

DETECCIÓN DE UMBRALES DE ÁREA Y DISTANCIA DE AISLAMIENTO PARA LA OCUPACIÓN DE FRAGMENTOS DE SELVA POR MONOS AULLADORES, *Alouatta palliata*, EN LOS TUXTLAS, MÉXICO

Detection of area thresholds and isolation distance for forest fragment occupation by howler monkeys, *Alouatta palliata*, in Los Tuxtlas, Mexico

S Mandujano ✉, A Estrada

(SM) Dpto. Biodiversidad y Ecología Animal.
Instituto de Ecología A. C.
Km 2.5 Ant. Carret. Coatepec No. 351
Xalapa 91070 Veracruz, México.
mandujan@ecologia.edu.mx

(AE) Estación de Biología Los Tuxtlas, Instituto de Biología, UNAM

Artículo recibido: 14 de junio de 2005

Artículo aceptado: 29 de septiembre de 2005

RESUMEN. ¿Existen umbrales de tamaño y distancias de aislamiento de fragmentos de selva a los cuales la ocupación de estos por monos aulladores decae significativamente? ¿Son estos umbrales similares independientemente de la localidad geográfica? Para responder estas preguntas comparamos las poblaciones de monos aulladores habitando dos paisajes con distinto grado de pérdida y fragmentación de la selva en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Los paisajes investigados cubren áreas de 3200 ha y 4965 ha, y están separados 60 km en dirección norte a sur. El paisaje norte tiene más cantidad de hábitat (838 ha) y menos fragmentación (38 fragmentos) en comparación al paisaje sur (543 ha y 92 fragmentos). El 55% y 20% del total de fragmentos estuvieron ocupados en los paisajes norte y sur, respectivamente. Empleando la prueba binomial no paramétrica del momento del cambio, detectamos que en el paisaje norte los umbrales de ocupación de los fragmentos ocurren cuando estos tienen 8 ha de área y 200 m de aislamiento; mientras que en el paisaje sur los umbrales fueron de 5 ha y 66 m. Estos resultados pueden tener aplicaciones para crear escenarios de conservación a nivel paisajístico, pero se recomienda probar su generalidad comparando más paisajes en distintas localidades geográficas.

Palabras clave: *Alouatta palliata*, fragmentación, Los Tuxtlas, México, ocupación de fragmentos, umbrales.

ABSTRACT. Are there area thresholds and forest fragment isolation distances at which occupancy by howler monkeys decreases significantly? Are these thresholds similar independently of geographic location? To answer these questions we compared howler monkey populations in two landscapes with different degrees of loss and fragmentation in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. The studied landscapes cover areas of 3200 ha and 4965 ha, and are separated by 60 km in a north-south direction. The northern landscape has more habitat (838 ha) and is less fragmented (38 fragments) than the southern landscape (543 ha and 92 fragments). Of the fragments, 55% and 20% were inhabited in the northern and southern landscapes, respectively. We used a non parametric binomial change-point test, and detected thresholds of fragment occupation of 8 ha for the area and 200 m for the isolation distance in the northern landscape, and of 5 ha and 66 m in the southern landscape. These results may contribute to create conservation scenarios at the landscape level, but we recommend they be tested comparing more landscapes in different geographical locations.

Key words: *Alouatta palliata*, fragmentation, Los Tuxtlas, Mexico, fragment occupation, thresholds.

INTRODUCCIÓN

Recientemente en el campo de la biología de la conservación ha aumentado el interés en el concepto y aplicación de los umbrales ecológicos (ecological thresholds; Huggett 2005). En su concepción más amplia, un umbral se refiere a un punto o zona donde existe un cambio dramático en el estado de una variable o de un sistema (Luck 2005). En particular, en procesos ecológicos a nivel del paisaje, un umbral sucede cuando no es lineal la respuesta de una especie o un grupo de especies a la pérdida del hábitat, sino que esta respuesta cambia abruptamente a cierto nivel de pérdida (Toms & Lesperance 2003). Andrén (1994) fue uno de los primeros en sugerir que existen umbrales críticos cuando la cantidad del hábitat oscila entre el 10 y 30 % respecto a la superficie original. A este nivel, la pérdida y fragmentación del hábitat son factores determinantes que aumentan el riesgo de extinción local de las poblaciones y de las especies (Fahrig 2003; With 2004; With & King 1999). De hecho, los modelos metapoblacionales sugieren que a medida que el hábitat se pierde en un paisaje, existe un tamaño mínimo de hábitat parche o fragmento para que individuos de las poblaciones lo ocupen (Ovaskainen & Hanski 2004).

El análisis de umbrales se ha utilizado tanto a nivel de especies específicas como a nivel de diversidad de especies. Por ejemplo, a escala del paisaje se ha aplicado para conocer los efectos de la cantidad del hábitat remanente y de las características de los parches (tamaño, aislamiento y vegetación) en mamíferos, aves, reptiles, invertebrados, plantas y hongos (Drinnan 2005; Homan *et al.* 2004; Lindenmayer *et al.* 2005; Parker & Mac Nally 2002; Radford & Bennett 2004; Radford *et al.* 2005; Schultz & Crone 2005). Además, el concepto de umbrales ecológicos ha sido muy útil para plantear alternativas de manejo con fines de conservación (Huggett 2005), ya que permite detectar umbrales a los cuales se podría incrementar la probabilidad de extinción. Sin embargo, se requiere de un mayor número de estudios donde se documente la existencia, o no, de umbrales para distintas especies, o para la misma especie habitando en sitios distintos (Lindenmayer & Luck 2005).

Los monos aulladores, *Alouatta palliata*, han registrado alta tolerancia a la contracción del hábitat y son capaces de persistir por muchos años en fragmentos pequeños (Crockett 1998), lo cual logran al aumentar sus recursos alimenticios y mostrando una amplia plasticidad conductual (Bicca-Marques 2003; Clarke *et al.* 2002; Fedigan *et al.* 1998; Gilbert 2003). En varios estudios se ha encontrado que existe una reducción significativa en la presencia y/o el tamaño de las poblaciones conforme disminuye el tamaño del fragmento y aumenta su aislamiento (Cristobal-Azkarate *et al.*, 2005; Estrada & Coates-Estrada 1996; Mandujano *et al.* 2005). En particular, Rodríguez-Toledo *et al.* (2003) documentaron que el porcentaje de ocupación de los fragmentos en un paisaje de Los Tuxtlas, fue del 100% cuando los fragmentos tuvieron más de 10 ha de superficie; mientras que solamente el 19% de los fragmentos menores a 10 ha estuvieron ocupados por monos aulladores. Por su parte, Gilbert (2003) mostró que aunque los monos aulladores rojos, *Alouatta seniculus* en el Amazonas pueden habitar fragmentos muy pequeños (< 1 ha), los fragmentos de 10 ha de tamaño y con menos de 100 m de aislamiento fueron más adecuados para sostener poblaciones durante mucho tiempo. Incluso para otras especies de primates como *Macaca silenus* y *Trachypithecus johnii* se ha registrado que el porcentaje de ocupación de los fragmentos disminuyó a menor tamaño y conectividad de los mismos (Umapathy & Kumar 2003).

Estos antecedentes sugieren la posibilidad de que la ocupación de los fragmentos no sea inversamente proporcional al tamaño y al aislamiento una vez que los fragmentos tienen un tamaño muy pequeño y se encuentran muy aislados de otros fragmentos. Por el contrario, es posible que exista un punto de inflexión o umbral donde la ocupación de los fragmentos cambia abruptamente. Para probar esta hipótesis, en el presente trabajo se analizaron dos poblaciones de monos aulladores que habitan en dos paisajes que difieren en el grado de fragmentación y aislamiento del hábitat en Los Tuxtlas. Esto se hizo con la meta de estimar si existen umbrales de tamaño y distancia de aislamiento de los fragmentos que determinen la ocupación de éstos por monos aulladores y definir si estos um-

brales son similares para las poblaciones en los paisajes estudiados. Para este fin, en este trabajo fue reanalizada información previamente publicada para un paisaje norte (Estrada & Coates-Estrada 1996; Estrada *et al.* 1999) y un paisaje en el sur de Los Tuxtlas (Mandujano *et al.* 2005; Rodríguez-Toledo *et al.* 2003). Es importante mencionar que aunque en dichos trabajos fueron analizadas relaciones entre los monos y algunas características de los fragmentos, no fueron incluidos resultados, ni discusión de posibles umbrales de ocupación. Este es uno de los primeros trabajos con primates en el

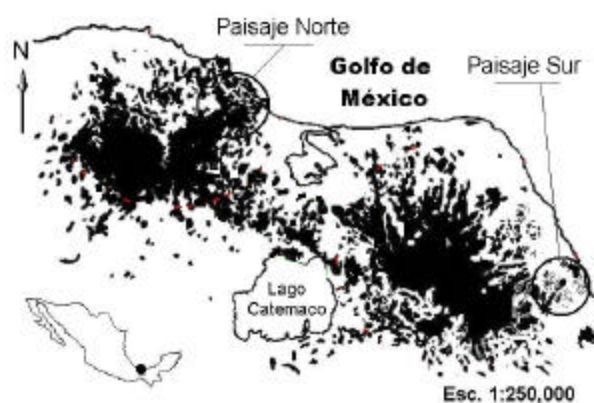


Figura 1. Localización de los paisajes de estudio en la región de Los Tuxtlas, México. Modificado de Estrada y Coates-Estrada (1996).

Figure 1. Location of the study landscapes in the region of Los Tuxtlas, Mexico. Modified from Estrada & Coates-Estrada (1996).

que se analizan umbrales ecológicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de los paisajes de estudio

Se seleccionaron un paisaje en la zona norte ($95^{\circ}03'W$, $18^{\circ}35'N$; 0-300 msnm) y otro a 60 km en el sur ($94^{\circ}55'W$, $18^{\circ}26'N$; 0-700 msnm) de Los Tuxtlas en Veracruz, México (Figura 1). El paisaje norte tiene 3 200 ha de superficie (Estrada *et al.* 1999) y fue delimitado a partir de imágenes de satélite de 1993 procesadas en el programa de información geográfica IDRISI por Estrada y Coates-Estrada (1996). Por otra parte, el paisaje sur abarca 4 950 ha (Mandujano *et al.* 2005) y fue modificado de un mapa digital previamente elaborado por Rodríguez-Toledo *et al.* (2003), quienes emplearon

fotos aéreas de 1999 y ortofotos de 1995 procesadas en el programa ArcView 3.2. El tamaño mínimo para definir un fragmento fue de 0.5 ha; mientras que el aislamiento de un fragmento se hizo midiendo la distancia en línea recta al fragmento más cercano. El paisaje norte tiene más cantidad, menos fragmentación, fragmentos más grandes y en pro-

Tabla 1. Comparación de los paisajes norte y sur en Los Tuxtlas, México.

Table 1. Comparison of the northern and southern landscapes in Los Tuxtlas, Mexico.

Variables	Paisaje norte	Paisaje sur
Área total (ha)	3200	4965
Área total de hábitat (ha)	838	543
Porcentaje de hábitat	26%	11%
Número de fragmentos	38	92
Tamaño del fragmento (ha)		
media (\pm SD)	22.0 (36.4)	5.9 (12.5)
intervalo	0.5 a 150	0.5 a 76
Aislamiento del fragmento (m)		
media (\pm SD)	277 (228)	111 (99)
intervalo	20 a 850	8 a 438

medio más aislados que el paisaje sur (Tabla 1).

En ambos paisajes el bosque tropical húmedo original ha sido alterado por la actividad humana en los últimos 40-50 años y una proporción importante de la vegetación original fue convertida principalmente a pastizales. En la actualidad, la vegetación remanente está formada por constelaciones de fragmentos de selva que varían en tamaño, edad, aislamiento, grado de perturbación y manejo por los pobladores. Aun cuando los pastizales dominan el paisaje norte, también se encuentran cultivos de sombra como el café, cacao y otros que no requieren sombra (Estrada & Coates-Estrada 1996). Otro rasgo característico de este paisaje es la presencia de una amplia red de franjas arbóreas de vegetación conocidas como cercas vivas y usadas para delimitar propiedades y parcelas agrícolas y ganaderas. La coexistencia de estos elementos origina una elevada heterogeneidad paisajística (Estrada *et al.*, 2005). En contraste, estas prácticas de manejo no existen en el paisaje sur, lo que ha provocado un paisaje muy homogéneo dominado por pastizales.

Ocupación de los fragmentos por los monos

A partir de los datos publicados por Estrada *et al.* (1999) para el paisaje norte y Mandujano *et al.* (2005) para el paisaje sur se definieron los frag-

mentos ocupados por monos aulladores durante el período de años que abarcó el respectivo estudio en cada sitio (1993 -1995 en el norte, y 2001 - 2004 en el sur). Los muestreos de monos se hicieron a partir de observaciones directas y detección de aullidos a lo largo de recorridos en todos los fragmentos. Se hicieron observaciones de grupos (definidos como una unidad social compuesta por lo menos de un macho adulto y de una hembra adulta) y de individuos solitarios. Cada grupo fue muestreado repetidamente hasta tener un consenso del número de individuos, sexo y edad. La probabilidad de contar dos o más veces al mismo grupo fue baja debido a lo aislado que se encuentra cada grupo; además porque se hicieron anotaciones de marcas individuales (variación en características como el patrón de pigmentación en la palma y planta de pies y manos, marcas en el rostro, y la ocurrencia de mechones de pelo de distinto color). Todos los fragmentos de cada paisaje fueron muestreados una o dos veces cada año durante el periodo que abarcó cada estudio. En este trabajo, el término ocupación se emplea como sinónimo de presencia. Mientras que el porcentaje de ocupación se refiere al número de fragmentos ocupados por monos en relación al total de fragmentos presentes en cada paisaje.

Análisis de datos

Para determinar los umbrales de ocupación de los fragmentos, en función del área y de la distancia de aislamiento, se empleó la prueba binomial no paramétrica del momento del cambio (nonparametric binomial change-point test; Siegel & Castellan 1988). Esta prueba asigna un valor de 1 para la presencia o un valor de 0 para la ausencia de monos en cada fragmento. Si hay un cambio significativo en la presencia de monos cuando los fragmentos disminuyen en tamaño o aumentan en aislamiento, entonces los puntos de inflexión en cada variable son considerados como umbrales (Homan *et al.* 2004). Para probar esta hipótesis del cambio en la ocupación fue empleada la fórmula:

$$D_{m,n} = \max \left| \frac{N}{mn} \left(S_j - \frac{jm}{N} \right) \right| \quad (1)$$

donde $D_{m,n}$ es la diferencia absoluta más grande observada en la frecuencia del número de fragmen-

tos ocupados, N es el número de observaciones binarias, X_1, X_2, \dots, X_N , donde el dato para cada observación X_i se codifica como $X_i = 1$ cuando el fragmento está ocupado por monos, y $X_i = 0$ cuando el fragmento está desocupado. Además, m es el número de fragmentos ocupados, mientras que $n = N - m$, es el número de fragmentos desocupados. S_j se calcula como:

$$S_j = \sum_{i=1}^j X_i \quad \text{donde } j = 1, 2, \dots, N \quad (2)$$

En la ecuación 1 fueron evaluados todos los valores de j desde 1 hasta $N - 1$. La expresión $D_{m,n}$ ha sido tabulada y es una forma de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Siegel & Castellan 1988). Con esta prueba se determinó si la proporción de fragmentos ocupados cambia a partir de cierto tamaño y aislamiento. Estos puntos se consideran como umbrales del cambio en la ocupación de fragmentos por el mono aullador. En consecuencia, esta prueba se aplicó por separado para las variables de tamaño y aislamiento de los fragmentos en cada paisaje.

RESULTADOS

Presencia de primates

En el paisaje norte el 55 % de los fragmentos de selva ($n = 38$) estuvieron ocupados por aulladores, mientras que en el sur solamente el 20 % ($n = 92$). En ambos paisajes se observó que, en general, los fragmentos más grandes y menos aislados estuvieron ocupados por monos. En particular, cuando los fragmentos tuvieron > 10 ha, el 92 % de los fragmentos en el paisaje norte y el 100 % en el sur, estuvieron ocupados por los aulladores (Figura 2a). En contraste, sólo el 36 % y el 13 % de los fragmentos < 10 ha estuvieron ocupados en el paisaje norte y en el paisaje sur, respectivamente. Considerando la distancia de aislamiento, el 100 % y 24 % de los fragmentos con distancia menor a 200 m estuvieron ocupados en los paisajes norte y sur, respectivamente (Fig. 2b). En contraste, sólo el 15 % de los fragmentos con distancia de aislamiento mayor a 200 m estuvieron ocupados en el paisaje norte; mientras que en el paisaje sur no se encontró algún fragmento ocupado cuando éstos tuvieron más de 200 m de aislamiento.

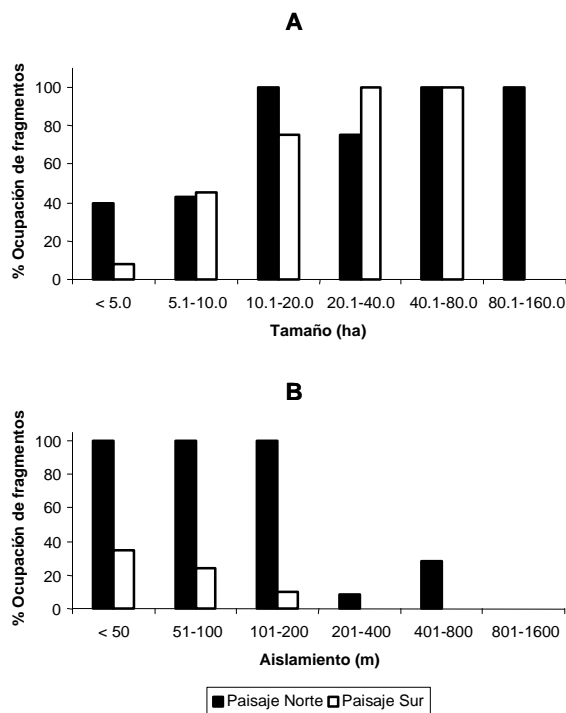


Figura 2. Porcentaje de ocupación de fragmentos por los aulladores en función de distintas clases de tamaño y de aislamiento de los fragmentos en los paisajes norte y sur.

Figure 2. Fragment occupation percentage for the howler monkeys as a function of fragment size and isolation in the northern and southern landscapes.

Umrales de ocupación de fragmentos

El análisis con la prueba binomial no paramétrica del momento del cambio mostró umbrales significativos de ocupación de los fragmentos en función de su tamaño y su aislamiento para ambos paisajes. En el paisaje norte, los umbrales fueron de 8 ha de tamaño ($D_{21,17} = 0.56$, $p = 0.01$) y 200 m de aislamiento ($D_{21,17} = 0.75$, $p = 0.01$) (Fig. 3). Mientras que, en el paisaje sur los umbrales fueron de 5 ha de tamaño ($D_{19,73} = 0.65$, $p = 0.01$) y 66 m de aislamiento ($D_{19,73} = 0.44$, $p = 0.01$) (Fig. 4).

La combinación de estos umbrales de tamaño y aislamiento de los fragmentos dio como resultado distinto porcentaje de ocupación de los fragmentos en cada paisaje (Tabla 2). Destacó que cuando los fragmentos tuvieron un tamaño por arriba del umbral y un aislamiento por debajo del umbral, el 100% estuvieron ocupados por monos aulladores en ambos paisajes. En cambio, cuando los fragmentos fueron muy pequeños y estuvieron muy aislados se observó lo contrario

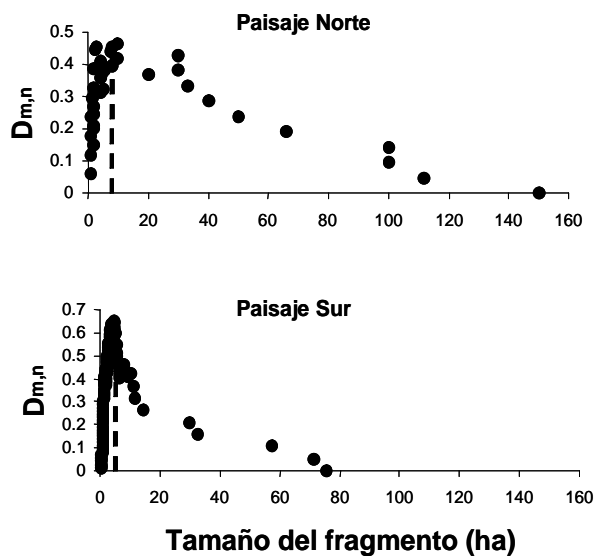


Figura 3. Relación entre el estadístico $D_{m,n}$ resultado de la prueba binomial no paramétrica del punto de cambio en función del tamaño en los paisajes norte y sur. La línea punteada vertical en cada figura indica el umbral.

Figure 3. Plot of the non parametric binomial change-point test ($D_{m,n}$) as a function of size for the northern and southern landscapes. The vertical dotted line in each figure indicates the threshold value.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio sugieren que existen umbrales críticos para que los monos aulladores ocupen fragmentos de selva en función del tamaño y del aislamiento de los mismos. Esto indica que la ocupación de los fragmentos cambia de manera significativa con valores por debajo o arriba de estos umbrales. Además, los resultados mostraron que independientemente de las diferencias en la cantidad de hábitat y grado de fragmentación entre los dos paisajes, en ambos se encontró un umbral de área de fragmento muy parecido. En contraste, el umbral de ocupación de los fragmentos varió en función de la distancia de aislamiento. También, en otros trabajos se ha encontrado que una misma especie puede exhibir diferentes umbrales en varios paisajes (Huggett 2005). Esto puede deberse a factores tales como los atributos de historia de vida de la especie, la calidad, configuración y aislamiento del hábitat, y la influencia de factores estocásticos (Radford & Bennett 2004). Además, Hanski (2002) propuso que conforme aumenta la destrucción del hábitat se reduce el grado

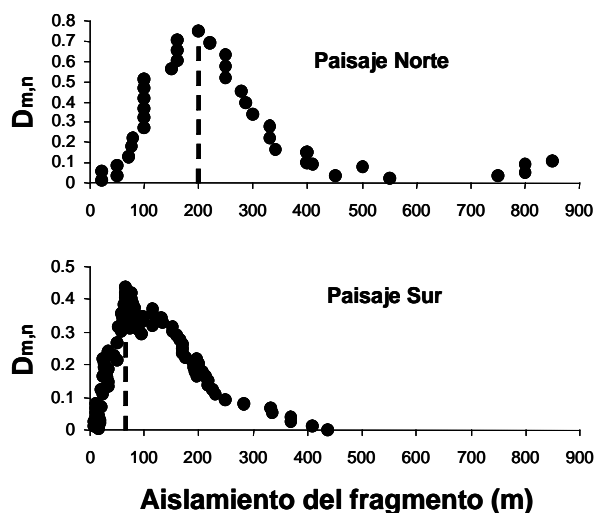


Figura 4. Relación entre el estadístico $D_{m,n}$ resultado de la prueba binomial no paramétrica del punto de cambio en función del aislamiento de los fragmentos en los paisajes norte y sur. La línea punteada vertical en cada figura indica el umbral.
Figure 4. Plot of the non parametric binomial change-point test ($D_{m,n}$) as a function of fragment isolation for the northern and southern landscapes. The vertical dotted line in each figure indicates the threshold value.

de conectividad entre los fragmentos remanentes, y entonces la fragmentación del hábitat comienza a amplificar el impacto provocado por la pérdida del hábitat, lo que provoca una respuesta no lineal de las poblaciones animales. Por lo tanto, los fragmentos muy pequeños y aislados tienen menos posibilidad de ser ocupados y/o colonizados por este primate, especialmente si tienen que cruzar grandes extensiones dominadas por pastizales para llegar a otros fragmentos de selva. Estos datos indican que no obstante la amplia tolerancia del mono aullador para habitar en fragmentos pequeños (Bicca-Marques 2003; Crockett 1998), desde una perspectiva poblacional, la

pérdida y fragmentación del hábitat afecta significativamente la ocupación de los fragmentos conforme el tamaño de estos disminuye y el aislamiento aumenta.

Los monos aulladores ocuparon todos los fragmentos de selva cuando fueron mayores a 8 ha en el paisaje norte y de 5 ha en el paisaje sur. En contraste, cuando registraron un tamaño menor al umbral, el porcentaje de ocupación decayó sustancialmente. Esto puede explicarse al menos por tres factores. Primero, aunque el proceso de pérdida y fragmentación del hábitat puede producir una distribución aleatoria de los individuos, de forma que algunos fragmentos quedan ocupados y otros desocupados (Marsh 2003), es más probable que los individuos ocupen los fragmentos grandes desde el inicio (Hanski 2002). Segundo, debido al tamaño reducido de la mayoría de los fragmentos de hábitat remanente, es posible que como consecuencia de factores como la estocasticidad demográfica, la competencia por recursos, y el deterioro genético, los primates desaparezcan de fragmentos más pequeños (Dietz *et al.* 2000; Gonçalves *et*

Tabla 2. Ocupación de fragmentos por *Alouatta palliata* en función de los umbrales de tamaño y aislamiento en los paisajes norte ($n=38$ fragmentos en total) y sur ($n=92$). ¹Los valores de los umbrales de tamaño y aislamiento de los fragmentos varían en cada paisaje en función de los resultados de la prueba binomial no paramétrica del punto de cambio. ²Se presentan el número absoluto de fragmentos y el porcentaje (entre paréntesis) respecto al total de fragmentos en cada paisaje. ³Porcentaje de fragmentos ocupados respecto al número de fragmentos en cada categoría de tamaño y aislamiento de los fragmentos.

Table 2. Fragment occupation by *Alouatta palliata* in relation to the thresholds of fragment size and isolation in the northern ($n=38$ total fragments) and southern ($n=92$) landscapes. ¹The threshold values for the fragment size and isolation vary in each landscape depending on the results of the binomial non parametric change-point test. ²The absolute number of fragments and the percentage (in parenthesis) with respect to the total fragments in each landscape are presented. ³Percentage of occupied fragments with respect to the number of fragments in each fragment size and isolation category.

Paisaje	Umbrales ¹		Número de fragmentos ²	Ocupación de fragmentos por <i>Alouatta palliata</i> ³ (porcentaje)
	Tamaño fragmento (ha)	Aislamiento fragmento (m)		
Norte	< 8	< 200	5 (13%)	80
	< 8	> 200	20 (53%)	28
	> 8	< 200	12 (32%)	100
	> 8	> 200	1 (3%)	0
Sur	< 5	< 66	31 (34%)	23
	< 5	> 66	43 (47%)	0
	> 5	< 66	7 (8%)	100
	> 5	> 66	11 (12%)	45

al. 2003). Según algunos modelos metapoblacionales, la probabilidad de extinción de la población local disminuye conforme aumenta el tamaño de los fragmentos (Escobedo-Morales & Mandujano 2006). Tercero, si un fragmento grande quedó vacío después de la perturbación, entonces pudo haber sido recolonizado debido a que entre más grande es un fragmento tiene mayor probabilidad de ser encontrado por individuos en proceso de dispersión (Lawes *et al.* 2000).

Los umbrales de distancia de aislamiento fueron de 200 y 66 m para los paisajes norte y sur, respectivamente. La distancia de aislamiento puede afectar los movimientos de dispersión (Agoramoorthy & Rudran 1993; Glander 1992; Moore 1992). La dispersión es una estrategia reproductiva que involucra costos y beneficios de permanecer o abandonar el grupo natal (Jones 1995). Sin embargo, la fragmentación puede limitar la posibilidad de que los individuos se muevan entre fragmentos de hábitat (Swart & Lawes 1996). Por lo tanto, la capacidad de dispersión en paisajes fragmentados dependerá de las características de cada especie (Bicca-Marques 2003), así como de la configuración espacial del hábitat en el paisaje (Palacios-Silva & Mandujano 2006). Es decir, la probabilidad de que los individuos se muevan de un fragmento a otro dependerá de la distancia de aislamiento, de la presencia de corredores, y del tipo de matriz que rodea a los fragmentos. Aunque los monos aulladores están adaptados a un estilo de vida principalmente arborícola, ocasionalmente pueden bajar y viajar cierta distancia en el suelo para moverse de un grupo a otro (Glander 1992). Sin embargo, la frecuencia con que realizan estos movimientos, la distancia que viajan en el suelo, y la dirección que deciden tomar para viajar, son aspectos pocos conocidos para esta especie (Mandujano *et al.* 2004). Los datos de este estudio sugieren que los monos aulladores están muy limitados por la distancia existente entre fragmentos y por otros elementos en la matriz circundante a los fragmentos.

Además de las diferencias en la cantidad de hábitat y el grado de fragmentación entre los paisajes estudiados, la conectividad explicada por el nivel de heterogeneidad del paisaje y la capacidad de movimientos de los monos podría ser otro fac-

tor para entender la diferencia en la ocupación de fragmentos entre los paisajes. Cuando la cantidad de hábitat en un paisaje es menor al 25 % (Andrén 1994; Fahrig 2003; With 2004), la configuración espacial y la calidad de los fragmentos de hábitat remanente pueden influir sobre la viabilidad de las poblaciones locales. En el paisaje norte los fragmentos han sido cuidados para plantar café, cacao y otros cultivos que requieren de la sombra del estrato arbóreo; además, una práctica común es delimitar las parcelas usando cercas vivas con varias especies arbóreas algunas usadas por los monos (Estrada *et al.* 2005; Harvey *et al.* 2004). Esto resulta en un paisaje norte muy heterogéneo con mayor grado de conectividad en el cual los fragmentos de selva coexisten con pastizales, cultivos y otros elementos vegetales. En contraste, en el paisaje sur la selva original ha sido sustituida por pastizales y cultivos de temporal. Además, que otros tipo de cultivos agroforestales no se practican, ni se siembran cercas vivas (Durand & Lazos 2004; Silva-López & Portilla 2002). Por lo tanto, este paisaje es más homogéneo y tiene bajo nivel de conectividad (Palacios-Silva & Mandujano 2006). Como consecuencia, estos datos sugieren que la mayor distancia de umbral encontrada en el paisaje norte se debe a que los monos podrían estar viajando más fácilmente a través de la vegetación antropogénica como sitio de paso de un fragmento a otro. Por el contrario, el umbral de distancia en el paisaje sur fue menor lo que indica que la falta de elementos arbóreos conectando fragmentos limita los movimientos de los primates sólo hacia aquellos que están muy cercanos entre sí.

Para los fines del estudio no fue relevante conocer el número de individuos que tenía cada fragmento, solamente fue necesario anotar su presencia o ausencia, ya que es suficiente para el análisis de umbrales (Lindenmayer & Luck 2005). Sin embargo, desde una perspectiva de viabilidad poblacional no es lo mismo que un fragmento de selva esté ocupado o sea colonizado por una tropa de individuos, a que esté ocupado por un individuo. Las consecuencias demográficas pueden ser muy distintas (Escobedo-Morales & Mandujano 2006). Además, en este trabajo tampoco fue relevante determinar si era o no la misma tropa la que habita-

ba en el mismo fragmento en años sucesivos, o si hubo dispersión de individuos hacia otras tropas o fragmentos previamente desocupados. Sin embargo, este aspecto nuevamente tiene mucha relevancia a nivel de la dinámica demográfica de la población. Por otro lado, aunque la comparación de los paisajes basada en datos con 10 años de diferencia entre los muestreos del paisaje norte (Estrada *et al.* 1999) y del paisaje sur (Mandujano *et al.* 2006) no afectó el análisis del presente trabajo. Las variaciones de la población a través del tiempo pueden influir en la detección de los puntos específicos de los umbrales debido a cambios en la ocupación de los fragmentos de selva. Para solventar estas limitaciones, se requieren estudios posteriores en los cuales se consideren estos aspectos empleando modelos metapoblacionales integrados a paisajes reales. Esto permitiría tener una visión más clara de la dinámica de la ocupación de los fragmentos de selva por los monos aulladores.

Por último, los resultados del presente trabajo tienen implicaciones importantes a nivel de conservación. Esto se debe a que al identificar los umbrales, para definir el área mínima viable y la conectividad o distancia aislamiento, se pueden establecer prioridades para desarrollar acciones de conservación para especies o grupos de especies, así como optimizar los recursos involucrados en la realización de dichos planes (Radford & Bennett

2004). Las implicaciones son: Primero, es evidente que los esfuerzos deben estar encauzados a mantener los fragmentos de mayor extensión. Los fragmentos más extensos tienen mayor calidad de hábitat para los monos, por lo que es mayor su capacidad para sostener a un mayor número de monos en comparación a los fragmentos muy pequeños (Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2005; Cristobal-Azkarate *et al.* 2005; Umapathy & Kumar 2003). Segundo, es esencial aumentar el grado de conectividad del hábitat. Tercero, es preferible tener una matriz heterogénea alrededor de los fragmentos, la cual esté compuesta por distintos elementos arbóreos de origen natural y antrópico (cercas vivas, agrosistemas forestales). Cuarto, el análisis de umbrales es útil para evaluar la probabilidad de ocupación de un fragmento dependiendo de su tamaño y aislamiento. Esta información puede ser incorporada a sistemas de información geográfica para generar mapas potenciales en donde se prediga los fragmentos de selva que tienen mayor probabilidad de que estén ocupados por monos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos los comentarios y sugerencias hechos al manuscrito por K. E. Stoner y un revisor anónimo.

LITERATURA CITADA

- Agoramoorthy G, Rudran R (1993) Male dispersal among free-ranging red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Venezuela. *Folia Primatologica* 61: 92-96.
- Andrén H (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportion of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 340-346.
- Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S (2006) Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* (en prensa).
- Bicca-Marques JC (2003) How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? En: Marsh LK (ed) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, NY: 283-303
- Clarke, M. R., D. A. Collins & E. L. Zucker. 2002. Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology* 23: 365-381.
- Cristobal-Azkarate J, Veja JJ, Asencio N, Rodríguez-Luna E (2005) Biogeographical and floristic predictors of the presence and abundance of mantled howlers (*Alouatta palliata mexicana*) in rainforest fragments at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* (en prensa).
- Crockett CM (1998) Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* 19: 549-578.

- Dietz JM, Baker AJ, Ballou JD (2000) Demographic evidence of inbreeding depression in wild golden lion tamarins. En: Young AG, Clarke GM (eds) Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations. Conservation Biology 4, Cambridge University Press, Cambridge: 203-211.
- Drinnan IN (2005) The search for fragmentation thresholds in southern Sydney suburb. Biological Conservation 124: 339-349.
- Durand L, Lazos E (2004) Colonization and tropical deforestation in the Sierra Santa Marta, Southern Mexico. Environment Conservation 31:11-21.
- Escobedo-Morales LA, Mandujano S (2006) Probabilidad de extinción del mono aullador en un paisaje altamente fragmentado de México. En: Saénz J, Harvey C (eds) Evaluación y Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Fragmentados en Mesoamérica, Universidad Nacional, Costa Rica. (en prensa).
- Estrada A, Coates-Estrada R (1996) Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas. International Journal of Primatology 5: 759-783.
- Estrada A, Anzures A, Coates-Estrada R (1999) Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. American Journal of Primatology 48: 253-262.
- Estrada A, Saenz J, Harvey C, Naranjo E, Muñoz D, Rosales M (2005) Primates in agroecosystems: conservation value of some agricultural practices in Mesoamerican landscapes. En: Estrada A, Garber P, Pavelka MSM, Luecke L (eds) New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation. Kluwer Press, NY: 437-470.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology & Systematics 34: 487-515.
- Fedigan L M, Rose L M & Morera-Avila R (1998) Growth of mantled howler groups in a regenerating Costa Rican dry forest. International Journal of Primatology 19: 405-432.
- Gilbert KA (2003) Primates and fragmentation of Amazon forest. En: Marsh LK (ed) Primates in Fragments: Ecology and Conservation, Kluwer Academic/Plenum Publishers, NY: 145-157.
- Glander KE (1992) Dispersal patterns in Costa Rica mantled howling monkeys. International Journal of Primatology 13: 415-436.
- Gonçalves EC, Ferrari SF, Silva A, Coutinho PEG, Menezes EV, Schneider MPC (2003) Effects of habitat fragmentation on the genetic variability of silvery marmosets, *Mico argentatus*. En: Marsh LK (ed) Primates in Fragments: Ecology and Conservation. Kluwer Academic/Plenum Publishers, NY: 17-28.
- Hanski I (2002) Metapopulations of animals in highly fragmented landscapes and population viability analysis. En: Beissinger SR, McCullough DR (eds) Population Viability Analysis. The University of Chicago Press, Chicago: 86-108.
- Harvey C, Tucker N, Estrada A (2004) Can live fences, isolated trees and windbreaks help conserve biodiversity within fragmented tropical landscapes? En: Schroth G, Fonseca G, Gascon C, Vasconcelos H, Izac A, Harvey C (eds) Agroforestry and Conservation of Biodiversity in Tropical Landscapes. Island Press Inc. NY: 261-289.
- Homan RN, Windmiller BS, Reed JM (2004) Critical thresholds associated with habitat loss for two vernal pool-breeding amphibians. Ecological Applications 14: 1547-1553.
- Huggett AJ (2005) The concept and utility of "ecological thresholds" in biodiversity conservation. Biological Conservation 124: 301-310.
- Jones CB (1995) Dispersal in mantled howler monkeys: a threshold model. Mastozoología Neotropical 2: 207-211.
- Lawes MJ, Mealin PE, Piper SE (2000) Patch occupancy and potential metapopulation dynamics of three forest mammals in fragmented afro-montane forest in South Africa. Conservation Biology 14: 1088-1098.
- Lindenmayer DB, Luck GW (2005) Synthesis: thresholds in conservation and management. Biological Conservation 124: 351-354.

- Lindenmayer DB, Fischer J, Cunningham RB (2005) Native vegetation cover thresholds associates with species responses. *Biological Conservation* 124: 311-316.
- Luck GW (2005) An introduction to ecological thresholds. *Biological Conservation* 124: 299-300.
- Mandujano S, Escobedo-Morales LA, Palacios-Silva R (2004) Brief report of movements of *Alouatta palliata* among fragments in Los Tuxtlas. *Neotropical Primates* 12 (en prensa).
- Mandujano S, Escobedo-Morales LA, Palacios-Silva R, Arroyo-Rodríguez V, Rodríguez-Toledo EM (2005) A metapopulation approach to conserving the howler monkey in a highly fragmented landscape in Los Tuxtlas, Mexico. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, Luecke, LG (eds) *New Perspectives in the study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation*. Kluwer Press, NY: 513-538.
- Marsh LK (2003) The nature of fragmentation. En: Marsh LK (ed) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/ Plenum Publishers, NY: 1-10.
- Moore J (1992) Dispersal, nepotism, and primates social behavior. *International Journal of Primatology* 13: 361-378.
- Ovaskainen O, Hanski I (2004) Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. En: Hanski I, Gaggiotti OE (eds) *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Elsevier Academic Press, Burlington, MA: 73-103.
- Palacios-Silva R, Mandujano S (2006). Conectividad de parches de hábitat para los primates en un paisaje altamente fragmentado en el sureste de México. En: Saénz J, Harvey C (eds) *Evaluación y Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Fragmentados en Mesoamérica*. Universidad Nacional, Costa Rica (en prensa).
- Parker M, Mac Nally R (2002) Habitat loss and the habitat fragmentation thresholds: an experimental evaluation of impacts on richness and total abundances using grassland invertebrates. *Biological Conservation* 105: 217-229.
- Radford JQ, Bennett AF (2004) Thresholds in landscape parameters: occurrence of the white-browed treecreeper *Climacteris affinis* in Victoria, Australia. *Biological Conservation* 117: 375-391.
- Radford JQ, Bennett AF, Cheers GJ (2005) Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124: 317-337.
- Rodríguez-Toledo EM, Mandujano S, García-Orduña F (2003) Relationships between characteristics of forest fragments and howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in southern Veracruz, Mexico. En: Marsh LK (ed) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/ Plenum Publishers, NY: 79-97.
- Schultz CB, Crone EE (2005) Patch size and connectivity thresholds for butterfly habitat restoration. *Conservation Biology* 19: 887-896.
- Siegel S, Castellan NJ (1998) *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. Second edition. McGraw Hill, NY. 437.
- Silva-López G, Portilla E (2002) Primates, lost and forest fragments: ecological planning and conservation in the Sierra Santa Marta, México. *Neotropical Primates* 10:9-11.
- Swart J, Lawes MJ (1996) The effect of habitat patch connectivity on samango monkey (*Cercopithecus mitis*) metapopulation persistence. *Ecological Modeling* 93: 57-74.
- Toms JD, Lesperance ML (2003) Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology* 84: 2034-2041.
- Umapathy G, & Kumar A (2003) Impacts of forest fragmentation on lion-tailed macaque and Nilgiri langur in western Ghats, south India. En: Marsh LK (ed) *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers NY: 163-189.
- With KA (2004) Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. En: Hanski I, Gaggiotti OE (eds) *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*, Elsevier Academic Press, Burlington, MA: 23-

44.

With KA, King AW (1999) Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology* 13: 314-326.