminución de la diversidad genética de la población. En poblaciones pequeñas este fenómeno podría aumentar y fijar alelos recesivos y letales. Esto puede llevar a un ciclo en el que la fijación o eliminación de estos alelos provoca la pérdida del valor adaptativo de los individuos de la población, lo cual con el tiempo disminuye el tamaño total de esta. Si la población se vuelve más pequeña, los efectos de la deriva genética se acentúan y eventualmente la población podría extinguirse (Gilpin y Soulé 1986, Shaffer 1987, Miller y Lacy, 2005, Reed 2005).

A medida que el tamaño de las poblaciones se reduce, surgen nuevas amenazas para su estabilidad y persistencia. Estos problemas generalmente son el resultado de procesos estocásticos (Shaffer 1981, 1987; Lacy 1997). Dichos factores se dividen en cuatro clases: 1) incertidumbre demográfica: la variación al azar en el número de nacimientos, muertes y proporción sexual en una población; 2) variación ambiental: la fluctuación demográfica causada por variaciones ambientales, tales como clima, enfermedades, abundancia de presas y depredadores; 3) eventos catastróficos: son variaciones ambientales extremas, como enfermedades epidémicas, huracanes, incendios forestales, etc., que ocurren de manera azarosa y pueden diezmar las poblaciones; 4) incertidumbre genética o deriva genética: la acumulación y fluctuaciones no adaptativas de frecuencias alélicas como resultado de la transmisión azarosa de genes en cada generación. Estas oscilaciones alteran la supervivencia y las probabilidades reproductivas de los individuos (Gilpin y Soulé 1986, Shaffer 1987, Miller y Lacy, 2005). Los procesos estocásticos causar inestabilidad en las poblaciones. La inestabilidad se traduce en fluctuaciones demográficas y genéticas, que a su vez aumentan la inestabilidad y el declive de las poblaciones hasta provocar su extinción. Los factores que generan inestabilidad poblacional se denominan “vórtices de extinción” y son el tema central de los análisis de viabilidad de poblaciones (Gilpin y Soulé 1986, Soulé 1987, Boyce 1992, Lacy 1993/1994, Akçaya *et al.* 1999, Lacy 2000).

Análisis de viabilidad de poblaciones (AVP)

Los AVP son métodos de análisis cuantitativos que determinan la probabilidad de extinción de una población (Miller y Lacy 2005). Otra definición propuesta por Shaffer (1990) es cualquier método usado para determinar la mínima población viable (MPV) de una especie. Biológicamente, la MPV es el tamaño mínimo de una población por debajo del cual el destino de ésta es dominado principalmente por los factores estocásticos que caracterizan los vórtices de extinción (Miller y Lacy 2005). En una forma más amplia, un AVP es la estimación de la probabilidad de extinción y otras variables relacionadas con la estabilidad de una población, mediante análisis que incorporan amenazas a la supervivencia de la población en programas que modelan el proceso de extinción (Gilpin y Soulé 1986, Lacy 1993/1994).

Además de estimar la probabilidad de extinción de una población, los AVP pueden generar otro tipo de información relacionada con la conservación de pequeñas poblaciones (Lidenmayer *et al*. 1993). La aplicación de esta técnica puede 1) informar sobre cómo se comporta la población en el tiempo, 2) identificar los factores que amenazan una población, 3) usarse para definir un área crítica mínima para la supervivencia de la población y 4) mejorar el manejo y la toma de decisiones con respecto a una población. Estas características han hecho de los AVP herramientas importantes en políticas de conservación o en planes de recuperación de especies en peligro y con poblaciones fragmentadas, por ej. la iguana cubana (*Cyclura nubila nubila*) (Rodríguez *et al.* 2003), el manatí mexicano (*Trichechus manatus*) (Guichard *et al.* 2001), el mono aullador de manto (*Alouatta palliata mexicana*) de México (Rodríguez *et al.* 1996), el mono ardilla (*Saimiri oerstedi citrinellus*) de Costa Rica (Wong *et al.* 1994, Matamoros *et al.* 1996) y el tamarín leonado (*Leontopithecus* sp.) (Seal *et al.* 1990, Ballou *et al.* 1998).

2.2 Objetivo General

Estudiar los efectos de la fragmentación de bosques en la viabilidad de las poblaciones de mono congo *(Alouatta palliata)* y mono carablanca (*Cebus capucinus*) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia.

2.3 Objetivos Específicos

1. Realizar un análisis de viabilidad de las poblaciones de monos congo y carablanca.

2. Comparar escenarios de poblaciones aisladas con escenarios de poblaciones continuas para determinar el efecto de la fragmentación en la viabilidad de las poblaciones de monos congo y carablanca.

3. Realizar un análisis de sensibilidad para determinar cuáles son los parámetros demográficos que deberían considerarse como potenciales medidas de conservación más importantes para la persistencia a largo plazo de las poblaciones de monos congo y carablanca.

CAPÍTULO III

3.1 Metodología

Área de estudio

El Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal (10º 27'N – 83º 56' O) se sitúa dentro de los límites de Finca Nogal, propiedad de la Compañía Bananera del Atlántico. (Bach 2004). La precipitación promedio anual es de 4000 mm, con picos de lluvia en junio/julio y noviembre/diciembre. La temperatura promedio mensual es de 25,8 °C (Sanford *et al.* 1994). Estos datos sitúan al Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal en la zona de vida de Bosque Muy Húmedo Tropical (Bolaños y Watson 1993, Bach 2004). Actualmente el Refugio se compone de dos fragmentos boscosos que suman 103 has. (Fig. 1). Tanto el Área 1 (66.99 has.) como el Área 2 (35.67 has.), están compuestas principalmente por bosque secundario en distintos estados de sucesión y charral denso dominado por caña brava (*Gynerium sagittatum*, Poaceae). El área boscosa del Área 1 es de aproximadamente 4 has. (J. Bogantes, com. pers. 2005) y en el Área 2 es de 27.25 has. (Bach 2004). En conjunto, los dos fragmentos poseen al norte 2 kms. de playones colindantes con el Río Sucio (Bach 2004).

Caracterización de la estructura demográfica de la población

Se efectuaron caminatas por senderos existentes en busca de tropas de ambas especies. Se caminó lentamente para poder detectar cualquier señal indicativa de la presencia de monos (sonidos, vegetación comida, heces, etc.). Una vez localizada una tropa, por medios visuales y con la ayuda de binoculares los observadores (1 a 3 personas) contaron y clasificaron los miembros hasta alcanzar un número y composición iguales. Seguidamente, se inició la búsqueda de otras tropas. Cada individuo se asignó a una de

cuatro clases: macho adulto, hembra adulta, juvenil e infante. Se usaron marcas características y composiciones de edad y sexo distintivas para identificar el mismo grupo en días sucesivos para nuevos conteos.

Clases de edad/sexo en *Alouatta palliata*: El sexo de los monos congo adultos no presenta dificultades para el observador, ya que los machos presentan un escroto de color blanco bien desarrollado. Al carecer de esta característica, las hembras pueden diferenciarse fácilmente. A edades más tempranas, antes del desarrollo del escroto, hembras y machos jóvenes pueden confundirse, por lo que los juveniles e infantes no se dividieron en clases de sexo. Las crías se diferencian por su pequeño tamaño, estar siempre aferradas al cuerpo de su madre o si tienen alguna independencia, abrazan a su madre ante alguna amenaza o cuando la tropa se moviliza. Se clasificaron como juveniles los individuos que poseían estas características: tamaño corporal menor al de los adultos, total independencia de las hembras adultas, escroto no desarrollado y ninguna cría dependiente (Fedigan *et al.* 1985).

Clases de edad/sexo en *Cebus capucinus*: La diferenciación de individuos de esta especie requiere de experiencia y el uso de binoculares**.** La forma de la cabeza y la ausencia de pelo facial son característicos en los machos adultos. En particular, la mandíbula inferior es notablemente cuadrada cuando los caninos se desarrollan completamente en los machos adultos. Los mechones de pelo facial que poseen las hembras no los poseen los machos. Estos en cambio tienen gran cantidad de pelo alrededor de los hombros y encima de los brazos, lo que les da una apariencia robusta. Identificar el sexo de infantes y juveniles de monos carablanca es difícil. El escroto de los subadultos es difícil de ver excepto a corta distancia y los infantes son aún más difíciles. Los juveniles e infantes no se clasificaron según el sexo. Se consideraron infantes los individuos de tamaño pequeño que están siempre aferrados al cuerpo de su madre o si muestran alguna independencia, se agarran a su madre ante alguna amenaza o cuando la tropa se moviliza. Se clasificaron como juveniles los individuos que tenían estas características: tamaño corporal menor al de los adultos, total independencia de las hembras adultas, escroto no desarrollado y ninguna cría dependiente (Fedigan *et al.* 1985).

Análisis de Viabilidad de Poblaciones

El análisis de viabilidad se realizó con el programa de computadora VORTEX 9.61 (Miller y Lacy 2005), a partir de los datos de la estructura demográfica de la población y referencias bibliográficas sobre la historia natural de las especies. Este programa utiliza una simulación Monte Carlo para modelar los efectos que tienen los procesos determinísticos y estocásticos (demográficos, ambientales y genéticos) sobre las poblaciones. Al comienzo, el programa crea individuos para formar la población inicial, luego cada animal va recorriendo diferentes eventos del ciclo de vida (nacimiento, dispersión, reproducción, muerte). Eventos como el éxito reproductivo, tamaño de la camada y supervivencia de la población son determinados según las probabilidades que se ingresan al modelo. Consecuentemente, cada corrida (iteracción) del modelo da un resultado diferente. Al permitir que las variables cambien al azar dentro de ciertos límites, el programa predice el riesgo de extinción en intervalos específicos (por ejemplo, cada 100 años con 1000 simulaciones), el tiempo promedio de extinción de las poblaciones simuladas que desaparecieron durante el periodo modelado y el tamaño promedio de las poblaciones que sobrevivieron (Lacy 1993, Lacy 2000, Miller y Lacy 2005).

VORTEX no intenta dar respuestas absolutas, pues proyecta estocásticamente las interacciones de los valores que se ingresan en el modelo, además de los procesos aleatorios que intervienen en la naturaleza. La interpretación de los resultados depende del conocimiento de la biología de la especie y los factores ambientales que afectan a la población (Matamoros *et al.* 1996).

Diseño de modelos

Los valores utilizados para el modelo base de poblaciones fueron obtenidos a partir de los censos de la población en estudio y fuentes de literatura de ambas especies. Una vez ingresados los datos para el escenario de entrada, se realizaron diferentes análisis de sensibilidad. Un análisis de sensibilidad mide cambios en las predicciones del modelo, en respuesta a la variación en los valores de parámetros difíciles de estimar, o para reflejar el impacto de medidas de manejo sobre las poblaciones. Los análisis de sensibilidad sirven

para determinar cuáles parámetros se tienen que estimar de forma más cuidadosa (Akçakaya *et al.* 1999).

Población fragmentada: Este modelo refleja la situación actual de la población de primates en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal.

Una única población: Se modeló una sola población, simulando la condición de cero fragmentación. En el Plan de Manejo del Refugio se estipula un proyecto de reforestación de la zona que separa los fragmentos (Bach 2004). Este modelo refleja los efectos que tendrá dicha unión sobre la viabilidad poblacional de las dos especies.

Cada escenario se corrió 500 veces y con proyecciones de 100 años, como se ha hecho con otros AVP en otras especies de monos del Neotrópico (Seal *et al.* 1990, Wong *et al.* 1994, Matamoros *et al.* 1996, Rodríguez *et al.* 1996, Ballou *et al.* 1998). En las simulaciones realizadas se evaluará la tasa de crecimiento poblacional, probabilidad de persistencia, tamaño promedio de la población y el nivel de diversidad genética retenida.

Parámetros que se tomaron en cuenta en los modelos

1. **Depresión por endogamia**: La depresión por endogamia puede afectar en forma negativa la viabilidad de poblaciones pequeñas (Amos y Balmford 2001, Keller y Waller 2002). En el modelo base no se tomará en cuenta este parámetro, pero se incluirá en un análisis de sensibilidad para compararlo con el modelo base y así analizar el impacto de este factor sobre la viabilidad de las poblaciones. Al no poder obtener datos de esta variable sobre la población en estudio, se asumió el valor propuesto por el programa (Ralls *et al.* 1988, Miller y Lacy, 2005)

2. **Sistema de apareamiento**: Tanto *A. palliata* como *C. capucinus* son especies polígamas (Neville *et al.* 1988, Fragaszy *et al.* 2004).

3. **Edad promedio de la primera reproducción**

Alouatta palliata: Las hembras tienen su primer cría a los 3.5 - 4 años de edad (Glander 1980). VORTEX acepta sólo números enteros en este parámetro, por lo que se ingresó el valor de 4 años. Los machos, comienzan a copular entre los 48-52 meses de edad, lo que unido a un período de gestación de 186 días da como resultado un valor aproximado de 5 años de edad cuando nace la primera cría (Glander 1980).

Cebus capucinus: Las hembras de esta especie comienzan a tener crías a partir de los 6 años de edad (Fedigan y Jack 2004, Jack y Fedigan 2004b). Los machos comienzan a copular aproximadamente a los 7 años de edad, lo que unido a un período de gestación de 5.4 meses da como resultado un valor aproximado de 8 años de edad cuando nace la primera cría (Fedigan y Rose 1995, Fedigan y Jack 2004).

4. **Expectativa máxima de vida**: VORTEX asume que los animales se reproducen durante toda su vida adulta (Miller y Lacy 2005). No se ha encontrado evidencia de menopausia en ninguna de las especies (Glander 1980, Fragaszy *et al.* 2004). Por tanto se asumió que sí se reproducen durante toda su vida adulta.

Alouatta palliata: Aunque no se sabe con precisión cuánto vive esta especie, se estima que pueden vivir hasta 20 años (Clarke y Glander 1984, Ross 1988, Milton 1990).

Cebus capucinus: Tampoco se sabe con precisión cuánto vive esta especie. Si tomamos en cuenta que en primates la longevidad está correlacionada con el tamaño del cerebro (Fragaszy *et al.* 2004) y que los carablancas poseen un cerebro más grande que el de los congos (Fedigan y Rose 1995), probablemente vivan más que estos. Fedigan y Jack (2004) estiman que los machos pueden vivir hasta los 25 años de edad; por tanto, se tomará este valor para los modelos.

5. **Proporción de sexos al nacer**

Alouatta palliata: Para esta especie se registra una proporción de 1:1 (Glander 1980, Clarke y Glander 1984).

Cebus capucinus: En esta especie se ha observado que nacen más machos que hembras (Fragaszy *et al.* 2004); sin embargo no hay evidencia de que haya un mecanismo que favorezca los nacimientos de machos en primates, por lo que siempre es mejor asumir una proporción 1:1 (J. Ballou, com. pers. 2006).

6. .**Proporción de hembras adultas que se reproducen**: Para calcular este dato se utilizó la fórmula propuesta en el manual de VORTEX. Esta fórmula toma en cuenta los intervalos de nacimiento si la cría sobrevive al primer año de edad y si la cría muere antes de esta edad, lo que causa que la hembra entre en celo antes de lo esperado (Miller y Lacy 2005).

Alouatta palliata: Tomando en cuenta los intervalos de nacimiento de Glander (1980) y Clarke y Glander (1984), la proporción de hembras que se reproducen es del 65%.

Cebus capucinus: La proporción de hembras que se reproducen es de 50% (Fedigan 2003).

7. **Proporción de machos adultos que se reproducen**

Alouatta palliata: Todos los machos adultos dentro de una tropa pueden copular (Salas 2001, Jones 2002).

Cebus capucinus: Al igual que los monos congo, todos los machos adultos dentro de una tropa pueden copular (Jack y Fedigan 2004a, Muniz *et al.* 2006).

8. **Mortalidad**: Existe poca literatura sobre mortalidad en ambas especies. De hecho, no existen datos de mortalidad en las clases y edades en que los individuos empiezan a

migrar (Glander 1980, Milton, 1990, Glander 1992, Fedigan *et al.* 1996, Fragaszy *et al.* 2004). Para el modelo base los valores se estimaron a partir de: 1) valores de mortalidad infantil hallados en la literatura; 2) el valor promedio de la proporción de hembras adultas:machos adultos según la literatura (Chapman y Balcomb 1998, Fragaszy *et al.* 2004); 3) la tasa intrínseca de crecimiento reportada para ambas especies en la literatura y 4) que cantidades número de individuos que sobreviven a la edad máxima establecida no supere el 15% en una tabla de crecimiento determinístico (J. Ballou, com. pers. 2006). Para las desviaciones estándar se utilizaron valores bajos que no superaran la mitad del valor de la mortalidad. Ya que pueden existir variaciones entre las poblaciones causadas por: a) diferencias en la cantidad y calidad de recursos alimentarios, b) imprecisiones en los conteos, c) dispersión de individuos hacia otra área censada, d) estocasticidad demográfica, e) variaciones ambientales (Matamoros *et al.* 1996, R. Sánchez, com. pers. 2006) se realizaron diferentes simulaciones aumentando y disminuyendo los valores de mortalidad en un 2% para determinar la sensibilidad de las poblaciones a los cambios de mortalidad.

A. palliata: Los machos tienen una gran probabilidad de morir antes de alcanzar el primer año de vida, con valores cercanos al 50%, mientras que para las hembras dicha probabilidad es baja (Glander 1980, Clarke y Glander 1984, Glander 1992). Una vez que alcanzan las edades juveniles, esta tendencia de mayor mortalidad de los machos con respecto a las hembras al parecer se mantiene (Glander 1980, Clarke y Glander 1984, Glander 1992). En la edad adulta, la mortalidad de ambos sexos podría ser que se reduzca (Glander 1980).

A partir de información bibliográfica, se estableció que la proporción promedio de machos adultos por hembras adultas en una tropa es cercana a 0.5 (Glander 1980, Clarke *et al.* 2002, Zucker y Clarke 2003, Stoner 1994, Fedigan y Jack 2001, Milton 1990, Milton 1996, García-Orduña 1995, Estrada 1982, Estrada y Coates-Estrada 1996, Estrada et al 1999, Estrada *et al.* 2001, Winkler *et al*. 1999, Lipold 1990, Chapman et al 1989, Chapman y Balcomb 1998). En cuanto a crecimiento anual, los valores calculados en La Pacífica y Santa Rosa oscilan entre 2.5% y 3.0% (Zucker y Clarke 2003, Fedigan y Jack 2001). Teniendo en cuenta la información anterior la mortalidad asumida es la siguiente:

Cuadro 1: Mortalidad asumida para monos congo (*Alouatta palliata*)

Edad	Hembras	Edad	Machos
0-1 años	25±10	0-1 años	50±10
1-2 años	22±9	1-2 años	22±9
2-3 años	15±7	2-3 años	25±10
3-4 años	10±5	3-4 años	20±7
Edad adulta	8±4	4-5 años	10±5
		Edad adulta	6±3

Cebus capucinus: En esta especie también se registra una mayor mortalidad de machos que de hembras durante el primer año de vida (Fedigan *et al.* 1996). Una vez que alcanzan las edades juveniles, esta tendencia de mayor mortalidad de machos con respecto a hembras al parecer se mantiene (Fedigan *et al.* 1996, Jack y Fedigan 2004 a y b, Fragaszy *et al.* 2004). En la adultez, la mortalidad de ambos sexos podría ser que se reduzca, dado que pueden vivir hasta 25 años.

A partir de información bibliográfica, se estableció que el valor promedio de machos adultos por hembras adultas en una tropa es cercano a 0.60 (Chapman *et al.* 1989, Boinski y Campbell 1995, Oppenheimer 1990, Fedigan y Jack 2001, Perry, 1996, Lippold 1990, Panger *et al.* 2002). Con respecto al crecimiento anual, el valor registrado en Santa Rosa en los años 1984-1999 es de 2.0% (Fedigan y Jack 2001). Teniendo en cuenta la información anterior la mortalidad asumida es la siguiente:

Cuadro 2: Mortalidad asumida para monos carablanca (*Cebus capucinus*)

Edad	Hembras	Edad	Machos
0-1 años	17±7	0-1 años	30±10
1-2 años	15±7	1-2 años	20±8
2-3 años	12±5	2-3 años	17±7
3-4 años	8±4	3-4 años	15±7
4-5 años	7±3	4-5 años	12±5
Edad adulta	6±3	5-6 años	10±5
		6-7 años	10±5
		7-8 años	7±3
		Edad adulta	7±3

9. **Concordancia entre reproducción y supervivencia**: Es muy probable que los factores que afectan la supervivencia de los monos de ambas especies también afecten la reproducción. En años con baja cantidad o calidad de alimento, cantidades número de crías puede ser menor al de años buenos (R. Sánchez, com. pers. 2006); por tanto, en todos los escenarios se especificó que existe una concordancia entre fluctuaciones anuales de supervivencia y reproducción.

10. **Correlación de variaciones ambientales entre poblaciones**: Aunque algunos factores podrían afectar a un sólo fragmento, la mayoría de las fluctuaciones ambientales afectarían a las dos subpoblaciones, dada la cercanía entre ambas, por tanto, se asumió que existe una correlación de 0.95 en las variaciones de reproducción y supervivencia entre ambos fragmentos.

11. **Dispersión**: En el modelo de población fragmentada, se realizaron simulaciones que incluyen porcentajes de dispersión (10%, 20%, 40%) entre los fragmentos; primero porque no se sabe con certeza si la distancia que separa ambos fragmentos realmente es suficiente para aislar por completo a las subpoblaciones, segundo, porque la conexión

entre los fragmentos se dará de forma gradual, por lo que el intercambio de individuos irá aumentando conforme se restablezca la conexión entre los parches de bosque.

12. **Capacidad de carga**: No se sabe con certeza si en la actualidad las poblaciones ya alcanzaron su capacidad de carga. Cuando no se tiene seguridad sobre este parámetro, es mejor asumir que el valor de este factor es igual al número de individuos presentes en la población (R. Sánchez, com. pers. 2006)

    El refugio se ve inundado periódicamente por el Río Sucio, el cual deposita una capa de sedimento que va secando los árboles, que con el tiempo caen al suelo, generando una reducción del parche boscoso (Bach 2004). Debido a lo anterior, se realizaron escenarios que incluyen pérdidas anuales en la capacidad de carga de 0.25%, 0.5% y 1% anuales por un período de 50 años, con el fin de simular los efectos que el Río Sucio genera sobre el bosque.

13. **Catástrofes**: A pesar de que se sabe poco acerca de la frecuencia o severidad de las catástrofes, éstas pueden tener una influencia muy negativa en la persistencia de poblaciones pequeñas (Gilpin y Soulé 1986, Shaffer 1987, Reed *et al.* 2003). En el caso de los primates, entre los eventos catastróficos que los podrían afectar están inanición, huracanes y epidemias (Boinski *et. al*. 1998, Chapman y Balcomb 1998, Crokett 1998, Rudran y Fernandez-Duque 2003). En varios escenarios se modelaron los efectos de una catástrofe con una ocurrencia de una vez cada 100 años, con un 40% de reducción en reproducción y un 60% de reducción en supervivencia. Estos valores fueron tomados de un PVA de *A. palliata* realizado por Rodríguez *et al.* (1996).

Análisis estadístico

Modelos Base

Para comparar entre los escenarios base de población fragmentada y población continua, se realizaron pruebas ANOVA (Zar 1996) comparando: 1) Probabilidad de persistencia, 2) Tasa intrínseca de crecimiento y 3) Diversidad genética. No se realizó esta prueba estadística para comparar el tamaño poblacional, ya que esta variable depende de la capacidad de carga y tanto los fragmentos como la población continua tienen valores únicos y diferentes de capacidad de carga, por lo que no se vio la necesidad de comparar el tamaño final de la población.

Análisis de Sensibilidad

Para comparar los escenarios base y los diferentes escenarios de sensibilidad, se realizaron pruebas t de student (Zar 1996). En cada análisis estadístico se comparó el valor de: 1) Probabilidad de persistencia, 2) Tasa intrínseca de crecimiento, 3) Tamaño poblacional y 4) Diversidad genética, del escenario base con el valor del escenario de sensibilidad.

Figura 1: Fotografía aérea (febrero, 2004) de los dos fragmentos del Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal (Fuente: Bach 2004).

CAPÍTULO IV

4.1 Resultados

Caracterización de la estructura demográfica de la población

Alouatta palliata: Se determinó que en el Refugio Nogal existe una población de 60 individuos distribuidos en siete tropas. En el Área 1 se encontraron 25 animales distribuidos en dos tropas de 12 y 13 individuos. En el Área 2 se hallaron 35 monos repartidos en cinco tropas, cuyo tamaño varió de cinco a diez individuos (Cuadro 3).

Las hembras adultas representaron la categoría más abundante en las tropas; en el Área 1 constituyeron un 56% y en el Área 2 un 40%. El segundo grupo más abundante fue el de machos adultos, con un24% en el Área 1 y 31% en el Área 2. Los juveniles representaron un 12% en el Área 1 y un 11% en el Área 2, mientras que los infantes constituyeron un 8% en el Área 1 y 17% en el Área 2 (Cuadro 4).

Con base en el área del Refugio, se estableció que la densidad poblacional de monos congo en el Área 1 es de 0.37 individuos/ha y en el Área 2 es de 0.98 individuos/ha. Si se toma sólo la cantidad de bosque existente, el Área 1 tendría una densidad poblacional de 6.25 individuos/ha y el Área 2 tendría 1.28 individuos/ha.

Cebus capucinus: Se encontraron tres tropas con un estimado poblacional de 50 individuos. Esta especie resultó ser muy tímida ante la presencia de observadores y no se pudo determinar con exactitud la composición de las tropas. En el Área 1 se encontró una tropa de 32 animales, mientras que en el Área 2 existen dos tropas de ocho y diez individuos (Cuadro 5).

La densidad poblacional de carablancas fue de 0.47 individuos/ha en el Área 1 y 0.51 individuos/ha en el Área 2. Al tomar en cuenta sólo la superficie boscosa, el Área 1 tendría una densidad de 8.00 individuos/ha y el Área 2 tendría 0.66 individuos/ha.

Análisis de Viabilidad de Poblaciones[1]

Escenarios Base

***Alouatta palliata*:** La probabilidad de persistencia durante 100 años de las poblaciones aisladas estuvo entre 0.86 ± 0.35 para el Área 1 y 0.96 ± 0.21 para el Área 2. (Figs. 2A y 2B, Cuadro 5). Por su parte, el modelo base de una sola población tuvo una probabilidad de 1.00 ± 0.00 de persistencia (Fig. 2C, Cuadro 5). Tanto el escenario con fragmentación como el de población continua tuvieron un crecimiento poblacional similar con valores de 0.03 (Fig. 3A, 3B, 3C, Cuadro 5). El tamaño de la población tuvo una pérdida de alrededor de cinco individuos tanto en los escenarios con fragmentación como el de población continua (Figs. 4A, 4B, 4C, Cuadro 5). Se encontró que entre más pequeño es el tamaño de la población, mayor es la pérdida de diversidad genética (Figs. 5A, 5B, 5C, Cuadro 5). Así, en el Área 1 la diversidad genética es de 0.55 ± 0.16, en el Área 2 es de 0.67± 0.12 y si la población fuera continua sería de 0.81 ± 0.06.

***Cebus capucinus*:** La probabilidad de persistencia de las poblaciones aisladas estuvo entre 0.97 ± 0.22 para el Área 1 y 0.54 ± 0.50 para el Área 2. (Fig. 6A, 6B, Cuadro 12). Por su parte, el modelo base de una sola población tuvo una probabilidad de persistencia de 0.99 ± 0.05 (Fig. 6C, Cuadro 12). La subpoblación más grande del Área 1 mostró un crecimiento poblacional alto, con un valor de 0.02 ± 0.12, mientras que la población más pequeña del Área 2 tuvo un valor de 0.009 ± 0.15 (Figs. 7A, 7B, Cuadro 12). Si la población fuera continua, este valor llegaría a 0.02 ± 0.09 (Fig. 7C, Cuadro 12). El tamaño de la población disminuyó a 26 ± 7 individuos en el Área 1 y a 13 ± 4 en el Área 2, en el escenario de una sola población el tamaño de la población sería de 44 ± 7 animales (Figs. 8A, 8B, 8C, Cuadro 12).

Al igual que con los monos congo, cuanto más pequeño es el tamaño de la población, mayor es la pérdida de diversidad genética (Figs. 9A, 9B, 9C, Cuadro 12). Así, en la población del Área 1 la diversidad genética sería de 0.69 ± 0.11, en la del Área 2 sería de 0.52 ± 0.17 y si la población fuera continua sería de 0.81 ± 0.06.

---

[1] Las medidas de dispersión se dan en término de desviación estándar

Depresión por endogamia

***Alouatta palliata*:** La depresión por endogamia afectó negativamente las poblaciones de ambos modelos. En el modelo con la población fragmentada la probabilidad de persistencia por 100 años se redujo a 0.52 ± 0.50 en el Área 1 y 0.80 ± 0.40 en el Área 2 (Figs. 2A, 2B, Cuadro 6). El impacto de la depresión por endogamia sobre la probabilidad de persistencia sería menos severo en una población continua, bajando a 0.97 ± 0.16 (Fig. 2C, Cuadro 6). La tasa de crecimiento poblacional disminuyó a 0.002 ± 0.15 en el Área 1 y a 0.007 ± 0.13 en el Área 2, mientras que en una población continua la tasa de crecimiento se reduciría a 0.02 ± 0.10 (Figs. 3A, 3B, 3C, Cuadro 6). El tamaño de la población sería de 14 ± 7 individuos en el Área 1 y 22 ± 10 en el Área 2 (Figs. 4A, 4B, Cuadro 6). En el escenario de población continua el tamaño de la población se mantendría en 47 ± 12 animales al término de 100 años (Fig. 4C, Cuadro 6). Los valores de diversidad genética se mantuvieron casi iguales al escenario base tanto en el escenario de poblaciones fragmentadas como en el de una población continua. El Área 1 mostró una diversidad de 0.54 ± 0.18 y el Área 2 tuvo un valor de 0.65 ± 0.14 (Figs. 5A, 5B, Cuadro 6), mientras que la población continua presentaría un valor de 0.80 ± 0.06 (Fig. 5C, Cuadro 6).

***Cebus capucinus*:** La depresión por endogamia afectó de forma negativa la probabilidad de persistencia de la población fragmentada;ésta se redujo a 0.84 ± 0.36 para el Área 1 y 0.29 ± 0.45 para el Área 2 (Figs. 6A, 6B, Cuadro 13). La depresión por endogamia sería menos severa en una población continua, pues la probabilidad de persistencia sería 0.99 ± 0.14 (Fig. 6C, Cuadro 13). La tasa de crecimiento anual disminuyó a 0.007 ± 0.11 en el Área 1 y -0.005 ± 0.15 en el Área 2; si la población fuera continua la tasa de incremento se reduciría a 0.014 ± 0.09 (Figs. 7A, 7B, 7C, Cuadro 13). El tamaño de la población sería de 20 ± 8 individuos en el Área 1 y 9 ± 5 en el Área 2, mientras que en una población continua el tamaño se mantendría en 39 ± 11 animales al término de 100 años (Figs. 8A, 8B, 8C, Cuadro 13). Los valores de diversidad genética para los escenarios con fragmentación no se vieron afectados al introducir el efecto de endogamia. El Área 1 presentó una diversidad de 0.69 ± 0.14 y el Área 2 tuvo un valor de 0.51 ± 0.17 (Figs. 9A, 9B, Cuadro 13). El valor de

la diversidad genética en escenarios con población continua sería de 0.81 ± 0.06, similar al escenario base (Fig. 9C, Cuadro 13).

Catástrofe

***Alouatta palliata*:** La inclusión de una catástrofe, también afecta de forma negativa a los modelos base. La probabilidad de persistencia disminuye a 0.58 ± 0.50 en el Área 1 y a 0.73± 0.44 en el Área 2 (Fig. 2A, 2B, Cuadro 7). En la población continua, al incluir una catástrofe, la probabilidad de persistencia bajaría a 0.89 ± 0.28 (Fig. 2C, Cuadro 7). El crecimiento de la población caería a 0.02 ± 0.17 en el Área 1 y a 0.02 ± 0.16 el Área 2 (Figs. 3A, 3B, Cuadro 7). Para una población continua, la inclusión de una catástrofe provocaría que la tasa de crecimiento disminuyera a 0.02 ± 0.15 (Fig. 3C, Cuadro 7). En cuanto al tamaño de la población, el Área 1 mantendría 17 ± 7 animales, mientras que el Área 2 tendría 26 ± 9 individuos al transcurrir 100 años (Figs. 4A, 4B, Cuadro 7). Por su lado, la población continua lograría mantener 46 ± 16 animales (Fig. 4C, Cuadro 7). La diversidad genética al incluir una catástrofe en los escenarios tiende a disminuir. El Área 1 tendría una diversidad genética de 0.53 ± 0.17 y el Área 2 un 0.63 ± 0.14 (Figs. 5A, 5B, Cuadro 7). En una población continua, el valor de la diversidad genética sería de 0.76 ± 0.10 (Fig. 5C, Cuadro 7).

***Cebus capucinus*:** Una catástrofe desestabilizaría tanto a una población fragmentada como a una continua. La probabilidad de persistencia disminuye a 0.69 ± 0.47 en el Área 1 y a 0.31 ± 0.44 en el Área 2 (Figs. 6A, 6B, Cuadro 14). La probabilidad de persistencia bajaría a 0.85 ± 0.37 en los escenarios de población continua (Fig. 6C, Cuadro 14). El crecimiento de la población caería a 0.008 ± 0.16 en el Área 1, mientras que el Área 2 tendría un crecimiento de 0.00 ± 0.17 (Figs. 7A, 7B, Cuadro 14). En una población continua, esta variable tendría un valor de 0.01 ± 0.15 (Fig. 7C, Cuadro 14). En cuanto al tamaño de la población, el Área 1 disminuiría a 23 ± 9 animales, mientras que el Área 2 bajaría a 12 ± 5 (Figs. 8A, 8B, Cuadro 14). Por su parte, en una población continua el tamaño de la población caería a 36 ± 14 animales (Fig. 8C, Cuadro 14). La diversidad genética tiende a disminuir al incorporar una catástrofe en los escenarios. El Área 1 tendría un valor de 0.65

± 0.15 y el Área 2 baja a un valor de 0.51 ± 0.17 mientras que el escenario de una población continua mantendría una diversidad genética de 0.76 ± 0.10 (Figs. 9A, 9B, 9C, Cuadro 14).

Depresión y Catástrofe

***Alouatta palliata*:** Si por separado tanto la depresión por endogamia como una catástrofe aumentan la inestabilidad de la población fragmentada, la ocurrencia de ambas en un mismo escenario disminuye drásticamente la viabilidad de la subpoblaciones fragmentadas. La probabilidad de persistencia disminuye a 0.23 ± 0.02 en el Área 1 y a 0.51 ± 0.50 en el Área 2 (Figs. 2A, 2B, Cuadro 8). Al incluir ambas fuentes de riesgo en el escenario de una población continua, la probabilidad de persistencia sería de 0.80 ± 0.40 (Fig. 2C, Cuadro 8). La tasa de crecimiento es negativa en ambas subpoblaciones del escenario con fragmentación,-0.005 ± 0.18 para el Área 1 y -0.003 ± 0.16 para el Área 2 (Figs. 3A, 3B, Cuadro 8). En una población continua, el crecimiento se mantendría en 0.006 ± 0.15 (Fig. 3C, Cuadro 8). En un escenario fragmentado la población se reduciría a 13 ± 7 en el Área 1 y 19 ± 10 individuos en el Área 2 (Figs. 4A, 4B, Cuadro 8). La población final también disminuiría en una población continua, donde al cabo de 100 años existirían sólo 37 ± 18 animales (Fig. 4C, Cuadro 8). La diversidad genética tiende a disminuir en ambos escenarios. El Área 1 tendría un valor de 0.51 ± 0.17 y el Área 2 un valor de 0.64 ± 0.13, mientras que en una población continua mantendría una diversidad genética de 0.76 ± 0.10 (Figs. 5A, 5B, 5C, Cuadro 8).

***Cebus capucinus*:** Si ocurriese una catástrofe en una población fragmentada que tiene depresión por endogamia, la probabilidad de persistencia disminuye a 0.53 ± 0.50 en el Área 1 y a 0.12 ± 0.37 en el Área 2 (Figs. 6A, 6B, Cuadro 15). En una población continua, la probabilidad de persistencia tendría un valor de 0.74 ± 0.43 al incluir ambas variables (Fig. 6C, Cuadro 15). La tasa de crecimiento tuvo un valor de -0.002 ± 0.16 para el Área 1 y –0.012 ± 0.17 para el Área 2 (Figs. 7A, 7B, Cuadro 15). En una población continua donde haya endogamia y se produzca una catástrofe, la tasa de crecimiento tendría un valor de 0.002 ± 0.15 al término de 100 años (Fig. 7C, Cuadro 15). Por su lado, la población se

reduciría a 18 ± 9 individuos en el Área 1 y a 9 ± 5 en el Área 2 (Figs. 8A, 8B, Cuadro 15). El tamaño de una población continua también tendería a bajar, dando un valor final de 30 ± 15 animales (Fig. 7C, Cuadro 15). La diversidad genética disminuye en los dos escenarios. El Área 1 tendría un 0.65 ± 0.15 de diversidad, el Área 2 un 0.49 ± 0.20 y una población continua tendría 0.77± 0.10 (Figs. 9A, 9B, 9C, Cuadro 15).

Cambios en mortalidad

***Alouatta palliata*:** La población fragmentada podría ser sensible a pequeños cambios en la mortalidad de la población. La probabilidad de persistencia para el Área 1 varía de 0.98 ± 0.15 en el escenario con mortalidades bajas, a 0.42 ± 0.49 en el escenario con mortalidades altas. Para el Área 2 dicha probabilidad cambia de 1.00 ± 0.04 a 0.63 ± 0.48 (Figs. 2A, 2B, Cuadro 9). En una población continua, al variar la mortalidad poblacional en ±2%, la probabilidad de persistencia oscila de 1.00 ± 0.00 a 0.90 ± 0.30 (Fig. 2C, Cuadro 9).

Al subir o bajar esta variable, la tasa de crecimiento del Área 1 oscila de 0.05 ± 0.12 cuando la mortalidad es baja a -0.01 ± 0.16 cuando la mortalidad es alta (Fig. 3A, Cuadro 9). En el Área 2, este parámetro varía de 0.05 ± 0.11 con mortalidades bajas a -0.02 ± 0.15 con mortalidades altas (Fig. 3B, Cuadro 9). Los cambios en la mortalidad también afectan la tasa de crecimiento de una población continua, la cual varía de 0.05 ± 0.09, si los niveles de mortalidad son bajos, a 0.004 ± 0.12 cuando los niveles son altos (Fig. 3C, Cuadro 9).

El tamaño de la subpoblaciones también se afecta al modificar esta variable, pasando de 23 ± 3 animales en el Área 1 y 33 ± 4 en el Área 2 en simulaciones con mortalidades bajas a 15 ± 7 y 21 ± 9 si las mortalidades fueran mayores a las del escenario base (Figs. 4A, 4B, Cuadro 9). En una población continua, los cambios de mortalidad harían que la población pasase de 58 ± 4 individuos en niveles bajos de mortalidad a 40 ± 16 individuos a niveles altos de mortalidad (Fig. 4C, Cuadro 9).

La diversidad genética también oscila al variar la magnitud de la mortalidad. Esta fluctúa de 0.60 ± 0.15 a niveles bajos de mortalidad, a 0.47 ± 0.21 a niveles altos en el Área 1 y de 0.70 ± 0.10 a 0.59 ± 0.17 en el Área 2 (Figs. 5A, 5B, Cuadro 9). En una población continua, la diversidad genética oscilaría de 0.82 ± 0.05 en niveles de mortalidad baja a 0.74 ± 0.11 en niveles de mortalidad alta (Fig. 5C, Cuadro 9).

Cebus capucinus: La población de carablancas podría ser sensible a pequeños cambios en la mortalidad, al igual que ocurrió con los congos. La probabilidad de persistencia para el Área 1 varía de 1.00 ± 0.05 en el escenario con mortalidades bajas a 0.56 ± 0.50 en el escenario con mortalidades altas. Para el Área 2 dicha probabilidad cambia de 0.88 ± 0.36, a 0.12 ± 0.33 (Figs. 6A, 6B, Cuadro 16). Si la población fuese continua, al variar la mortalidad poblacional en ±2%, la probabilidad de persistencia oscilaría entre 1.00 y 0.80± 0.40 (Fig. 6C, Cuadro 16).

En un estado de fragmentación, la tasa de crecimiento del Área 1 variaría de 0.04 ± 0.10 en niveles de mortalidad baja, a -0.006 ± 0.15 en escenarios con mortalidad alta. El Área 2 variaría de 0.04 ± 0.13 a -0.16 ± 0.17 (Figs. 7A, 7B, Cuadro 16). La tasa de crecimiento también es sensible en escenarios de población continua, en los que a niveles bajos de mortalidad la población tendría un crecimiento anual de 0.04 ± 0.08, mientras que si se aumentara la mortalidad el crecimiento tendría un valor negativo de -0.04 ± 0.17 (Fig. 7C, Cuadro 16).

El tamaño de la población también aumenta o disminuye de forma pronunciada según cambie la variable. Así, en el Área 1 a niveles bajos de mortalidad habría 29 ± 4 individuos, mientras que a niveles altos serían 18 ± 9 (Fig. 8A, Cuadro 16). En el Área 2, a niveles bajos de mortalidad habría 15 ± 3 individuos, mientras que a niveles altos serían 11 ± 5 (Fig. 8B, Cuadro 16). Las fluctuaciones en los escenarios de población continua, variarían de 48 ± 3 individuos a niveles bajos de mortalidad, a 28 ± 13 a niveles altos (Fig.8C, Cuadro 16).

Variaciones en la mortalidad también afectarían la diversidad genética. El Área 1 pasa de tener una diversidad genética de 0.73 ± 0.09 a niveles bajos de mortalidad, a 0.60 ± 0.18 a niveles altos de mortalidad (Fig.9A, Cuadro 16). A mortalidades bajas, el Área 2 tendría una diversidad genética de 0.55 ± 0.17, mientras que a mortalidades altas dicho valor sería de 0.47 ± 0.20 (Fig.9B, Cuadro 16). Si la población fuera continua, a mortalidades bajas la diversidad genética sería de 0.83 ± 0.05 y a mortalidades altas sería de 0.73 ± 0.11 (Fig. 9C, Cuadro 16).

Pérdida de hábitat

***Alouatta palliata*:** Al eliminar un porcentaje fijo en la capacidad de carga por un período de 50 años, la probabilidad de persistencia para el Área 1 decrece de 0.78 ± 0.41, en el escenario de una pérdida de 0.25% anual, a 0.68 ± 0.47 en el de una pérdida de 0.5% anual y a 0.36 ± 0.48 en el escenario de 1% anual (Fig. 2A, Cuadro 10). En el Área 2 la pérdida de 0.25% anual no afecta de manera drástica la probabilidad de persistencia, la cual se mantiene en un valor de 0.93 ± 0.25. Sin embargo, si la capacidad de carga disminuye un 0.50% anual, la probabilidad de persistencia del Área 2 disminuye a 0.91 ± 0.28 y si la pérdida en la capacidad de carga fuera de 1% anual, la persistencia del Área 2 caería a 0.74 ± 0.44 (Fig. 3A, Cuadro 10). La pérdida en la capacidad de carga no afecta tan drásticamente al escenario de una población. La probabilidad de persistencia se mantiene entre 0.99 ± 0.04 si se perdiera 0.25% de la capacidad de carga anualmente por un período de 50 años, 0.99 ± 0.09 si la pérdida fuera de 0.5% y 0.96 ± 0.20 si se perdiera un 1% anual (Fig. 2C, Cuadro 10).

La tasa de crecimiento se mantendría similar a la obtenida en el escenario base tanto para el Área 1 como para el Área 2 (Figs. 3A, 3B, Cuadro 10). En los escenarios de una sola población, la tasa de crecimiento también presenta una variación similar a la del modelo base (Fig. 3C, Cuadro 10).

Tal como era de esperarse, al incluir disminuciones anuales leves en la capacidad de carga por un período determinado, también se reduce el número de individuos presentes al final de la simulación, Así, el Área 1 tendría 17 ± 5 animales al reducir la capacidad de carga un 0.25% anual, 14 ± 3 si se redujera la capacidad de carga un 0.50% anual y 9 ± 3 si la reducción fuera de 1% anual por un período de 50 años (Fig. 4A, Cuadro 10). Por su lado, el Área 2 tendría 25 ± 6 individuos al reducir la capacidad de carga un 0.25% anual, 21 ± 6 si la reducción fuera de 0.50% anual y 17 ± 5 si fuera de 1% (Fig. 4B, Cuadro 10). En los escenarios de una sola población, con un nivel de 0.25% de reducción por año, la población caería a 46 ± 8 individuos, a 40 ± 7 con una reducción de 0.50% y a 25 ± 6 si la reducción fuera de 1% anual (Fig. 4C, Cuadro 10).

Al disminuir la capacidad de carga, la diversidad genética también disminuye. Así, el Área 1 tendría una diversidad genética de 0.52 ± 0.17 al reducir la capacidad de carga un

0.25%, 0.47 ± 0.19 si la capacidad de carga se redujera un 0.50% anual y 0.35 ± 0.22 si la reducción fuera de 1% anual por un período de 50 años (Fig. 5A, Cuadro 10). Por su lado, el Área 2 tendría una diversidad genética de 0.64 ± 0.13 al reducir la capacidad de carga un 0.25% anual, 0.59 ± 0.15 si la reducción fuera de 0.50% anual y 0.54 ± 0.16 si fuera de 1% (Fig. 5B, Cuadro 10). La diversidad genética también disminuye al reducir la capacidad de carga en los escenarios de una población continua. Con un nivel de 0.25% de reducción por año, la diversidad genética caería a 0.78 ± 0.07, a 0.76. ± 0.08 con una reducción de 0.50% y a 0.68 ± 0.12 si la reducción fuera de 1% anual (Fig. 5C, Cuadro 10).

***Cebus capucinus*:** Si se disminuye paulatinamente un porcentaje del hábitat por un período de 50 años**,** la probabilidad de persistencia para el Área 1 decrece a 0.92 ± 0.24 en el escenario de una pérdida de 0.25% anual, a 0.91 ± 0.33 en el escenario de 0.5% anual y a 0.63 ± 0.48 en el de una pérdida de 1% anual (Fig. 6A, Cuadro 17). En el Área 2 dicha probabilidad sería de 0.50 ± 0.50 en el escenario de una pérdida de 0.25% anual, 0.32 ± 0.48 en el escenario de 0.5% anual y 0.09 ± 0.31 en el de una pérdida de1% anual (Fig. 6B, Cuadro 17). La pérdida en la capacidad de carga no afecta de manera tan notable la probabilidad de persistencia en una población continua, en la que los valores se mantienen en 0.99 ± 0.10 para el escenario de una pérdida de 0.25% anual, 0.99 ± 0.11 para el escenario de 0.5% anual y 0.93± 0.27% en el de una pérdida de 1% anual (Fig.6C, Cuadro 17).

Al igual que con los monos congo, la tasa de crecimiento se mantendría similar a la calculada en los escenarios base tanto para el Área 1 como para el Área 2 (Figs. 7A, 7B, Cuadro 17). En los escenarios de una sola población, la tasa de crecimiento también presenta un comportamiento similar al modelo base (Fig. 7C, Cuadro 17).

De nuevo, cantidades número de individuos disminuye al bajar paulatinamente la capacidad de carga. El Área 1 tendría 23 ± 6 animales al reducir la capacidad de carga un 0.25% anual, 19 ± 5 si se redujera la capacidad de carga un 0.50% anual y 12 ± 4 si la reducción fuera de 1% anual por un período de 50 años (Fig. 8A, Cuadro 17). El Área 2 tendría 11 ± 4 individuos al reducir la capacidad de carga un 0.25% anual, 10 ± 3 si la reducción fuera de 0.50% anual y 6 ± 2 si fuera de 1% (Fig. 8B, Cuadro 17). En los escenarios de una sola población, con un nivel de 0.25% de reducción por año, la población

caería a 38 ± 7 individuos, a 32 ± 7 con una reducción de 0.50% y 20 ± 5 si la reducción fuera de 1% anual (Fig. 4C, Cuadro 17).

La diversidad genética también disminuye conforme la capacidad de carga se reduce. El Área 1 tendría una diversidad genética de 0.67 ± 0.12 al reducir la capacidad de carga un 0.25% anual, 0.64. ± 0.13 si se redujera la capacidad de carga un 0.50% anual y 0.54 ± 0.17 si la reducción fuera de 1% anual por un período de 50 años (Fig. 9A, Cuadro 17). El Área 2 tendría una diversidad genética de 0.49 ± 0.18 al reducir la capacidad de carga un 0.25% anual, 0.46 ± 0.19 si la reducción fuera de 0.50% anual y 0.32 ± 0.23 si fuera de 1% (Fig. 9B, Cuadro 17). El reducir la capacidad de carga en los escenarios de una población continua también afecta la diversidad genética. Con un nivel de 0.25% de reducción por año, la diversidad genética caería a 0.79 ± 0.06, a 0.77 ± 0.07 con una reducción de 0.50% y 0.68 ± 0.13 si la reducción fuera de 1% anual (Fig. 9C, Cuadro 17).

Dispersión

***Alouatta palliata*:** Al permitir un intercambio pequeño de individuos entre los fragmentos, la probabilidad de persistencia tiende a valores altos. El Área 1 tendría una probabilidad de persistencia de 0.96 ± 0.20 con un 10% de dispersión, 0.95 ± 0.21 con un 20% de dispersión. Sin embargo, a 40% de dispersión, la probabilidad de persistencia cae a 0.77 ± 0.42 (Fig. 2A, Cuadro 11). El Área 2 tendría una probabilidad de persistencia de 0.97 ± 0.18 con un 10% de dispersión, 0.95 ± 0.9 con un 20% de dispersión, pero de nuevo, a 40% de dispersión la probabilidad de persistencia disminuye a un valor de 0.77 ± 0.42 (Fig. 2B, Cuadro 11).

Un porcentaje de 10% de dispersión entre los fragmentos haría que la tasa de crecimiento del Área 1 aumentara a 0.04 ± 0.16, con un 20% sería de 0.03 ± 0.17, pero con un 40% de dispersión, el crecimiento se reduciría a 0.02 ± 0.22 (Fig. 3A, Cuadro 11). En el Área 2, una dispersión de 10% de individuos haría que la tasa de crecimiento disminuyera a 0.009 ± 0.14, un 20% de dispersión la disminuiría a 0.001 ± 0.16 mientras que un 40% de dispersión la bajaría a -0.009 ± 0.22 (Fig. 3B, Cuadro 11).

La dispersión afecta de manera diferente al tamaño de la población de los fragmentos. Si existiera un 10% de dispersión el Área 1 tendría 21 ± 5 individuos, al igual

que el escenario base, con un 20% de dispersión, la población se mantendría en 20 ± 4 animales. Sin embargo, cuando la dispersión aumenta a un 40% cantidades número de individuos disminuye a 17 ± 6 (Fig. 4A, Cuadro 11). El Área 2 disminuiría a 26 ± 8 individuos si hubiera un 10% de dispersión, 24 ± 7 con un 20% de dispersión y 18 ± 8 animales con un 40% de dispersión (Fig. 4B, Cuadro 11).

La dispersión entre fragmentos produciría un aumento en la diversidad genética de ambas subpoblaciones en comparación con el escenario base. Con un 10% de dispersión el Área 1 aumentaría su diversidad genética a un 0.76 ± 0.09, si la dispersión fuera de 20% la diversidad genética sería de 0.75 ± 0.09, a niveles de 40% de dispersión la diversidad bajaría a 0.72 ± 0.11, aún así un porcentaje mayor al escenario base (Fig. 5A, Cuadro 11). El Área 2 tendría una diversidad genética de 0.76 ± 0.09 si existiera un 10% de dispersión, este valor se mantendría en 0.76 ± 0.08 si la dispersión fuera de 20%, a niveles de 40% de dispersión la diversidad genética del Área 2 bajaría a 0.72 ± 0.11, también superior al del escenario base (Fig. 5B, Cuadro 11).

***Cebus capucinus*:** La dispersión entre fragmentos afecta la probabilidad de persistencia de forma diferente a las poblaciones de cada modelo. En el Área 1 disminuye levemente a 0.94 ± 0.26 con una dispersión de 10%, si existiese un 20% de dispersión, la persistencia caería a 0.93 ± 0.26 y a niveles de 40% de dispersión el nivel de persistencia baja a 0.91 ± 0.30 (Fig. 6A, Cuadro 18). En el Área 2, la persistencia aumentaría a 0.73 ± 0.43 si existiera un 10% de dispersión si la dispersión fuera de 20% la probabilidad sería de 0.75 ± 0.44, sin embargo a niveles de 40% de dispersión, la persistencia disminuye a 0.71 ± 0.44 (Fig. 6B, Cuadro 18).

Al introducir dispersión entre fragmentos, se nota que la tasa de crecimiento tiende a disminuir en el fragmento más grande y a aumentar en el más pequeño. En el Área 1 la tasa de crecimiento disminuiría levemente a 0.02 ± 0.12 si existiera un 10% de intercambio de individuos, con un intercambio de 20% la tasa de crecimiento sería de 0.02 ± 0.13, con un 40% de intercambio el valor de la tasa de crecimiento bajaría a 0.01 ± 0.15 (Fig. 7A). En el Área 2 la tasa de crecimiento aumenta a 0.013 ± 0.17 con un 10% de dispersión, con un 20% de dispersión el valor de crecimiento sería de 0.14 ± 0.18, mientras que con 40% de dispersión el crecimiento se mantendría en 0.13 ± 0.22% (Fig. 7B, Cuadro 18).

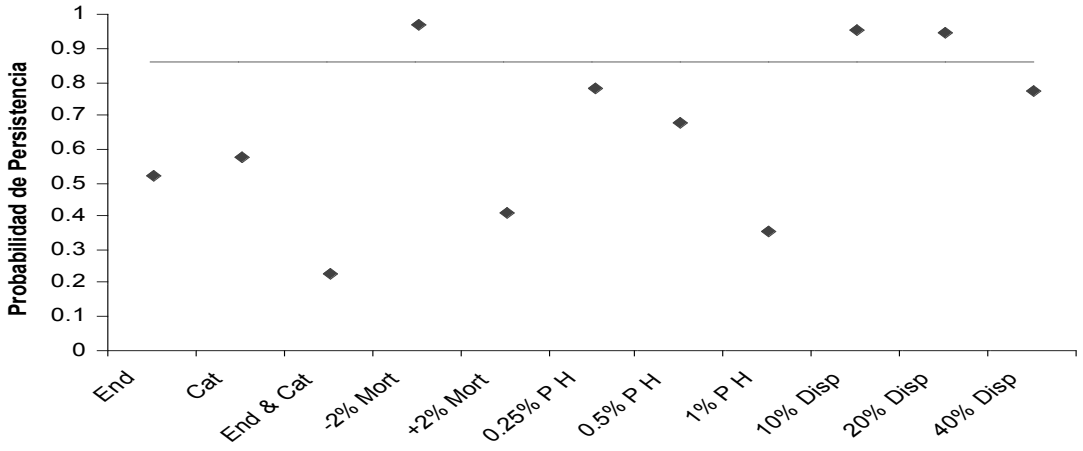
Con un intercambio de individuos, la población de ambos fragmentos se mantendría similar al escenario base. El Área 1 tendría 25 ± 7 animales si se permitiera una dispersión de 10%, con un 20% de dispersión el número de monos sería de 25 ± 7, si hubiese un 40% de dispersión cantidades número de individuos sería de 24 ± 8 (Fig. 8A, Cuadro 18). En el Área 2, un intercambio de 10% de individuos mantendría una población de 13 ± 4 animales, un 20% de dispersión mantendría también 13 ± 4 individuos, con un 40% de dispersión, la población sería de 12 ± 4 monos (Fig. 8B, Cuadro 18).

La dispersión de individuos daría como resultado un aumento en la diversidad genética de ambos fragmentos. El Área 1 retendría 0.75 ± 0.09 de diversidad genética si existiese un 10% de dispersión, si fuera un 20% la diversidad se mantendría en 0.75 ± 0.10 mientras que con un 40% de dispersión la diversidad genética sería de 0.74 ± 0.10 (Fig. 9A, Cuadro 18). El Área 2 tendría 0.74 ± 0.09 de diversidad genética si existiera un 10% de dispersión, con un 20% la diversidad sería también de 0.74 ± 0.09 y si existiese un 40% de dispersión la diversidad genética sería de nuevo 0.73. ± 0.08 (Fig. 9B, Cuadro 18).

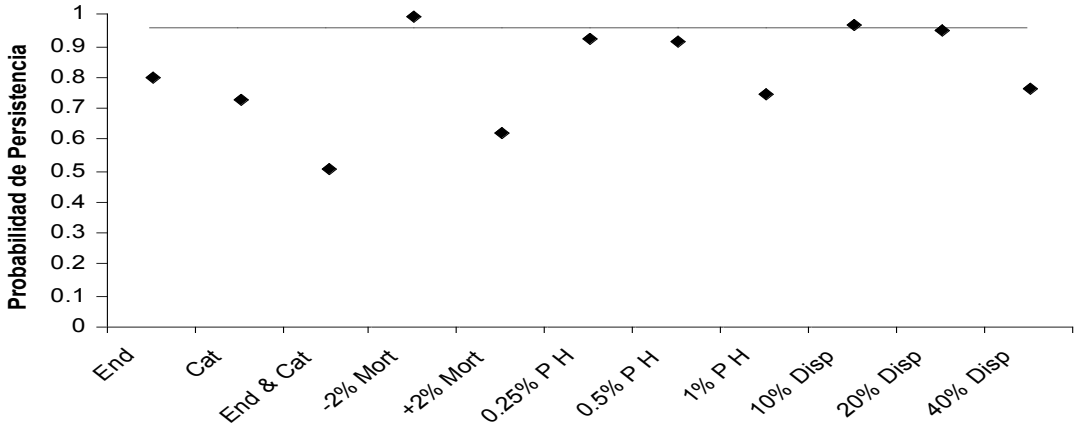
Significado de las abreviaciones que se utilizan en los diferentes escenarios tal como se muestran en las siguientes figuras

- **End:** Endogamia
- **Cat:** Catástrofe
- **End & Cat:** Endogamia y catástrofe
- **-2% Mort:** -2% de mortalidad
- **+2% Mort:** +2% de mortalidad
- **0.25% P H:** 0.25% de pérdida de hábitat anual por 50 años
- **0.50% P H:** 0.50% de pérdida de hábitat anual por 50 años
- **1% P H:** 1% de pérdida de hábitat anual por 50 años
- **10% Disp:** 10% de dispersión anual entre Áreas 1 y 2
- **20% Disp:** 20% de dispersión anual entre Áreas 1 y 2
- **40% Disp:** 40% de dispersión anual entre Áreas 1 y 2

A



B



C

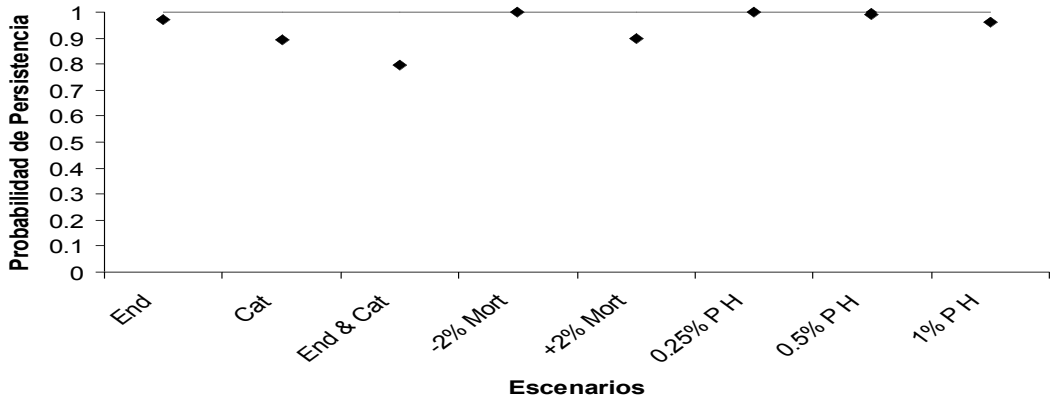
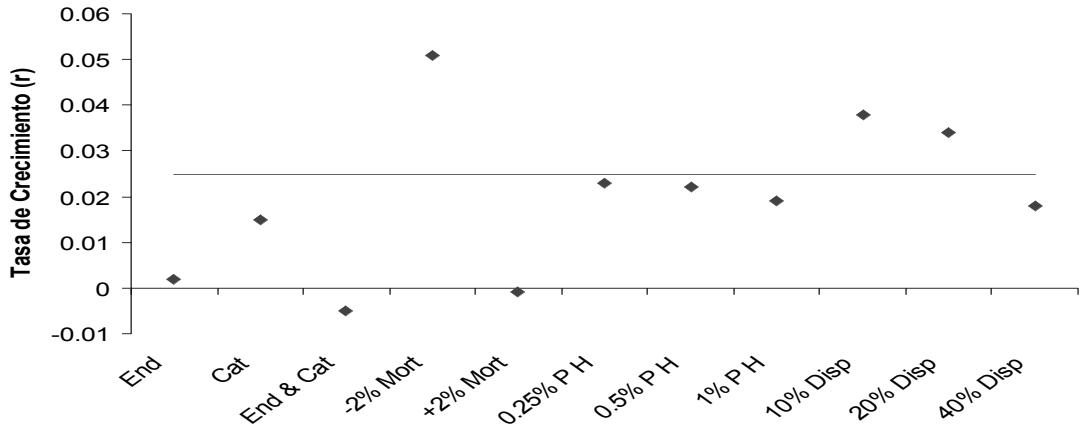
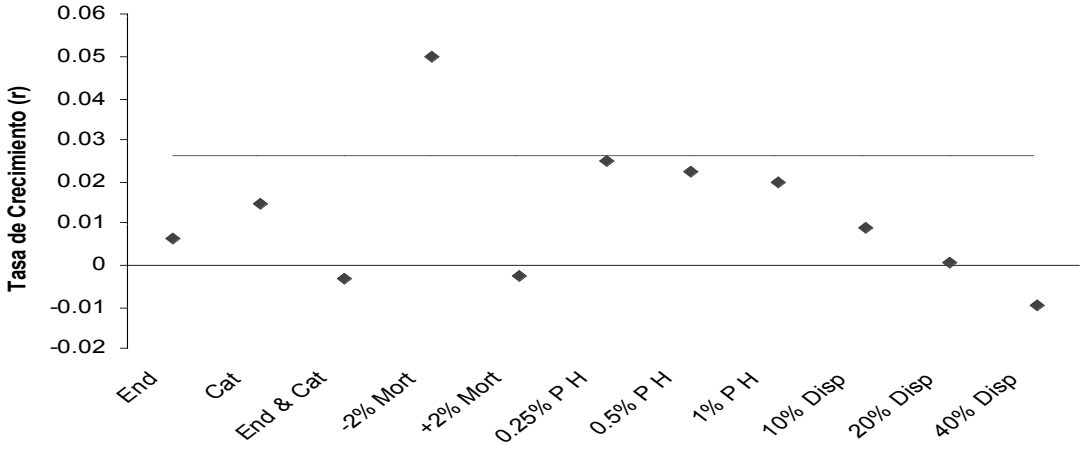


Figura 2: Probabilidad de persistencia al término de 100 años de Alouatta palliata, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población.

A



B



C

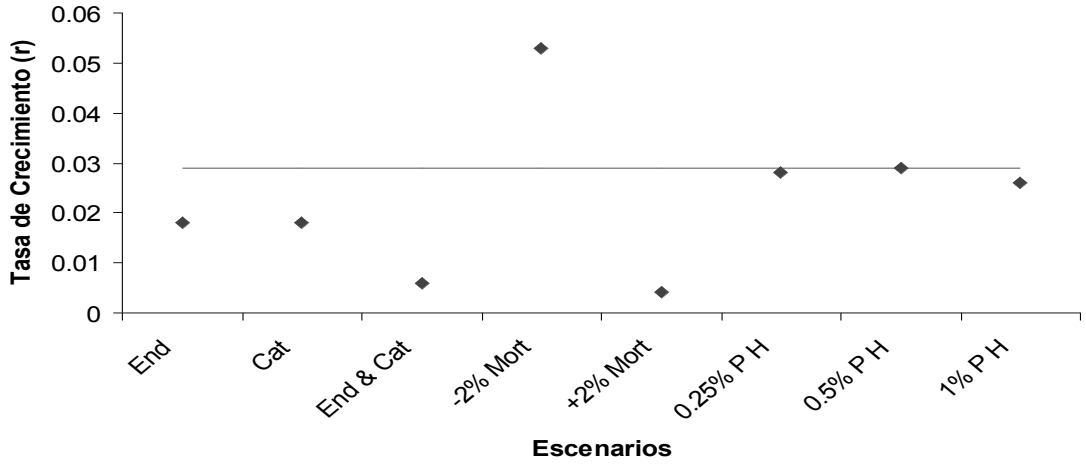
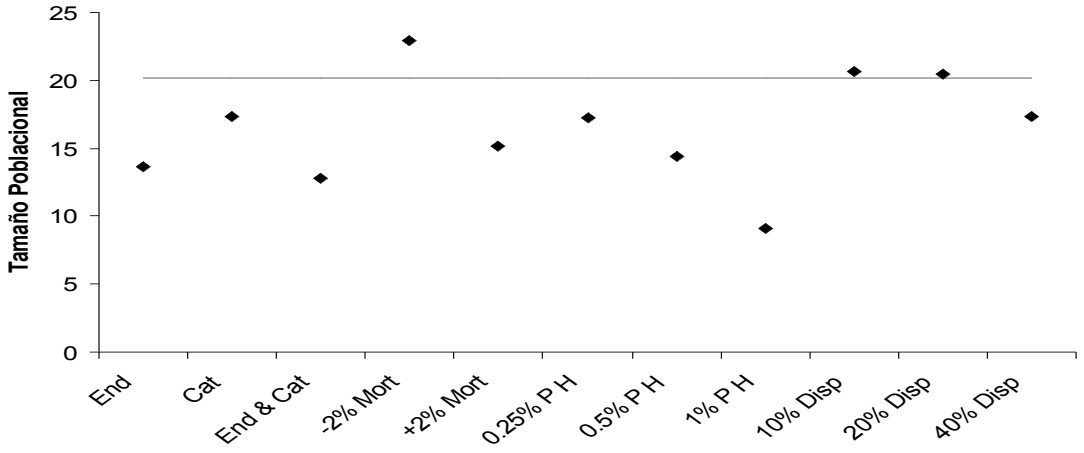
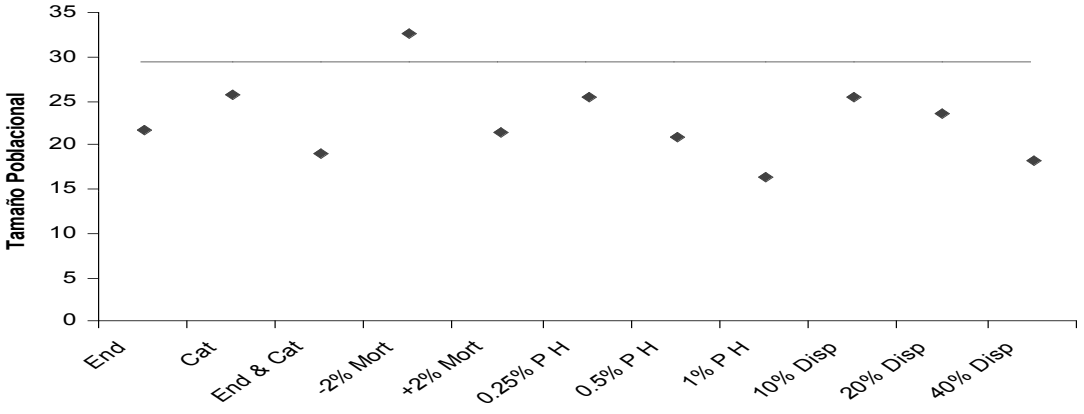


Figura 3: Tasa de crecimiento al término de 100 años de *Alouatta palliata*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población.

A



B



C

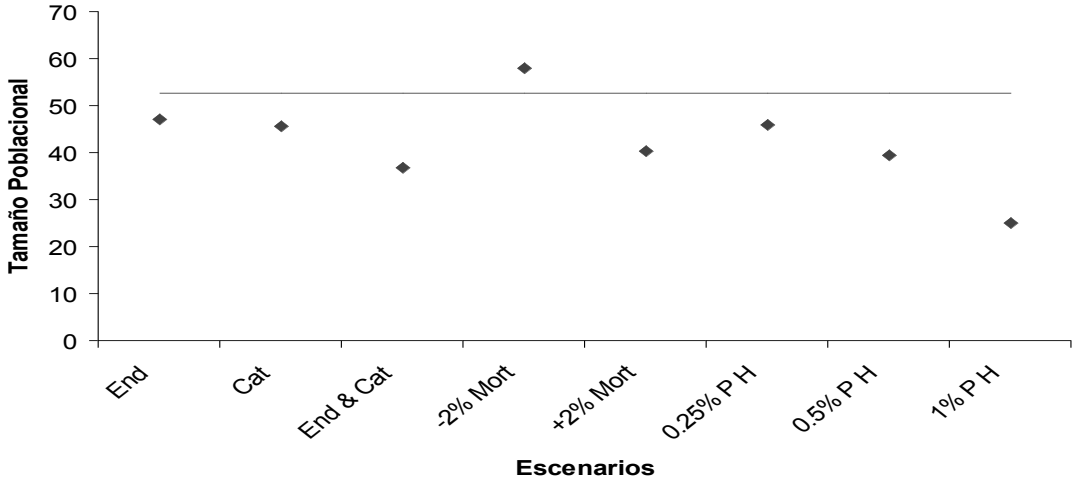
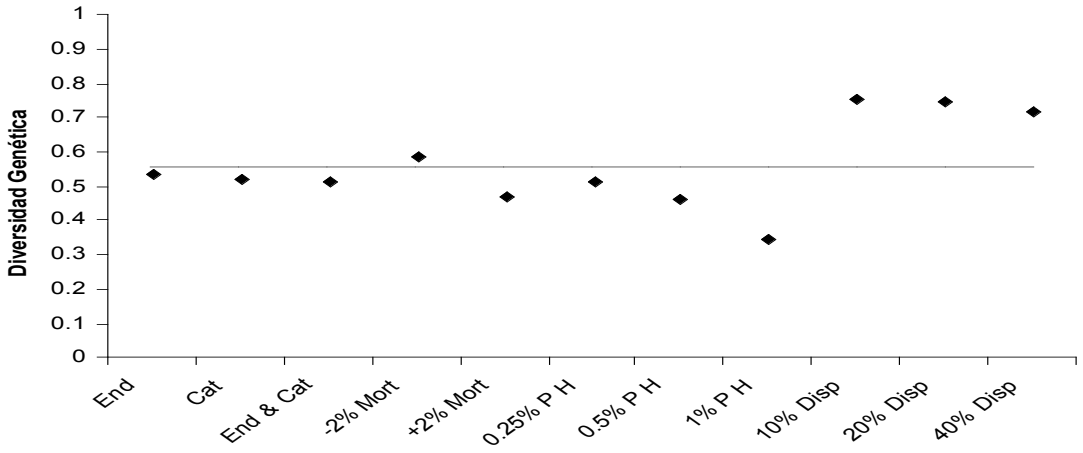
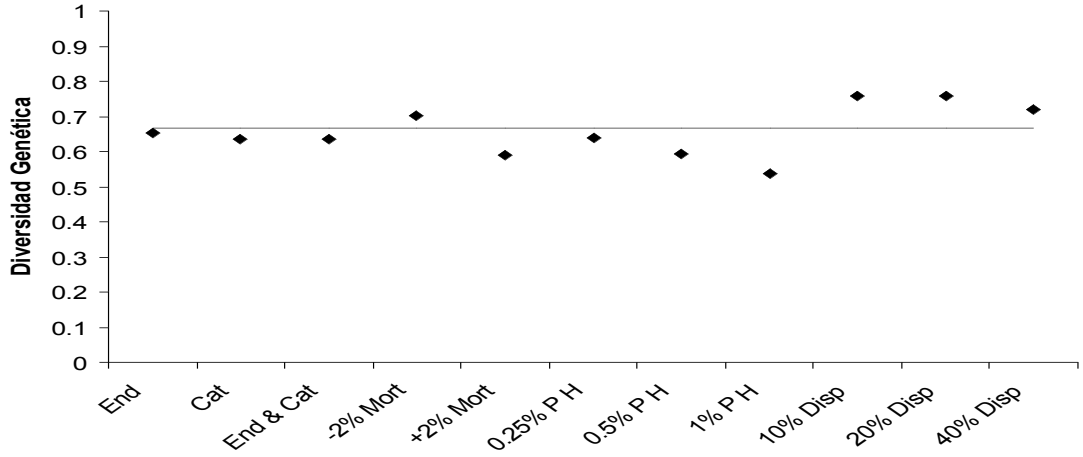


Figura 4: Tamaño poblacional al término de 100 años de *Alouatta palliata*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población.

A



B



C

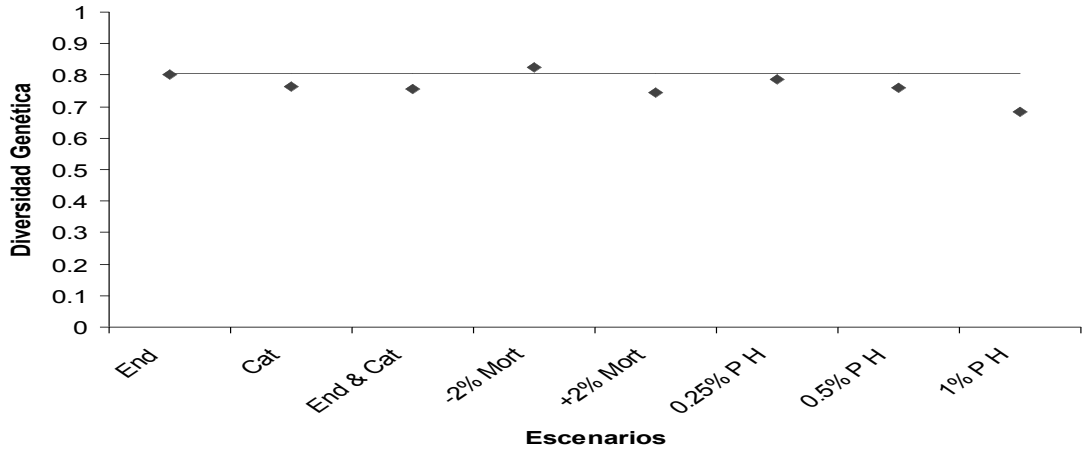
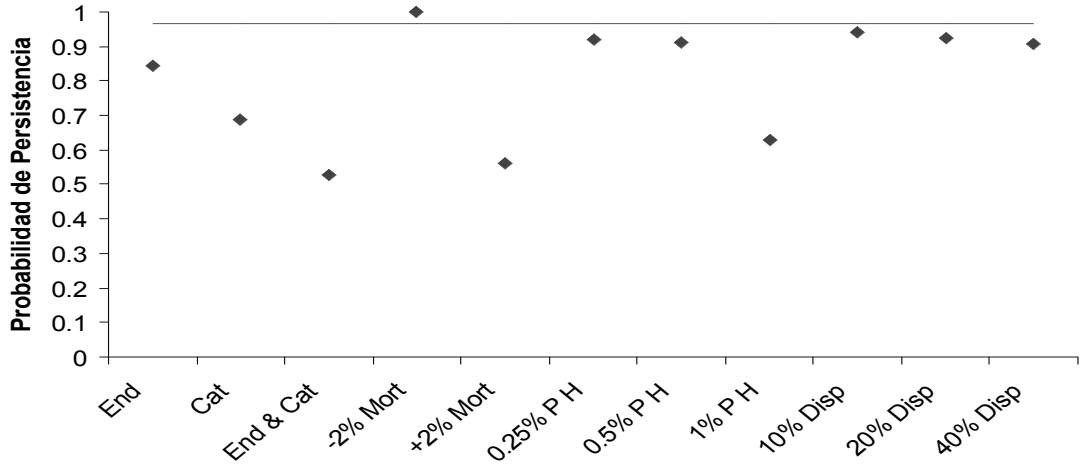
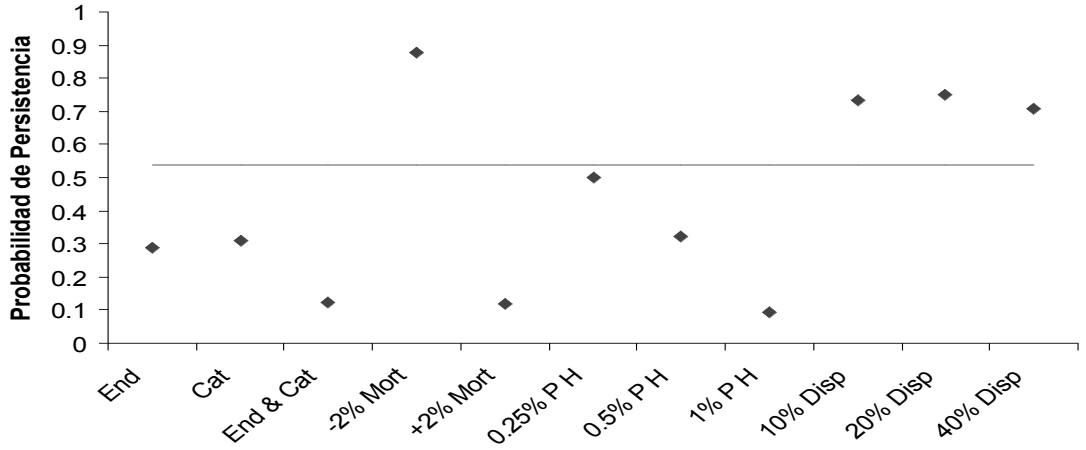


Figura 5: Diversidad genética al término de 100 años de *Alouatta palliata*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población.

A



B



C

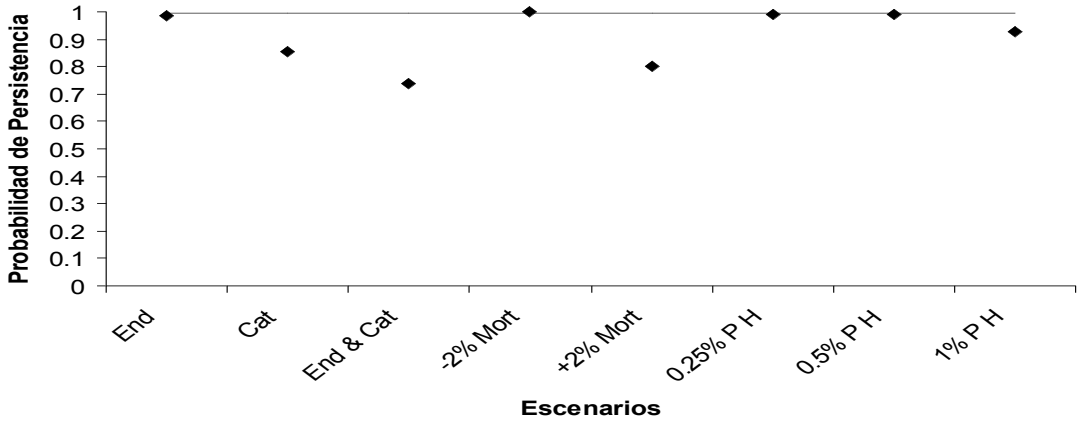
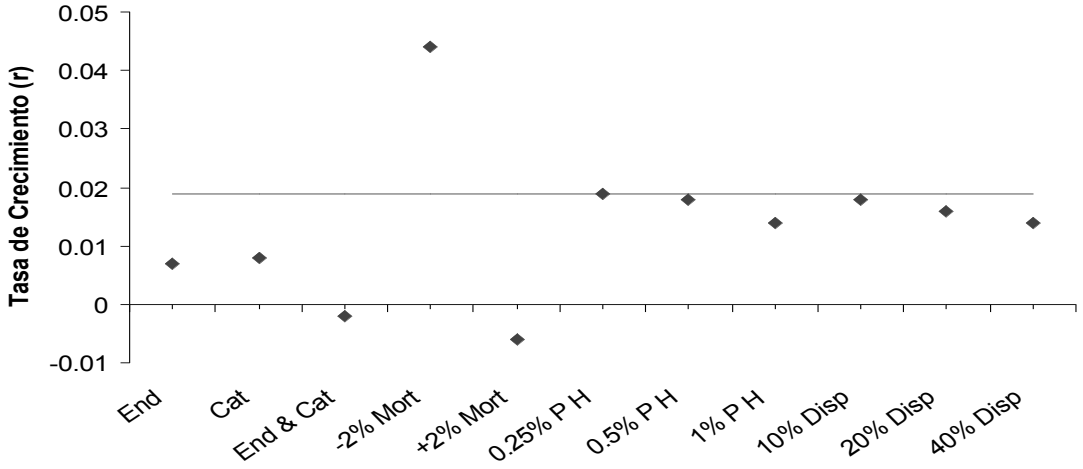
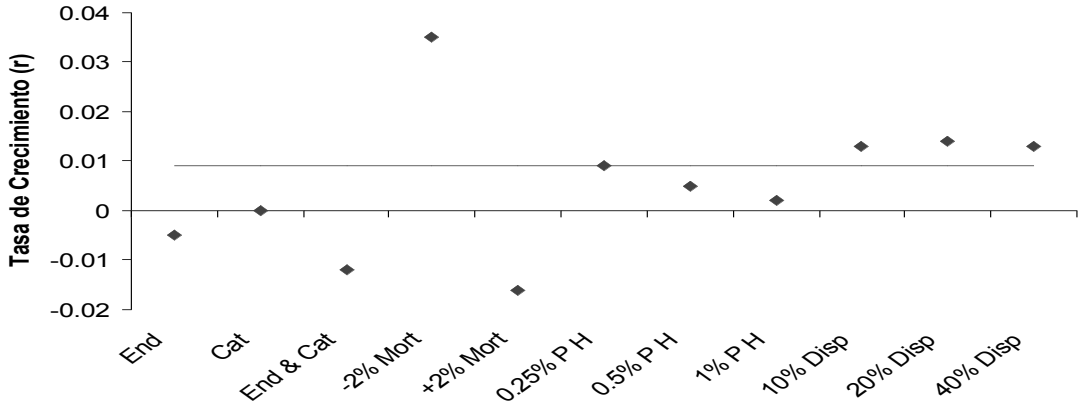


Figura 6: Probabilidad de persistencia al término de 100 años de *Cebus capucinus*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población.

A



B



C

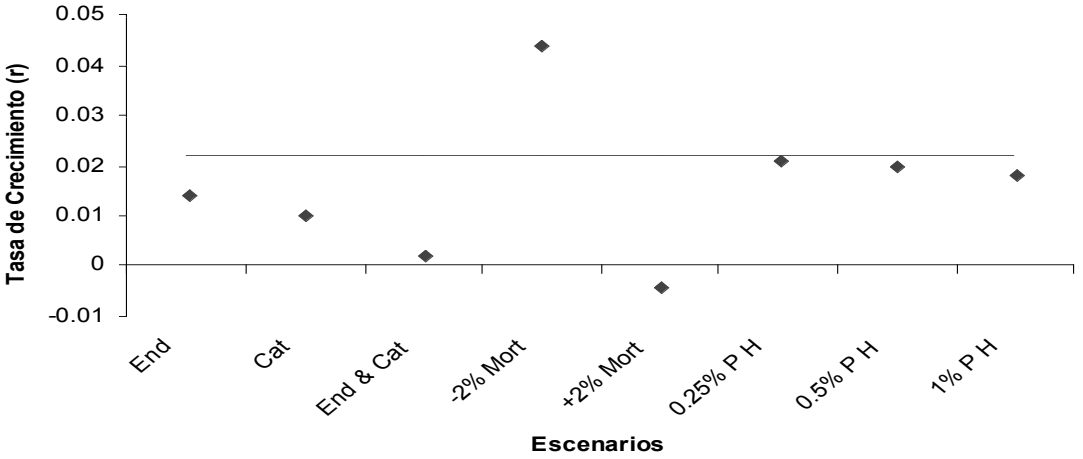
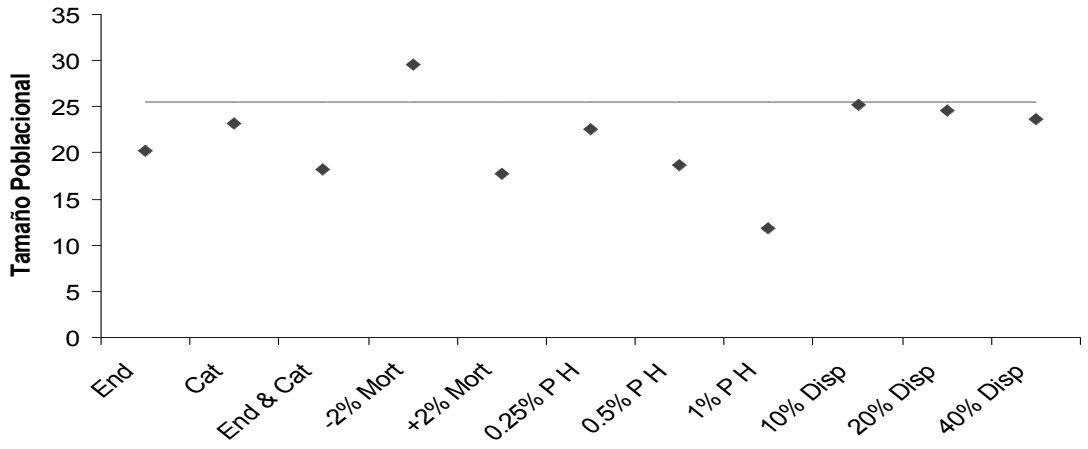
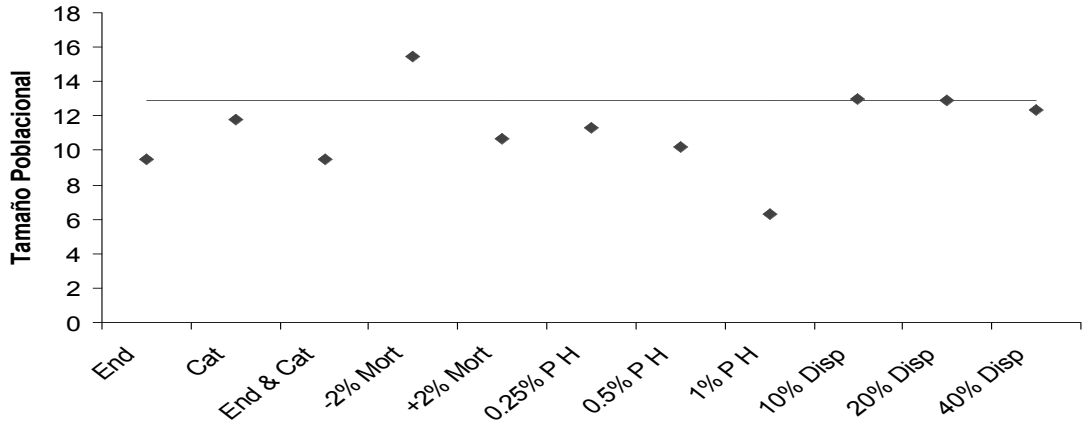


Figura 7: Tasa de crecimiento intrínseco al término de 100 años de *Cebus capucinus*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población

A



B



C

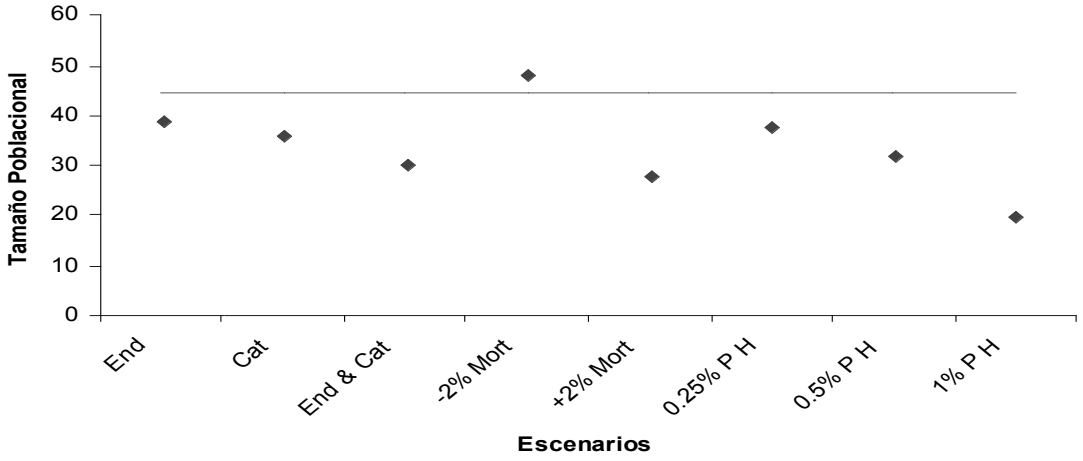
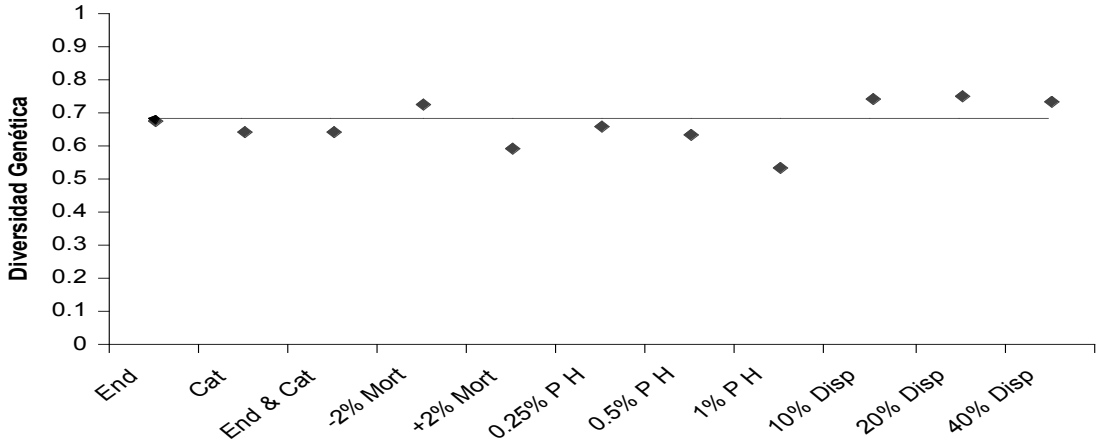
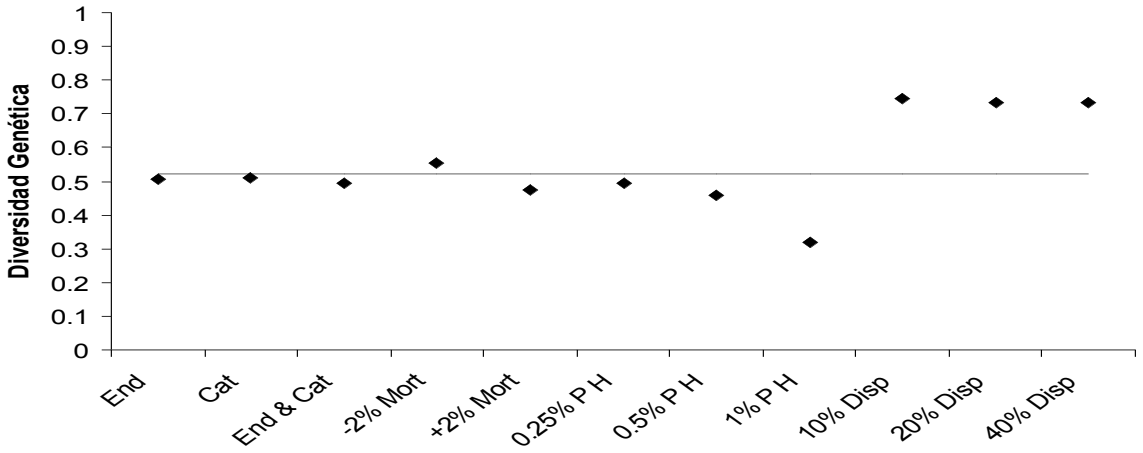


Figura 8: Tamaño poblacional al término de 100 años de *Cebus capucinus*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población.

A



B



C

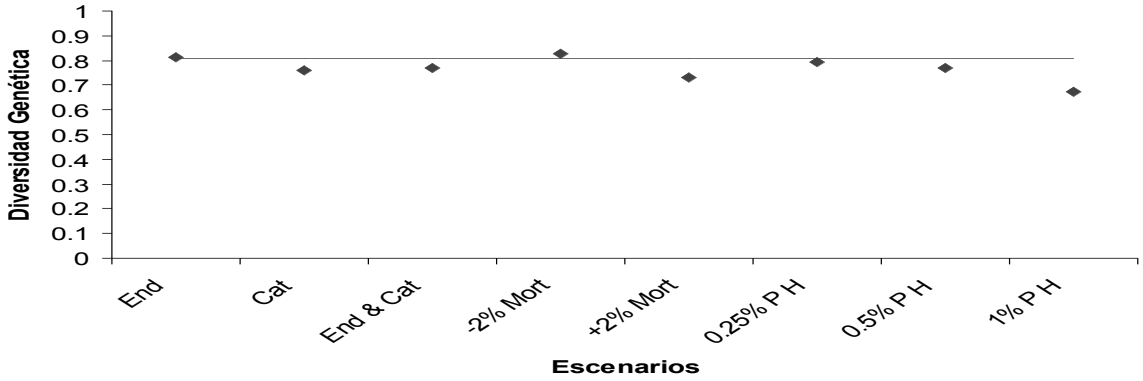


Figura 9: Diversidad genética al término de 100 años de *Cebus capucinus*, según diferentes escenarios en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal. La línea continua representa el escenario base. (A): Área 1, (B): Área 2, (C): Una Población.

Cuadro 3: Tropas de monos congo (*Alouatta palliata*) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia (noviembre 2005-marzo 2006).

Área	Tropa	**Composición (Mejor Conteo)**				
		Machos adultos	Hembras adultas	Juveniles	Infantes	**Total**
1	Bosque	3	7	2	1	**13**
1	Área 7	3	7	1	1	**12**
2	La 25	1	2	0	2	**5**
2	Gavilanes	3	4	2	0	**9**
2	Sendero	3	4	2	1	**10**
2	Araña	2	2	0	1	**5**
2	Fonda	2	2	0	2	**6**
	Total	**17**	**28**	**7**	**8**	**60**

Cuadro 4: Tropas de monos carablanca (*Cebus capucinus*) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia (noviembre 2005-marzo 2006).

Área	Tropa	Tamaño (Mejor Conteo)
1	Trinchera	32
2	Sendero	8
2	Huerto	10
	Total	**50**

Cuadro 5: Resultados de pruebas ANOVA al comparar los escenarios base de *Alouatta palliata* (n.s.: no significancia)

Variable	Valor F	Significancia (gl= 2, 1497)
Probabilidad de persistencia	48.23	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	0.14	n.s.
Diversidad genética	520.99	$p < 0.05$

Cuadro 6: Resultados de pruebas t de student al introducir endogamia en los escenarios de *Alouatta palliata* (n.s.: no significante).

Variable	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de persistencia	1	12.27	$p < 0.05$
	2	7.82	$p < 0.05$
	Una población	3.78	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	1	2.55	$p < 0.05$
	2	2.40	$p < 0.05$
	Una población	1.67	n.s.
Tamaño poblacional	1	17.07	$p < 0.05$
	2	14.32	$p < 0.05$
	Una población	8.44	$p < 0.05$
Diversidad genética	1	1.24	n.s.
	2	1.81	n.s.
	Una población	0.84	n.s.

Cuadro 7: Resultados de pruebas t de student al introducir una catástrofe en los escenarios de *Alouatta palliata* (n.s.: no significante).

Variable	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de persistencia	1	10.20	$p < 0.05$
	2	10.17	$p < 0.05$
	Una población	8.48	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	1	1.01	n.s.
	2	1.21	n.s.
	Una población	1.35	n.s.
Tamaño poblacional	1	7.30	$p < 0.05$
	2	7.24	$p < 0.05$
	Una población	8.68	$p < 0.05$
Diversidad genética	1	2.51	$p < 0.05$
	2	3.89	$p < 0.05$
	Una población	8.02	$p < 0.05$

Cuadro 8: Resultados de pruebas t de student al introducir endogamia y catástrofe en los escenarios de *Alouatta palliata* (n.s.: no significante).

Variable	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de persistencia	1	25.46	$p < 0.05$
	2	18.34	$p < 0.05$
	Una población	11.33	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	1	2.96	$p < 0.05$
	2	3.15	$p < 0.05$
	Una población	2.81	$p < 0.05$
Tamaño poblacional	1	18.95	$p < 0.05$
	2	18.79	$p < 0.05$
	Una población	17.60	$p < 0.05$
Diversidad genética	1	3.74	$p < 0.05$
	2	3.76	$p < 0.05$
	Una población	9.09	$p < 0.05$

Cuadro 9: Resultados de pruebas t de student al introducir pérdida de hábitat en los escenarios de *Alouatta palliata* (n.s.: no significante).

Variable	Nivel	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de persistencia	0.25%	1	3.07	$p < 0.05$
		2	1.77	n.s.
		Una población	1.00	n.s.
	0.50%	1	6.83	$p < 0.05$
		2	2.71	$p < 0.05$
		Una población	2.00	$p < 0.05$
	1.00%	1	18.96	$p < 0.05$
		2	9.74	$p < 0.05$
		Una población	4.55	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	0.25%	1	0.22	n.s.
		2	0.13	n.s.
		Una población	0.15	n.s.
	0.50%	1	0.33	n.s.
		2	0.37	n.s.
		Una población	0.00	n.s.
	1.00%	1	0.63	n.s.
		2	0.71	n.s.
		Una población	0.42	n.s.
Tamaño poblacional	0.25%	1	9.06	$p < 0.05$
		2	9.77	$p < 0.05$
		Una población	12.28	$p < 0.05$
	0.50%	1	19.06	$p < 0.05$
		2	21.41	$p < 0.05$
		Una población	26.28	$p < 0.05$
	1.00%	1	40.62	$p < 0.05$
		2	34.83	$p < 0.05$
		Una población	58.77	$p < 0.05$
Diversidad genética	0.25%	1	3.20	$p < 0.05$
		2	3.56	$p < 0.05$
		Una población	5.20	$p < 0.05$
	0.50%	1	7.78	$p < 0.05$
		2	8.63	$p < 0.05$
		Una población	10.34	$p < 0.05$
	1.00%	1	16.82	$p < 0.05$
		2	14.28	$p < 0.05$
		Una población	20.85	$p < 0.05$

Cuadro 10: Resultados de pruebas t de student al introducir cambios de mortalidad en los escenarios de *Alouatta palliata* (n.s.: no significante).

Variable	Nivel	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de persistencia	Mortalidad -2%	1	6.93	$p < 0.05$
		2	4.46	$p < 0.05$
		Una población	0.00	n.s.
	Mortalidad +2%	1	16.39	$p < 0.05$
		2	14.06	$p < 0.05$
		Una población	7.56	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	Mortalidad -2%	1	3.17	$p < 0.05$
		2	3.31	$p < 0.05$
		Una población	3.86	$p < 0.05$
	Mortalidad +2%	1	2.71	$p < 0.05$
		2	3.30	$p < 0.05$
		Una población	3.47	$p < 0.05$
Tamaño poblacional	Mortalidad -2%	1	9.96	$p < 0.05$
		2	10.25	$p < 0.05$
		Una población	12.16	$p < 0.05$
	Mortalidad +2%	1	12.61	$p < 0.05$
		2	15.37	$p < 0.05$
		Una población	15.43	$p < 0.05$
Diversidad genética	Mortalidad -2%	1	3.57	$p < 0.05$
		2	4.99	$p < 0.05$
		Una población	4.80	$p < 0.05$
	Mortalidad +2%	1	6.77	$p < 0.05$
		2	8.48	$p < 0.05$
		Una población	11.60	$p < 0.05$

Cuadro 11: Resultados de pruebas t de student al introducir dispersión en los escenarios de *Aoluatta palliata* (n.s.: no significante).

Nivel	Variable	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
10%	Probabilidad de persistencia	1	5.84	$p < 0.05$
		2	0.99	n.s.
20%		1	5.13	$p < 0.05$
		2	0.15	n.s.
40%		1	3.38	$p < 0.05$
		2	8.94	$p < 0.05$
10%	Tasa de crecimiento	1	1.38	n.s.
		2	2.01	$p < 0.05$
20%		1	0.92	n.s.
		2	2.82	$p < 0.05$
40%		1	0.59	n.s.
		2	3.11	$p < 0.05$
10%	Tamaño poblacional	1	1.52	n.s.
		2	8.36	$p < 0.05$
20%		1	0.94	n.s.
		2	12.94	$p < 0.05$
40%		1	7.42	$p < 0.05$
		2	24.55	$p < 0.05$
10%	Diversidad genética	1	24.50	$p < 0.05$
		2	12.88	$p < 0.05$
20%		1	23.70	$p < 0.05$
		2	13.69	$p < 0.05$
40%		1	18.88	$p < 0.05$
		2	7.01	$p < 0.05$

Cuadro 12: Resultados de pruebas ANOVA al comparar los escenarios base de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante).

Variable	Valor F	Significancia (gl= 2, 1497)
Probabilidad de persistencia	329.81	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	1.52	n.s.
Diversidad genética	709.96	$p < 0.05$

Cuadro 13: Resultados de pruebas t de student al introducir endogamia en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante).

Variable	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de persistencia	1	6.57	$p < 0.05$
	2	8.33	$p < 0.05$
	Una población	1.21	n.s.
Tasa de crecimiento	1	1.62	n.s.
	2	1.49	n.s.
	Una población	1.35	n.s.
Tamaño poblacional	1	11.13	$p < 0.05$
	2	11.58	$p < 0.05$
	Una población	9.26	$p < 0.05$
Diversidad genética	1	0.37	n.s.
	2	1.50	n.s.
	Una población	0.62	n.s.

Cuadro 14: Resultados de pruebas t de student al introducir una catástrofe en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante).

Variable	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de Persistencia	1	12.19	$p < 0.05$
	2	7.66	$p < 0.05$
	Una población	8.49	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	1	1.25	n.s.
	2	0.88	n.s.
	Una población	1.56	n.s.
Tamaño poblacional	1	4.83	$p < 0.05$
	2	3.87	$p < 0.05$
	Una población	11.49	$p < 0.05$
Diversidad genética	1	5.05	$p < 0.05$
	2	1.00	n.s.
	Una población	8.83	$p < 0.05$

Cuadro 15: Resultados de pruebas t de student al introducir endogamia y catástrofe en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante).

Variable	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de persistencia	1	18.11	$p < 0.05$
	2	14.96	$p < 0.05$
	Una población	13.19	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	1	2.39	$p < 0.05$
	2	2.06	$p < 0.05$
	Una población	2.60	$p < 0.05$
Tamaño poblacional	1	14.11	$p < 0.05$
	2	11.83	$p < 0.05$
	Una población	18.53	$p < 0.05$
Diversidad genética	1	4.49	$p < 0.05$
	2	2.49	$p < 0.05$
	Una población	7.42	$p < 0.05$

Cuadro 16: Resultados de pruebas t de student al introducir pérdida de hábitat en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante).

Variable	Nivel	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de persistencia	0.25%	1	3.36	$p < 0.05$
		2	1.27	n.s.
		Una población	0.83	n.s.
	0.50%	1	3.26	$p < 0.05$
		2	6.94	$p < 0.05$
		Una población	1.13	n.s.
	1.00%	1	14.27	$p < 0.05$
		2	16.94	$p < 0.05$
		Una población	5.47	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	0.25%	1	0.00	n.s.
		2	0.00	n.s.
		Una población	0.17	n.s.
	0.50%	1	0.13	n.s.
		2	0.42	n.s.
		Una población	0.33	n.s.
	1.00%	1	0.62	n.s.
		2	0.71	n.s.
		Una población	0.61	n.s.
Tamaño poblacional	0.25%	1	7.27	$p < 0.05$
		2	6.34	$p < 0.05$
		Una población	14.24	$p < 0.05$
	0.50%	1	17.82	$p < 0.05$
		2	11.39	$p < 0.05$
		Una población	28.29	$p < 0.05$
	1.00%	1	39.21	$p < 0.05$
		2	30.77	$p < 0.05$
		Una población	61.07	$p < 0.05$
Diversidad genética	0.25%	1	2.56	$p < 0.05$
		2	2.59	$p < 0.05$
		Una población	4.22	$p < 0.05$
	0.50%	1	6.13	$p < 0.05$
		2	5.67	$p < 0.05$
		Una población	9.99	$p < 0.05$
	1.00%	1	16.37	$p < 0.05$
		2	16.00	$p < 0.05$
		Una población	21.25	$p < 0.05$

Cuadro 17: Resultados de pruebas t de student al introducir cambios de mortalidad en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante).

Variable	Nivel	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de persistencia	Mortalidad -2%	1	3.23	$p < 0.05$
		2	12.39	$p < 0.05$
		Una población	3.00	$p < 0.05$
	Mortalidad +2%	1	16.78	$p < 0.05$
		2	15.72	$p < 0.05$
		Una población	10.71	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	Mortalidad -2%	1	3.53	$p < 0.05$
		2	2.96	$p < 0.05$
		Una población	3.99	$p < 0.05$
	Mortalidad +2%	1	2.97	$p < 0.05$
		2	2.46	$p < 0.05$
		Una población	3.89	$p < 0.05$
Tamaño poblacional	Mortalidad -2%	1	11.34	$p < 0.05$
		2	10.60	$p < 0.05$
		Una población	11.25	$p < 0.05$
	Mortalidad +2%	1	15.48	$p < 0.05$
		2	7.44	$p < 0.05$
		Una población	24.08	$p < 0.05$
Diversidad genética	Mortalidad -2%	1	6.22	$p < 0.05$
		2	3.05	$p < 0.05$
		Una población	6.11	$p < 0.05$
	Mortalidad +2%	1	9.56	$p < 0.05$
		2	4.10	$p < 0.05$
		Una población	13.52	$p < 0.05$

Cuadro 18: Resultados de pruebas t de student al introducir dispersión en los escenarios de *Cebus capucinus* (n.s.: no significante).

Variable	Nivel	Área	Valor t	Significancia (gl = 998)
Probabilidad de Persistencia	10%	1	1.85	n.s.
		2	6.66	$p < 0.05$
	20%	1	2.76	$p < 0.05$
		2	7.21	$p < 0.05$
	40%	1	3.84	$p < 0.05$
		2	5.70	$p < 0.05$
Tasa de crecimiento	10%	1	0.13	n.s.
		2	0.40	n.s.
	20%	1	0.37	n.s.
		2	0.47	n.s.
	40%	1	0.59	n.s.
		2	0.34	n.s.
Tamaño poblacional	10%	1	0.94	n.s.
		2	0.33	n.s.
	20%	1	2.29	$p < 0.05$
		2	0.00	n.s.
	40%	1	4.20	$p < 0.05$
		2	2.30	$p < 0.05$
Diversidad Genética	10%	1	9.81	$p < 0.05$
		2	26.40	$p < 0.05$
	20%	1	9.75	$p < 0.05$
		2	24.74	$p < 0.05$
	40%	1	7.90	$p < 0.05$
		2	25.25	$p < 0.05$

CAPÍTULO V

5.1 Discusión

Modelos base (Población fragmentada vs. Población continua)

Este estudio demuestra que tanto *Alouatta palliata* como *Cebus capucinus* pueden sobrevivir en fragmentos boscosos aislados (Figs. 2-9). Varios autores confirman la capacidad de estas especies para sobrevivir en parches de bosque, lo que atribuyen a su gran flexibilidad y adaptabilidad de la dieta folívora de *A. palliata* y omnívora de *C. capucinus*, que los ayuda a explotar una gran cantidad de recursos que pueden estar disponibles dentro del parche (Milton 1993, Estrada y Coates-Estrada 1995, Estrada y Coates-Estrada 1996, Fedigan *et al.* 1996, Crockett 1998, Sorensen y Fedigan 2000, Bicca-Marques 2003, Rodríguez-Toledo *et al.* 2003).

A pesar de esta capacidad de sobrevivir en fragmentos de bosque, los resultados muestran que la supervivencia de poblaciones más pequeñas puede estar en riesgo. Tanto la probabilidad de persistencia como la tasa intrínseca de crecimiento (en el caso de *C. capucinus*) y la diversidad genética de estaspoblaciones son menores que las del escenario base de una población continua. Las poblaciones más grandes muestran una probabilidad de persistencia y una tasa intrínseca de crecimiento similares a las del escenario de una población continua; no obstante, la diversidad genética es menor que en ésta. No existe un valor mínimo de diversidad genética que indique si una especie puede adaptarse a cambios bruscos en el ambiente. Sin embargo, diferentes autores establecen que el mantener niveles altos de diversidad genética evita que el valor adaptativo de las poblaciones disminuya y puedan adaptarse a cambios ambientales impredecibles (Lacy 1997, Amos y Harwood 1998, Lacy 2000, Amos y Balmford 2001, Reed y Frankham 2003).

Estudios de primates en fragmentos, muestran que a medida que el tamaño de los parches de bosque disminuye, así lo hace cantidades número de especies, el número de individuos y la diversidad genética (Grativol *et al.* 2001, Quan-Rodas 2002, Gonçalves *et al.* 2003, Ferrari *et al.* 2003, Chiarello y de Melo 2001, Goossens 2005). En el caso de *A.*

palliata, Rodríguez-Toledo *et al.* (2003) encontraron esta especie en sólo 11 de 59 fragmentos menores a 10 has. mientras que en los cinco fragmentos de 10 a 70 has. este mono se observó en todos los casos. Estrada y Coates-Estrada (1995) hallaron que, además de la reducción de los fragmentos, el aumentar los años de aislamiento de los parches boscosos también disminuye el tamaño poblacional de *A. palliata*. Para *C. capucinus*, DeGama-Blanchet y Fedigan (2006) no encontraron ninguna concordancia entre aislamiento o tamaño del fragmento y presencia de monos carablanca. Esta falta de relación fue atribuida a que probablemente los fragmentos analizados eran demasiado grandes como para encontrar relación.

El escenario de una población continua aumenta la viabilidad de la población de ambas especies. Si bien los escenarios de poblaciones fragmentadas presentan una alta probabilidad de persistir a largo plazo, el escenario de una población continua tendría un mayor número de individuos y una mayor diversidad genética en las poblaciones de ambas especies, dándoles ventaja ante cambios ambientales estocásticos que se puedan dar en el hábitat.

Depresión por endogamia y catástrofe

Depresión por endogamia: En poblaciones pequeñas existe el riesgo de que los individuos sufran los efectos de la depresión por endogamia. A medida que una población se reduce, aumenta la probabilidad de que dos individuos relacionados genéticamente se apareen y aumenta la probabilidad de que la población tenga depresión por endogamia (Ralls *et al.* 1988, Amos y Harwood 1998, Hedrick y Kalinowski 2000, Amos y Balmford 2001, Keller y Waller 2002, Reed *et al.* 2003). La endogamia provoca que la población disminuya y se vuelva susceptible a fluctuaciones estocásticas que podrían llevarla a la extinción (Gilpin y Soulé 1986, Goodman 1987).

La endogamia afecta de forma negativa la probabilidad de persistencia, la tasa de crecimiento, el tamaño de la población y la diversidad genética de ambas especies. De nuevo, los impactos más pronunciados se observaron cuando la población es fragmentada, especialmente en los fragmentos que poseen menos individuos; sin embargo, es notable que

aún en el escenario de población continua la endogamia tiene un efecto ligeramente negativo sobre ésta.

Cabe resaltar que los resultados de los escenarios que incluyen depresión por endogamia pueden ser subestimados. La depresión por endogamia es modelada en VORTEX como una reducción en la supervivencia de los individuos durante su primer año de vida. Como resultado, el programa generalmente subestima el impacto de la endogamia sobre otros componentes de valor adaptativo, como supervivencia en edades adultas, fecundidad o competencia por parejas (Miller y Lacy 2005).

Catástrofe: Los efectos de una catástrofe pueden ser devastadores en poblaciones pequeñas (Shaffer 1987, Waide 1991, Oli *et al.* 2001, Reed *et al.* 2003b). Tanto el perico puertorriqueño (*Amazona vittata*) como el ratón de playa (*Peromyscus polionotus*) han estado al borde de las extinción a causa del efecto que han tenido los huracanes sobre la mortalidad de individuos de ambas especies. Sólo la aplicación de medidas de manejo para ambas especies ha evitado su extinción (Waide 1991, Oli *et al.* 2001).

La ocurrencia de una catástrofe disminuiría la viabilidad a largo plazo de la población de primates del Refugio Nogal (Figs. 2-9). El efecto de un evento catastrófico sería mayor si se mantuviera el estado actual de fragmentación. En una población continua, aunque la tasa de crecimiento se reduce notablemente, la población sería lo suficientemente grande como para recuperarse del evento catastrófico, manteniendo así la probabilidad de persistencia por encima de 0.9 para los monos congo y 0.8 para los monos carablanca (Figs. 2-9)

Los monos congo son muy sensibles a las epidemias de fiebre amarilla. En Costa Rica una epidemia ocurrida en la década de 1950 mató un gran número de individuos de esta especie (Trapido y Galindo 1956, Milton 1990, Crockett 1998, Fedigan *et al.* 1998). En el 2005 se registró un aumento en la mortalidad de las tres especies de primates que habitan en Parque Nacional Corcovado. Aunque se descartó que fuera producto de una enfermedad, sí hubo una preocupación sobre las poblaciones de estas especies (G. Gutiérrez, com. pers. 2006).

A diferencia de los monos congo, los carablanca son poco sensibles a las epidemias de fiebre amarilla (Trapido y Galindo 1956, Fedigan *et al.* 1996.). El único evento en que se

comunicó un aumento inusual en la mortalidad de carablancas fue el ocurrido en el Parque Nacional Corcovado en el 2005. Las catástrofes son eventos raros y difíciles de observar, pero ocurren (Reed *et. al* 2003b), por lo que no se puede descartar que epidemias, sequías, hambrunas o huracanes puedan afectar a esta especie en el futuro, como lo han hecho en *Alouatta* sp. (Trapido y Galindo 1956, Milton 1990, Fedigan *et al.* 1996, Chapman y Balcomb 1998, Crokett 1998 Rudran y Fernandez-Duque 2003).

Endogamia y Catástrofe: Una catástrofe volvería inestable a una población pequeña que sufre de depresión por endogamia (Figs.2-9). Inclusive una población continua es afectada negativamente si la endogamia y una catástrofe actuaran a la vez (Figs. 2-9). A diferencia de los escenarios anteriores, en los que la probabilidad de persistencia era alta y el tamaño poblacional se mantenía cercano a la capacidad de carga, en éste la persistencia disminuye a menos de 0.8 y la población podría sufrir una pérdida significativa de individuos, en ambas especies (Figs. 2, 4, 6, 8). Estos resultados son un reflejo de cómo diferentes eventos estocásticos podrían actuar de forma sinergética afectando de forma aún más negativa a una población pequeña que lo esperado si actuaran separadamente (Gilpin y Soulé 1986, Shaffer 1987 Amos y Balmford 2001, Keller y Waller 2002).

Pérdida de hábitat

Aún si una población sobrevive a un primer proceso de fragmentación, sería más susceptible a la extinción a causa de eventos estocásticos y probablemente no sobreviviría a otro proceso de fragmentación o pérdida de hábitat (Gilpin y Soulé 1986, Marsh 2003a). En el caso del Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, la pérdida de hábitat se debe a la acción del Río Sucio sobre los fragmentos. Periódicamente, los dos fragmentos son inundados por este río, principalmente en diciembre y febrero. El agua del río inunda el refugio debido al dique de tierra arcillosa que se levantó para proteger el cultivo de banano vecino. Cuando el agua de las inundaciones se va retirando, queda depositada una capa de sedimento que con el tiempo se calienta demasiado, hasta el punto de que los árboles se secan y con el tiempo caen al suelo, lo que ha causado que el remanente boscoso se fragmente (Bach 2004).

El deterioro tanto de la cantidad como la calidad del ambiente puede extinguir una especie (Gilpin y Soulé 1986). En el caso de los primates, la pérdida de hábitat podría disminuir la cantidad de alimento disponible y por ende la cantidad de individuos que el fragmento puede mantener (Chiarello 2000, Chiarello y de Melo 2001, Marsh 2003a, Norconk y Grafton 2003).

Se observa como las poblaciones se vuelven cada vez más inestables conforme aumenta el porcentaje de pérdida de hábitat, especialmente en los escenarios con poblaciones fragmentadas (Figs. 2-9). De nuevo se pone de manifiesto como entre más grande sea una población, más resistente es a los efectos negativos provocados por el ambiente. Sin embargo, este tipo de escenario dejaría una población pequeña y con baja diversidad genética, dejándola sensible a la extinción producto de factores estocásticos (Figs. 2-9).

En el caso de *A. palliata*, Chapman y Balcomb (1998) determinaron que la estructura poblacional de esta especie está muy influenciada a eventos tales como alteración de hábitat y cantidad de recursos alimentarios. Clarke *et al.* (2002a) describieron como el tamaño de una tropa de congos disminuyó luego de que ésta perdiera 10% de su territorio a causa de la deforestación. La disminución se debió a una reducción en el número de machos y hembras adultas, así como aumento en la mortalidad de crías. Clarke *et al.* (2002b) encontraron que debido a un evento de fragmentación y deforestación por un período de cinco años, las tropas de congos de La Pacífica, disminuyeron en tamaño y que la cantidad de machos y hembras adultos por grupo se redujo notablemente. Sin embargo, el tamaño total de la población se mantuvo sin cambio, probablemente porque la tasa de crecimiento no fue afectada por la deforestación.

No se han realizado estudios de cómo reacciona *C. capucinus* a procesos continuos de pérdida de hábitat. Sin embargo, al ser una especie de hábitos arbóreos, es muy probable que su respuesta sea similar a la reproducida por estos escenarios y a la exhibida por otros platirrinos (Chiarello 2000, Chiarello y de Melo 2001, Marsh 2003a, Norconk y Grafton 2003)

Cambios en mortalidad

En la mayoría de los estudios de primates en fragmentos, se ha observado que a medida que disminuye el tamaño del fragmento aumenta la densidad de monos (Pruetz y Leasor 2002, Ferrari *et al.* 2003, Gonçalves *et al.* 2003, Rodríguez-Toledo *et al.* 2003). Esto podría ser un indicio de que los fragmentos boscosos se saturan de ciertas especies con gran facilidad.

Un abarrotamiento de individuos, unido a cambios estocásticos ambientales durante un período largo de tiempo, podría reducir la cantidad y calidad de alimentos que puede brindar el fragmento, lo que podría traducirse en un incremento de mortalidad (Estrada y Coates-Estrada 1995, Chapman y Balcomb 1998, Crockett 1998, Akçakaya *et al.* 1999, Crockett *et al.* 1998, Bicca-Marques 2003, Rodríguez-Toledo 2003, Rudran y Fernandez-Duque 2003). En el caso específico del Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, algunos monos congo capturados para otro estudio, tenían dientes en mal estado. Esto podría ser producto de una baja calidad o cantidad de alimentos; sin embargo, para confirmar esta posibilidad se necesitan estudios al respecto.

Los escenarios en que se variaron los niveles de mortalidad reflejan la sensibilidad de ambas especies a pequeñas fluctuaciones de este parámetro (Figs. 2-9). Varios trabajos sugieren que la estructura poblacional de estas dos especies está muy influenciada por eventos tales como alteración y calidad de hábitat (Chapman y Balcomb 1998, Fedigan *et al.* 1998, Fedigan y Sorensen 2000, Rudran y Fernandez-Duque 2003). De esto se deriva la importancia del manejo de la calidad del hábitat. El sembrar y mantener una gran variedad de especies de árboles, que suministren alimento a los monos durante todo el año, podría disminuir posibles fluctuaciones en la mortalidad causadas por factores combinados del sobrepoblamiento y la estocasticidad ambiental.

Dispersión

Varios estudios han descrito la importancia de la dispersión en ambas especies como mecanismo de formación y persistencia de tropas, para mantener flujo génico entre grupos

y evitar la endogamia (Glander 1980, Glander 1992, Clarke et al. 2002a, Jack y Fedigan 2003, Jack y Fedigan 2004 a y b, Muniz *et al.* 2006).

En este escenario, tanto *A. palliata* como *C. capucinus* presentan una probabilidad de persistencia y diversidad genética superior a la de escenarios con fragmentos totalmente aislados (Figs. 2-9). No obstante, el crecimiento intrínseco y el tamaño poblacional se comportan de manera diferente en las dos especies (Figs. 2-9). En *C. capucinus* ambos se mantienen con valores similaresa los del escenario base que no incluye dispersión. En *A. palliata* se observa una disminución notable en los dos valores. Esta diferencia puede deberse a que la dispersión, es diferente en ambas especies. La dispersión de individuos en ambas especies se da en las etapas juveniles; sin embargo, mientras que en *A. palliata* ambos sexos migran de su tropa natal, en *C. capucinus* sólo los machos lo hacen. En el caso de *C. capucinus* la probabilidad de perder machos no afectaría mucho la viabilidad de la población, ya que en especies polígamas importa más cantidades número de hembras de la población para mantenerla estable (R. Lacy, com. pers. 2006). Por otro lado, en *A. palliata* ambos sexos tienden a abandonar su tropa natal y la pérdida de hembras a causa de saturación en la capacidad de carga produciría una disminución en el número de nacimientos anuales, provocando una reducción en el crecimiento intrínseco de la población y un aumento en la probabilidad de extinción.

CAPÍTULO VI

6.1 Implicaciones para manejo y conservación

La preservación de los primates ha tenido un enfoque de establecimiento y protección de grandes parques y reservas. Sin embargo, si se sigue esta lógica de "cuanto más grande mejor", cientos (si no miles) de pequeños fragmentos boscosos quedarían en riesgo (Marsh 2003b). Gastar todos los esfuerzos en conservar los fragmentos más grandes funciona sólo hasta que estas mismas áreas queden completamente aisladas unas de otras, porque los fragmentos boscosos pequeños que brindaban cierto nivel de conectividad desaparecieron. Aquí es evidente la importancia de conservar y manejar los remanentes boscosos pequeños para mantener o aumentar la conectividad de las grandes áreas protegidas. Para conservar estos pequeños fragmentos, se necesita monitorear las especies animales y vegetales que habitan en ellos, además de analizar cuáles son las medidas para garantizar la viabilidad a largo plazo de estas. Para aplicar estas medidas, se requiere un esfuerzo continuo del gobierno, organizaciones no gubernamentales, educadores ambientales y biólogos especialistas en el manejo de poblaciones pequeñas, tanto *in situ* como *ex situ* (Marsh 2003b). En esta mentalidad de manejo donde los análisis de viabilidad de poblaciones se vuelven una herramienta útil para identificar los factores que amenazan una población.

En el campo es difícil determinar los factores que potencialmente influyen en la supervivencia de poblaciones pequeñas Además, existen pocas oportunidades para probar de forma experimental diferentes estrategias de manejo a largo plazo. Las simulaciones que modelan "poblaciones virtuales" ofrecen un enfoque diferente y los resultados son probablemente más realistas que los obtenidos de forma determinística a partir de cuadros de vida, ya que las simulaciones incluyen eventos estocásticos (Akçakaya 1992, Mathews y Macdonald 2001, Brook *et al.* 2002). Cabe resaltar que los resultados de un análisis de viabilidad de poblaciones, son más útiles como herramienta para indicar la importancia relativa de diferentes estrategias de manejo, relacionadas con mantenimiento y manejo de poblaciones pequeñas, pero no deben ser tomados como valores absolutos (Lidenmayer *et*

al. 1993, Boyce 1992, Bessinger y Westphal 1998, Harwood 2000, Reed *et al.* 2002, Miller y Lacy 2003, Peterson *et al.* 2003, Drechsler 2004).

En este estudio se confirma la capacidad de ambas especies para sobrevivir en hábitats fragmentados (Chapman *et al.* 1989, Estrada y Coates-Estrada 1995, Estrada y Coates-Estrada 1996, Crockett 1998, Sorensen y Fedigan 2000, Clarke *et al.* 2002a y b, Pruetz y Leasor 2002, Bicca-Marques 2003, Rodríguez-Toledo *et al.* 2003, Fragaszy *et al.* 2004). No obstante, también resalta la fragilidad de las dos especies al disminuir el tamaño de la población, inestabilidad reflejada en bajos niveles de diversidad genética y una disminución notable en la probabilidad de persistencia al incluir factores que potencialmente pondrían en riesgo a las subpoblaciones.

Un escenario de metapoblación, en que exista un intercambio de individuos entre ambos fragmentos, mejoraría la probabilidad de persistencia de las subpoblaciones más pequeñas y la diversidad genética de la metapoblación. Sin embargo, si la capacidad de carga es limitada por la cantidad y calidad de hábitat disponible, la población de *A. palliata* podría volverse inestable al perder hembras juveniles que mueran por inanición o se aventuren fuera del Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, al no poder integrarse a la población residente.

Parece que la mejor opción de manejo para las dos especies sería el tener una población continua. Si la población fuera continua, tendría una mayor viabilidad a largo plazo en comparación con la situación actual de fragmentación. No obstante, si sucedieran fenómenos o acciones que afectaran negativamente a la población, esta tendería a ser inestable. Por eso es importante monitorear las poblaciones de ambas especies de monos y el manejo de su hábitat, para disminuir los efectos negativos de diferentes eventos producidos por el ser humano o el ambiente.

Literatura Citada

Acuña, P., R. Bedoya & A. Sanchún. 2003. Informe de gira - Finca El Nogal, Puerto Viejo de Sarapiquí, Heredia. Maestría en Manejo de Recursos Naturales, UNED, San José, Costa Rica. Manuscrito. 21 p.

Akçakaya, H.R. 1992. Population viability analysis and risk assesment. p. 148-157. In D.R. McCollough & R.H. Barrett, R.H (eds.). Wildlife 2001: Populations. Elsevier Applied Science. Nueva York.

Akçakaya, R.H., M.A. Burgman & L.R. Ginzburg. 1999. Aplied population ecology: principles and computer exercises using RAMAS® EcoLab. 285 p.

Amos, W. & J. Harwood. 1998. Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. Phil.Trans. R. Soc. Lond. B. 177-186.

Amos, W. & A. Balmford. 2001. When does conservation genetics matter? Heredity 87: 257-265.

Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat: a review. Oikos 71: 355-366.

Aizen, M.A. & P. Feinsinger. 1994a. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentina “Chaco Serrano”. Ecol. Appl.4: 378-392.

Aizen, M.A. & P. Feinsinger. 1994b. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in chaco dry forest, Argentina. Ecology 75: 330-351.

Bach, O. 2004. Plan de Manejo de la Reserva Nogal, Sarapiquí, para optar por la categoría de manejo de Refugio de Vida Silvestre Privado. Manuscrito. 45 p.

Ballou, D., R. Lacy, D. Kleiman, A. Rylands & S. Ellis (eds.). 1998. *Leontopithecus* II: the second population and habitat viability assessment for lion tamarins (*Leontopithecus*). Final Report. Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN), Apple Valley, Minnesota. 121 p.

Beissinger, S.R., & M.I. Westphal. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. J. Wildlife Manag. 62:821–84

Bender, D.J., T.A. Contreras & L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the match size effect. Ecology 79:512-533.

Bicca-Marques, J. 2003. How do howlers monkeys cope with habitat fragmentation?, p. 283-303. *In* L. Marsh (ed.). Primates in fragments. Ecology and conservation. Kluwer/Plenum. Nueva York.

Boinski, S. & A.F. Campbell. 1995. Use of trill vocalizations to coordinate troop movement among white-faced cacuphins: a second fiel test. Behaviour 132: 876-901.

Boinski, S. & A.F. Campbell. 1996. The huh vocalization of hite-faced capuchins: a spacing call disguised as a food call? Ethology 102: 826-840.

Boinski, S., K. Jack, C. Lamarsh y J. Coltrane. 1998. Squirrel Monkeys in Costa Rica. Drifting to extinction. Oryx 32:45-58.

Bolaños, R. & V. Watson. 1993. Mapa ecológico de Costa Rica, según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. Centro Científico Tropical, Costa Rica. 9 p.

Boyce, M.S. 1992. Population viability analysis. Annu. Rev. of Ecol and Syst. 23: 481-506.

Brook, B.W., M.A.,Burgman, H.R. Akcakaya, J.J. O'Grady& R. Frankham. 2002. Critics of PVA ask the wrong questions: Throwing the heuristic baby Out with the bathwater. Conserv. Biol. 16: 262-263.

Chapman, C.A., L. Chapman & K. Glander. 1989. Primate populations in north-western Costa Rica: potencial for recovery. Primate Conserv. 10: 37-44.

Chapman, C.A. & S.R. Balcomb. 1998. Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. Int. J. Primat. 19: 385-403.

Chiarello, A.G. 2000. Density and population size of mammals in remnaments of Brazilian Atlantic forest. Conserv. Biol. 14: 1649-1657.

Chiarello, A.G. & F. R. de Melo. 2001. Primate population densities and sizes in Atlantic forest remnants of northern Espíritu Santo, Brazil. Int. J. Primat. 22: 379-396.

Clarke, R. & K. Glander. 1984. Female reproductive success in agroup of free raging howling monkeys (*Alouata palliata*) in Costa Rica, p. 11-126. *In* M.F. Small (ed.). Female primates: studies by women primatologists. Alan R. Liss, Nueva York.

Clarke, M.R., D.A. Collins & E.L. Zucker. 2002a. Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. Int. J. Primat. 23: 365-381.

Clarke, M.R., C.M. Crockett, E. L. Zucker & M. Zaldívar. 2002b. Mantled howler population of Hacienda La Pacifica, Costa Rica, between 1991 and 1998: effects of deforestation. Amer. J. Primat. 56: 155-163.

Crokett, C.M. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. Int. J. Primat. 19: 559-578.

Daily, G.C., G. Ceballos, J. Pacheco, G. Suzán & A Sánchez-Azofeifa. 2003. Contryside biogeography of neotropical mammals:conservation opportunities in agricultural lanscapes of Costa Rica. Conserv. Biol. 17: 1814-1826.

Drechsler, M. 2004. Model-based conservation decision aiding in the presence of goal conflicts and uncertainty. Biodiv. Conserv. 13: 141-164.

DeGama-Blanchet, H. & L. Fedigan. 2006. The Effects of Forest Fragment Age, Isolation, Size, Habitat Type, and Water Availability on Monkey Density in a Tropical Dry Forest, p. 165-188. *In* A. Estrada, P. A. Garber, M. Pavelka & L. Luecke (eds.). New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates. Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation. Springer.

DeLuycker, A. 1995. Deforestation ,selective cutting, and habitat fragmentation: the impact on a black howler monkey (*Alouatta caraya*) population in northern Argentina. Bol. Primat. Latiamer. 5: 17-24.

Estrada, A. 1982. Survey and census of howler monkeys (*Alouata palliata*) in rain forest of "Los Tuxlas", Veracruz, Mexico. Amer. J. Primat. 2: 363-372.

Estrada, A., R. Coates-Estrada & D. Meritt, Jr. 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. Ecography 17: 229-241.

Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 1995. La contracción y fragmentación de las selvas y las poblaciones de primates silvestres: el caso de Los Tuxtlas, Veracruz, p. 25-53. *In* E. Rodríguez Luna, J. Martínez C. & L. Ortiz (eds.) Estudios Primatológicos en México Vol. 3. Dirección General de Publicaciones, Universidad Veracruzana.

Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 1996. Tropical rain fores fragmentation and wild population of primates at Los Tuxlas, Mexico. Int. J. Primat. 17: 759-783.

Estrada, A., A. Anzures & R. Coates-Estrada. 1999. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and duna beetles at Los Tuxlas, Mexico. Amer. J. Primat. 48: 253-262.

Estrada, A., García, Y., Muñoz, D. & Franco, B. 2001. Survey of the population of howler monkeys (*Alouatta pallliata*) at Yumká Park in Tabasco, Mexico. Neotrop. Primat. 9: 12-14.

Fedigan, L.M. 2003. Impact of male takeover on infant deaths, births and conceptions in *Cebus capucinus* at Santa Rosa, Costa Rica. Int. J. Primat. 24: 723-741.

Fedigan, L.M., L. Fedigan & C. Chapman. 1985. A census of *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus* monkeys in Santa Rosa Nacional Park, Costa Rica. Brenesia 23: 309-322.

Fedigan, LM & L.M. Rose. 1995 Interbirth interval variation in three sympatric species of neotropical monkeys. Amer. J. Primat. 37: 9-24.

Fedigan, L.M., L.M. Rose & R.M. Avila. 1996. See how they grow. Tracking capuchin monkey populations in a regenerating Costa Rican dry forest, p. 289-307. *In* M. Norconk, A. Rosenberger & P. Garber (eds.). Adaptive Radiations of Neotropical Primates.

Fedigan, L.M., L.M. Rose & R.M. Avila. 1998. Growth of mantled howler groups in a regenerating Costa Rican dry forest. Int. J. Primat. 19: 405-432.

Fedigan, L.M. & J. Jack. 2001. Neotropical primates in a regenerating Costa Rican dry forest: a comparison of howler and capuchin population patterns. Int. J. Primat. 22: 689-713.

Fedigan, L.M. & K. Jack. 2004. The demographic and reproductive context of male replacements in Cebus capucinus. Behaviour 141: 755-775.

Ferrari, S., S. Iwanaga, A. Ravetta, F. Freitas, B. Sousa, L. Souza, C. Costa & P. Coutinho. 2003. Dynamics of primate comunities along the Santarém-Cuibá highway in south-central Brazilian Amazonia, p. 123-144. *In* L. Marsh (ed.). Primates in fragments. Ecology and conservation. Kluwer/Plenum. Nueva York.

Fragaszy, D., E.Visalberghi & L. Fedigan. 2004. The complete capuchin: the biology of the genus *Cebus*. Cambridge University, Reino Unido. 339p.

Freese, C.H. 1983. *Cebus capucinus* (mono cara blanca, white-faced capuchin), p: 458-460. *In* D.H. Janzen (ed.). Costa Rican natural history. Univ. of Chicago Press, Chicago.

García-Orduña, F. 1995. Fragmentación del hábitat y demografía de primates en la región de los Tuxlas, Ver., p. 61-80. *In* E. Rodríguez Luna, J. Martínez C. & L. Ortiz (eds.). Estudios Primatológicos en México Vol. 3. Dirección General de Publicaciones, Universidad Veracruzana.

Gilpin, M.E. & M.E. Soulé. 1986. Minimum viable populations: process of species extincion, p. 19-34, *In* M.E. Soulé (ed.). Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity, Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Glander, K. 1980. Reproduction and population growth in free-raging mantled howling monkeys. Amer. J. Phys. Anthropol. 53: 25-36.

Glander, K.E. 1983. Species accounts. *Alouatta palliata* (congo, howling monkey, howler monkey), p:448-449, *In* D.H. Janzen (ed.). Costa Rican natural history, Univ. of Chicago Press, Chicago.

Glander, K. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. Int. J. Primat. 13: 415-436.

Goodman, D. 1987. The demography of chance extintion, p: 11-34. *In* M.E. Soulé (ed.). Viable populations for conservation. Cambridge University Press.

Guichard, C., S. Ellis, Y. Matamoros & U. Seal. (eds.). 2001. Análisis de la viabilidad poblacional y del hábitat del manatí en México. Informe Final. Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN), Apple Valley, Minnesota. 133p.

Gonçalves, E,. S. Ferrari, A. Silva, P.Coutinho, E. Menezes & M. Schneider. 2003. Effects of habitat fragmentation on the genetic variability of silver marmosets, *Mico argentatus*, p. 17-28. *In* L. Marsh (ed.). Primates in fragments. Ecology and conservation. Kluwer/Plenum. Nueva York.

Goossens, B, L. Chikhi, M. F. Jalil, M. Ancrenaz, I. Lackman-Ancrenaz, M. Mohamed, P. Andau & M. W. Bruford. 2005. Patterns of genetic diversity and migration in increasingly fragmented and declining orang-utan (*Pongo pygmaeus*) populations from Sabah, Malaysia. Mol. Ecol.14: 441–456.

Grativol, A., J. D. Ballou & R. Fleischer. 2001. Microsatellite variation within and among recently fragmented populations of the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*). Conserv. Genet. 2: 1-9.

Harwood, J. 2000. Risk assessment and decision analysis in conservation. Biol. Conserv. 95: 219–226.

Hedrick, P.W. & S.T. Kalinowski. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. Annu.Rev. Ecol. Syst. 31: 139–162

Inskipp, T. & H.J. Gillett (eds.). 2003. Lista de Especies CITES. Compiladas por UNEP-WCMC. Secretaría de la CITES, Ginebra, Suiza, y UNEP-WCMC, Cambridge, Reino Unido. 339pp.

Jack, K. & L. Fedigan. 2003. Male dominance and reproductive success in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). Amer. J. Phys. Anthropol, Suplemento 36, 120: 212-122

Jack, K. & L. Fedigan. 2004a. Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus* part 1: patterns and causes of natal emigration. Anim.Behav. 67: 761-769.

Jack, K. & L. Fedigan. 2004b. Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus* part 2: patterns and causes of secundary dispersal. Anim.Behav. 67: 771-782.

Jones, C. 2002. A possible example of coercive mating in mantled howling monkeys (*Alouata palliata*) related to sperm competition. Neotrop. Primat. 10: 95-96.

Karr, J.R. 1990. Avian survival rates and extintion procesws on Barro Colorado Island, Panama. Conserv. Biol.4: 391-397.

Keller, L.F. & D.M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. Trends Ecol. Evol. 17: 230-241.

Klein, B. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. Ecology 70: 1715-1725.

Lacy, R.C. 1988. A report on population genetics in conservation. Conserv. Biol. 2: 245-247.

Lacy, R.C. 1992. The effects of inbreeding on isolated populations: are minimum viable population sizes predictable?, p. 277-296. *In*: P.L. Fiedler and S.K. Jain (eds.), Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management. Chapman and Hall, NuevaYork.

Lacy, R.C. 1993. VORTEX: A computer simulation model for Population Viability Analysis. Wildlife Res. 20: 45-65.

Lacy, R.C. 1993/1994. What is Population (and Habitat) Viability Analysis? Primate Conserv. 14/15: 27-33.

Lacy, R.C. 1997. Importance of genetic variation to the viabibility of mammalian populations J. Mammal. 78: 320-335.

Lacy, R.C. 2000. Considering threats to the viability of small populations. Ecol. Bull. 48: 39-51.

Laurance, S.G.W. & M.S. Gomez. 2005. Clearing width and movements of understory rainforest birds. Biotropica 37: 149-152.

Lindenmayer, D.B., T.W. Clark, R.C. Lacy, & V.C. Thomas. 1993. Population viability analysis as a tool in wildlife conservation policy: With reference to Australia. Environm. Manage. 17: 745-758.

Lipold, L.K. 1990. Primate population decline at Cabo Blanco Absolute Nature Reserve, Costa Rica. Brenesia 34: 145-152.

Marsh, K. 2003a. The nature of fragmentation, p. 1-10. *In* L. Marsh (ed.). Primates in fragments. Ecology and conservation. Kluwer/Plenum. Nueva York.

Marsh, K. 2003b. Wild zoos: conservation of primates in situ, p. 365-379. *In* L. Marsh (ed.). Primates in fragments. Ecology and conservation. Kluwer/Plenum. Nueva York.

Matamoros, Y., G. Wong & U., Seal (eds.) 1996. Taller de Evaluación de Viabilidad de Población y Hábitat de *Saimiri oerstedi citrinellus*. Reporte Final. Grupo Especialista en Reproducción en Cautiverio (SSC/IUCN). Apple Valley, Minnesota. 146 p.

Mathews, M. & D. Macdonald. 2001. The sustainability of the common crane (*Grus grus*) flock breeding in Norfolk: insights from simulation modelling. Biol. Conserv. 100: 323-333.

Miller, P.S., & R.C. Lacy. 2003. Metamodels as a tool for risk assessment, p. 333-351. *In* F.R.Westley, & P.S. Miller (eds). Experiments in consilience: integrating social and scientific responses to save endangered species. Island. Washington, DC.

Miller, P.S. & R.C. Lacy. 2005. VORTEX. A stochastic simulation of the simulation process. Version 9.50 user's manual. Conservation Breeding Specialist Group (IUCN/SSC). Apple Valley, Minnesota. 157p.

Milton, K. 1990. Calidad dietética y regulación demográfica de una población de monos aulladores *Alouatta palliata*, p. 357-373. *In* E.G. Leigh, A. S. Rand & D.M. Winsor (eds.). Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian, Panamá.

Milton, K. 1993. Diet and Primate Evolution. Sci. Amer. 269: 70-77.

Milton, K. 1996. Effect of bot fly (*Alouattamyia baeri*) parasitism on a free raging howler monkey (*Alouata palliata*) population in Panama. J. Zool. 239:39-63.

Mora, J.M. 2000. Mamíferos silvestres de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José Costa Rica. 240 p.

Muniz, L., S. Perry, J. H. Manson, H. Gilkenson, J. Gros-Louis & L. Vigilant . 2006. Father–daughter inbreeding avoidance in a wild primate population. Curr. Biol. 16: 156-157.

Neville, M., K. Glander, F. Braza & A. Rylands. 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*, p. 249–453. *In* R.A. Mittermeier (ed.). Ecology and Behavior of Neotropical Primates. World Wildlife Fund, Washington, D.C.

Norconk, M & B. Grafton. 2003. Changes in forest composition and potential feeding tree availability on small land-bridge island in Lago Guri, Venezuela, p. 211-227. *In* L. Marsh (ed.). Primates in fragments. Ecology and conservation. Kluwer/Plenum. Nueva York.

Oli, M., N.R. Holler & M.C. Wooten. 2001. Viability analysis of endangered Gulf Coast beach mice (*Peromyscus polionotus*) populations. Biol. Conserv. 97: 107-118.

Oppenheimer, J.R. 1990. *Cebus capucinus*: ámbito doméstico, dinámica de poblaciones y relaciones interespecíficas, p. 337-355. *In* E. Leigh, A. Stanley & D. Windsor (eds.). Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian, Panamá.

Panger, M., S. Perry, L. Rose, J. Gros-Louis, E. Vogel, K. MacKinnon, & M. Baker. 2002. Cross-site differences in the foraging behavior of white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). Amer. J. Phys. Anthropol. 119: 52-66.

Perry, S. 1996. Female-female social relationships in wild white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. Amer. J. Primat. 40: 167-182.

Peterson, G.D., G.S Cumming & S.R Carpenter. 2003. Scenario Planning: a Tool for Conservation in an Uncertain World. Conserv. Biol.17: 358-366.

Pruetz, J. & H Leasor. 2002. Survey of three primate species in forest fragments at La Suerte Biological Field Station, Costa Rica. Neotrop. Primat 10: 4-8.

Purvis, A., J.L. Gittleman, G. Cowlishaw & G.M. Mace. 2000. Predicting extinction risk in declining species. Proc. R. Soc. London Ser. B 267: 1947-1952.

Quan-Rodas, C.L. 2002. Estado de fragmentación del hábitat para el desplazamiento del mono congo (*Alouatta palliata*) y sus efectos sobre la variabilidad genética en tropas de esta especie en el Área de Conservación Tempisque, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 80 p.

Ralls, K., J.D. Ballou & A. Templeton. 1988. Estimates of Lethal Equivalents and the cost of inbreeding in mammals. Conserv. Biol. 2: 185-193

Reed, D.H. 2005. Relationship between population size and fitness. Conserv. Biol. 19: 563-568.

Reed, D.H, J.J. O'Grady, J.D., Ballou & R. Frankham. 2003. The frequency and severity of catastrophic die-offs in vertebrates. Anim. Conserv. 6: 109-114.

Reed, D.H & R. Frankham. 2003. Correlation between Fitness and Genetic Diversity Conserv. Biol. 17: 230-237.

Reed, D.H., E.H. Lowe, D. A. Briscoe & R. Frankham. 2003. Inbreeding and extinction: Effects of rate of inbreeding Conserv. Genet. 4: 405–410.

Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico. Oxford University, Oxford. 334 p.

Rodríguez, E.L., L. Cortés, P. Miller & S. Ellis (eds.). 1996. Population and habitat viability assessment for the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*). Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN), Apple Valley, Minnesota. 172 p.

Rodríguez, R., V. Berovides, A. González, E. Pérez, Y. Matamoros & P. Miller (eds.). 2003. Análisis de la viabilidad de la población y del hábitat de la iguana *cubana Cyclura nubila nubila*, Jardín Zoológico de la Habana, La Habana, Cuba. 117 p.

Rodríguez-Toledo, E., S. Mandujano & F. García-Orduña. 2003. Relationships between forest fragments and Howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in southern Veracruz, Mexico, p. 79-97. *In* L. Marsh (ed.). Primates in fragments. Ecology and conservation. Kluwer/Plenum. Nueva York.

Rudran, R. & E. Fernandez-Duque. 2003. Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela. Int. J. Primat.. 24: 925-945.

Salas, I. 2001. Algunos aspectos de la biología reproductiva y social de los individuos reproductores dentro de un grupo silvestre de monos congo (*Alouatta palliata* Gray), Hacienda La Pacífica, Cañas, Guanacaste, Costa Rica. Tesis de maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 60 p.

Sanford, R.L., P. Paaby, J. Luvall & E. Philipps. 1994. Climate, Geomorphology, and Aquatic Systems, p.19-33. *In* McDade, L., Kamaljit, S., Hespenheide, H. y G. Hartshorn (eds.). La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. The University of Chicago.

Saunders, D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margulis. 1991. Biological consecuences of ecosystem fragmentation: A review. Conserv. Biol.5: 18-32.

Schmitt, J. & D.W. Ehrhardt. 1990. Enhancement of inbreeding depression by dominance and suppression in *Impatiens capensis*. Evolution 44: 269-278.

Seal, U.S., J.D. Ballou & C. Padua (eds.). 1990 *Leontopithecus*: Population Viability Workshop. Apple Valley, MN: Captive Breeding Specialist Group, IUCN. 314p.

Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. BioScience 31:131-134.

Shaffer, M.L. 1987. Minimum viable populations: Coping with uncertainty, p. 69-86. *In* M.E, Soulé (ed.).Viable Populations for Conservation, Cambridge: Cambridge University.

Shaffer, M.L. 1990. Population viability analysis. Conserv. Biol. 4:39-40.

Solís, V., A. Jiménez, O. Brenes & L. Vilnitzki. 1999. Lista de fauna de importancia para la conservación en Centroamérica y México: listas rojas, listas oficiales y especies en apéndices CITES. Sistema de Integración Centroamericana. Dirección Ambiental, con el apoyo técnico de UICN-ORMA y WWF Centroamérica. San José, Costa Rica. 230 p.

Sorensen, T. & L. Fedigan. 2000. Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. Biol. Conserv.92: 227-240.

Soulé, M.E. (ed.). 1987.Viable populations for conservation. Cambridge, Cambridge University. 189 p.

Stoner, K.E. 1994. Population density of mantled howler monkey (*Alouatta palliata*) at La Selva Biological Reserve, Costa Rica: a new technique to analyze census data. Biotropica 26: 332-340.

Stouffer, P.C., & R.O. Bierregaard, Jr. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. Ecology 76: 2429-2443.

Stratford, J. & P.C. Stouffer.1999. Local extincions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented lanscape near Manaus, Brazil. Conserv. Biol. 13: 416-1423.

Terborgh, J. 1992. Maitenance of diversity in tropical forest. Biotropica 24: 283-292.

Trapido, H. & P, Galindo. 1956. The epidemiology of yellow fever in Middle America. Exp. Parasitol. 5: 285-323.

Waide, R. 1991. The Effect of Hurricane Hugo on Bird Populations in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. Biotropica 23: 475-480**.**

Wainwright, M. 2002. The Natural History of Costa Rican Mammals. Distribuidores Zona Tropical. San José, Costa Rica. 423 p.

Wong, G. 1990. Uso del hábitat, estimación de la composición y densidad poblacional del mono Tití (*Saimiri oerstedi citrinellus*) en la zona de Manuel Antonio, Quepos, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 78 p.

Winker, L.A., X. Zhang, R. Ferrell, R. Wagner, J. Dahl, G. Peter & R. Sohn. 2004. Geographic microsatellite variability in Central American howling monkeys. Int. J. Primat.. 25: 197-210.

Wong, G., Y. Matamoros & U. Seal (eds.). 1994. Taller de Evaluación de Viabilidad de Población y Hábitat de *Saimiri oerstedi citrinellus*. Grupo Especialista en Reproducción en Cautiverio (SSC/IUCN). Apple Valley, Minnesota. 91 p.

Zaldívar, M.E., K.E. Glander, O. Rocha, G. Aguilar, E. Vargas, G.A. Gutiérrez-Espeleta & R. Sánchez. 2003. Genetic variation of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) from Costa Rica. Biotropica 35: 375-381.

Zar, J.H. 1996. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Nueva Jersey. 662 p.

Zucker, E.L. & M. R. Clarke. 2003. Longitudinal assesment of inmature-to-adult ratios in two groups of Costa Rican *Alouata palliata*. Int. J. Primat.. 24: 87-99.