


## CAMBIOS DEMOGRÁFICOS EN POBLACIONES DEL MONO AULLADOR NEGRO (*Alouatta pigra*) COMO CONSECUENCIA DE LA FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT

### Demographic changes in black howler monkey (*Alouatta pigra*) populations as a result of habitat fragmentation

Sarie Van Belle  , Alejandro Estrada

(SVB) Department of Zoology, Univ. of Wisconsin-Madison  
Noland Hall, 250 N Mill Street  
Madison, Wisconsin 53706, USA  
sarievanbelle@primatesmx.com  
(AE), Estación de Biología Los Tuxtlas, UNAM

**Artículo recibido:** 1 de junio de 2005

**Artículo aceptado:** 7 de octubre de 2005

**RESUMEN.** Existe poca información sobre las respuestas demográficas y conductuales a la pérdida del hábitat y su fragmentación por la actividad humana para el mono aullador negro (*Alouatta pigra*), el cual es endémico al área compartida por México, Guatemala y Belice. En este trabajo se compararon diferencias en densidad de población, la ocurrencia en tipos de unidades sociales y la estructura demográfica entre poblaciones de *A. pigra* en hábitat continuos protegidos y en tres paisajes fragmentados. Las poblaciones en el hábitat continuo registraron densidades de 12.7 a 44.1 individuos/km<sup>2</sup>, mientras que en el hábitat fragmentado las poblaciones se presentaron en densidades =100 individuos/km<sup>2</sup>, lo que sugiere un estado de sobrepoblación en los hábitats fragmentados aislados. En poblaciones en hábitat continuo, el tamaño medio de los grupos fue de 6.57 individuos, y la estructura social más común, con 53 % de las tropas (N=120), fue la multimacho-multihembra. En el hábitat fragmentado, el número de machos adultos en las tropas fue significativamente más bajo que en poblaciones en hábitat continuo y la estructura social más común fue la unimacho-multihembra (39 %, N=99 tropas). Estas diferencias indican que la fragmentación del hábitat resulta en poblaciones remanentes de *A. pigra* que existen en densidades significativamente más altas que en los hábitat continuos, y que los componentes demográficos más sensibles parecen ser los machos adultos. Estas condiciones y el aislamiento continuado hacen precaria la recuperación reproductiva de estas poblaciones distribuidas en hábitat fragmentados.

**Palabras clave:** Mono aullador negro, *Alouatta pigra*, cambios demográficos, estructura social, fragmentación del hábitat

**ABSTRACT.** Little information exists on the demographic and behavioural responses to habitat loss and fragmentation by human activities for the black howler monkey (*Alouatta pigra*) that is endemic to the area shared by Mexico, Guatemala and Belize. Differences in population density, the occurrence of types of social units and the demographic structure among populations of *A. pigra* in continuous protected habitats and in three fragmented landscapes were compared in this study. Populations in continuous habitats recorded densities of 12.7 to 44.1 individuals/km<sup>2</sup>, whereas population densities =100 individuals/km<sup>2</sup> were recorded for the fragmented habitats, suggesting overcrowding. The average group size in populations in continuous habitats was of 6.57 individuals, and the multimale-multifemale social structure was the most common, with 53 % of the troops (N=120). The number of adult males in troops in fragmented landscapes was significantly lower than that in populations in continuous habitats, and the most common social structure was the unimale-multifemale (39 %, N=99 troops). These differences indicate that habitat fragmentation results in remnant *A. pigra* populations that live at significantly greater densities than those in continuous habitats, and that the most sensitive demographic component seems to be the adult males. These conditions and the continuous isolation endanger the reproductive recuperation of the populations living in fragmented habitats.

**Key words:** Black howler monkey, *Alouatta pigra*, demographic changes, social structure, habitat fragmentation

## INTRODUCCIÓN

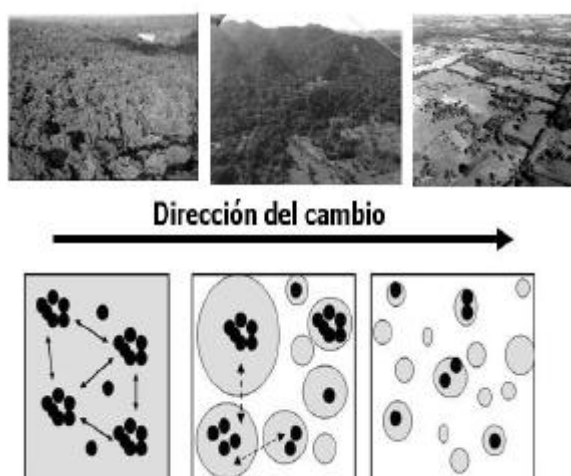
Entre los efectos más importantes de la pérdida y fragmentación de las selvas causadas por la

actividad humana sobre las poblaciones de primates silvestres se encuentran cambios en la estructura demográfica de las poblaciones, aislamiento de las unidades sociales y de los individuos, disminución

del tamaño efectivo de las poblaciones y la extinción local de estas, incluyendo la de las especies (Figura 1; Cowlshaw & Dunbar 2000, Marsh 2003). En el caso de poblaciones de *Alouatta* que han persistido en paisajes fragmentados, el aislamiento de las unidades sociales puede impedir o alterar las oportunidades de dispersión y de reproducción de los individuos de ambos sexos (Rodríguez-Toledo *et al.* 2003). Dicho aislamiento puede resultar también en tasas diferentes de mortalidad entre los individuos causadas por la falta de recursos suficientes y/o por el estrés generado por la contracción del hábitat y puede causar sesgos en la proporción de los sexos de la población de infantes hacia un sexo u el otro como resultado de efectos estocásticos o como una estrategia de las hembras (Trivers & Willard 1973, Rudran & Fernández-Duque 2003). Así, la fragmentación del hábitat y su aislamiento puede resultar en diferencias en el tamaño de las tropas y en su composición así como en las oportunidades de reproducción para los individuos, lo que afecta la capacidad de las poblaciones de persistir bajo este tipo de condiciones (Strier 1993/1994, Cowlshaw & Dunbar 2000).

Los miembros del género *Alouatta* parecen haber desarrollado durante su historia evolutiva una serie de soluciones a desafíos ecológicos asociados con la sobrevivencia en un intervalo muy amplio de tipos de vegetación y de condiciones ecológicas, aspectos que han permitido que poblaciones de este primate puedan persistir en paisajes con un alto grado de fragmentación (Bicca-Marques 2003). Por ejemplo, *Alouatta* ha sobrevivido en pequeños fragmentos de selva (<10 ha) al adoptar un patrón de minimizador de energía tanto en sus patrones de forrajeo (viajes cortos por día, áreas de suministro pequeñas, y periodos prolongados de descanso), como en aspectos asociados al consumo y fermentación de una dieta rica en hojas cuando los frutos son escasos (Milton 1980). Dicha estrategia incluye también un espectro más amplio de especies de plantas usadas como fuente de alimento (Estrada *et al.* 1999, García del Valle *et al.* 2001, González-Picazo *et al.* 2001, Bicca-Marques 2003, Fuentes *et al.* 2003).

*Alouatta pigra*, el mono aullador negro, es una especie endémica al área compartida por México,



**Figura 1.** Modelo basado en fotos aéreas que ilustra la transformación del hábitat continuo por la actividad humana resultando en la fragmentación y aislamiento de este y de las poblaciones de primates. Entre los efectos principales sobre las poblaciones de primates están: reducción del tamaño de la población, aislamiento de estas, interrupción del flujo de individuos (genes) en el espacio, y altas densidades de poblaciones como resultado del tamaño pequeño del hábitat. El tono gris en el diagrama indica hábitat para los primates y el tono blanco son pastizales. Los puntos negros son primates en grupos sociales o como individuos solitarios en proceso de migración entre grupos. Este flujo está indicado por las flechas sólidas. En el hábitat fragmentado, las flechas discontinuas indican dificultades en la dispersión de individuos hacia otros grupos, y su ausencia en la tercera fase indica interrupción del flujo génico.

**Figure 1.** Model based on aerial photographs that shows the transformation by human activities of continuous habitats to fragmented and isolated primate populations and habitats. The main effects on the primate populations include a reduced population size, an isolation of the populations, a spatial interruption of the flow of individuals (genes), and high population densities resulting from the small size of the habitats. The gray on the figure indicates habitat for primates, and the white indicates grassland. The black dots are primates in social groups or as solitary individuals in the process of migrating between groups. This flow is indicated by the solid arrows. The dashed arrows in the fragmented habitat indicate difficulties in the dispersal of individuals towards other groups, and their absence in the third phase indicates an interruption in the gene flow.

Guatemala y Belice (Rylands *et al.* 2005), y cerca del 80 % de su distribución geográfica se encuentra en México (Estrada *et al.* 2004). Además es una de las especies del género menos conocidas y cuyas poblaciones están bajo riesgo debido a las altas tasas de deforestación y fragmentación de su hábitat (pérdida del 1.1 % anual; Estrada *et al.* 2005). Has-

ta ahora, la información disponible sobre la demografía y socio-ecología de *A. pigra* provenía de estudios de poblaciones en paisajes fragmentados en Belice (Brockett *et al.* 2000, Horwich *et al.* 2001a, 2001b, Ostro *et al.* 2001, Pavelka *et al.* 2003, Pavelka 2003, Kitchen 2004, Kitchen *et al.* 2004, Pavelka & Chapman 2005). Estos resultados registraron que las unidades sociales predominantes en esta especie son las unimacho, formadas por un macho adulto y varias hembras adultas y sus crías (Horwich *et al.* 2001a, 2001b). Los únicos datos disponibles para poblaciones de la especie en hábitat continuo proviene de las poblaciones ubicadas en el Parque Nacional Tikal, Guatemala (Coelho *et al.* 1976) y en el área de Muchukux, Quintana Roo, México (González-Kirchner 1998). En años recientes, reconocimientos de poblaciones han sido completados en otras localidades de hábitat continuo en México y en Guatemala (ver referencias en Estrada *et al.* 2004; Van Belle & Estrada 2005). Estos reconocimientos también han añadido información sobre las poblaciones de *A. pigra* en paisaje fragmentados en México y en Guatemala (Estrada *et al.* 2002a, Rosales-Meda 2003).

En este trabajo se usó la información indica-

da en el párrafo anterior y las diferencias demográficas se evaluaron entre poblaciones de *A. pigra* distribuidas en hábitat continuo y en paisajes fragmentados. Específicamente, se examinaron diferencias en la frecuencia con que diferentes tipos de unidades sociales se presentaron en las poblaciones en los dos hábitats y se evaluaron diferencias en la estructura demográfica de estas y su posible efecto sobre el potencial reproductivo de las poblaciones. A partir de esta comparación se infirieron los posibles cambios en estos dos aspectos demográficos y se propone que el tipo de organización social unimacho registrado anteriormente en la literatura para *A. pigra* se considera un artefacto de la pérdida y fragmentación del hábitat y no representa el patrón "típico" de la especie.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Siguiendo procedimientos estandarizados (Estrada *et al.* 2002a, 2002b, Van Belle & Estrada 2005) se llevaron a cabo los reconocimientos de las poblaciones en ocho hábitats continuos y protegidos (ya sea como reservas de la biosfera, reservas comunitarias o como parques nacionales), que variaron en tamaño de 8.5 a 7000 km<sup>2</sup> (Tabla 1). En

**Tabla 1.** Características de los sitios de estudio catalogados como hábitat continuos y fragmentados, y la densidad estimada para poblaciones *Alouatta pigra* en cada uno. Para el caso de los hábitats fragmentados solo se presentan las medias de las áreas (ha) para los fragmentos en cada uno de los tres paisajes bajo comparación.

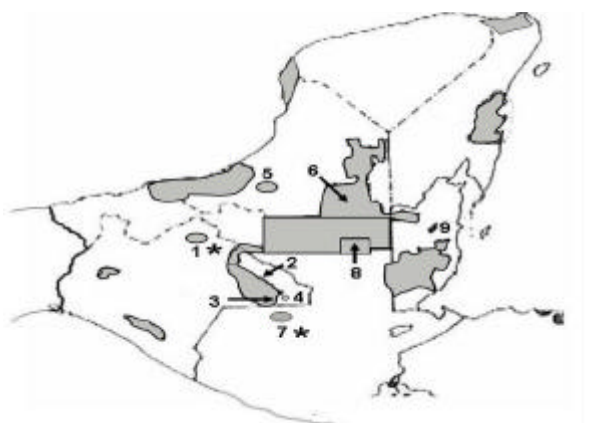
**Table 1.** Characteristics of the study sites catalogued as continuous and fragmented habitats, and the estimated density of *Alouatta pigra* populations found at each site. For the fragmented habitats, only the mean areas (ha)

Sitio	Área de la reserva (ha)	Área muestreada (ha)	Número de sitios	Número de tropas	Densidad (ind/km <sup>2</sup> )
<b>Hábitat continuo</b>					
Calakmul	700,000	400	1	8	15.2
El Tormento	1,400	1,400	1	26	12.7
Montes Azules	300,000	836	1	13	44.1
Reforma	1,700	450	1	12	25.6
Lachuá	850	850	1	24	15.8
Palenque	1,771	600	1	19	23.0
Tikal	57,600	500	1	10	17.8
Yaxchilán	2,700	1,030	1	8	12.8
Promedio ± error estándar					20.9 ± 10.4
<b>Hábitat fragmentado</b>					
		Área promedio (ha)	Número de fragmentos	Número de tropas	Densidad (ind/km <sup>2</sup> )
CBS (Belice)		42.7 ± 12.3	5	38	123.2
Lachuá (Guatemala)		66 ± 109	26	43	107.2
Palenque (México)		10.9 ± 9.4	22	18	119.2
Promedio ± error estándar					112.6 ± 8.3

cada uno de los hábitats continuos los censos de las poblaciones de *A. pigra* se llevaron a cabo en una área de 4 km<sup>2</sup> en extensión. En el estado de Campeche los sitios fueron El Tormento y Calakmul. En Chiapas fueron Palenque, Montes Azules (a lo largo del Río Lacantún), Reserva co-

munitaria del ejido Reforma y Monumento Nacional Yaxchilán. En Guatemala fueron Parque Nacional Tikal y la reserva municipal Salinas Nueve Cerros en la región de Lachuá. Asimismo, los reconocimientos de las poblaciones de *A. pigra* se llevaron a cabo en dos paisajes fragmentados (ca. 300 km<sup>2</sup> cada uno, cuyos fragmentos variaron en tamaño de 1 a 387 ha) (Tabla 1). Estos se localizaron en el municipio de Palenque, México, y en la región de Lachuá en Guatemala (Figura 2).

Estos reconocimientos resultaron en datos demográficos para 120 tropas de *A. pigra* en hábitat



**Figura 2.** Localización de los ocho hábitats continuos protegidos y de los tres paisajes fragmentados investigados. Hábitat continuos en México: 1 Parque Nacional Palenque; 2 Monumento Natural Yaxchilán; 3 Reserva de la Biosfera de Montes Azules (sur); 4 Reserva comunitaria ejido Reforma; 5 Reserva forestal El Tormento; 6 Reserva de la Biosfera de Calakmul. En Guatemala; 7 Reserva Municipal Salinas Nueve Cerros (Lachuá); 8 Parque Nacional Tikal; paisajes fragmentados: los asteriscos a un lado de los números 1 y 7 indican la ubicación de paisajes fragmentados que se encuentran adyacentes a esas áreas naturales protegidas. 9 paisajes fragmentados en Belice. Las áreas grises indican el sistema de áreas naturales protegidas del sur de México, norte de Guatemala y sur de Belice.

**Figure 2.** Location of the eight continuous protected habitats and three fragmented landscapes under study. Continuous habitat sites in Mexico: 1 Palenque National Park; 2 Yaxchilán Natural Monument; 3 Montes Azules Biosphere Reserve (south); 4 Reforma Community Reserve; 5 El Tormento Forest Reserve; 6 Calakmul Biosphere Reserve. In Guatemala; 7 Salinas Nueve Cerros Municipal Reserve (Lachuá); 8 Tikal National Park; fragmented landscapes: the asterisks next to numbers 1 and 7 indicate fragmented landscapes adjacent to these protected natural areas. 9 fragmented landscapes in Belize. The shaded areas indicate the system of protected natural areas in southern Mexico, northern Guatemala and southern Belize.

continuo y 61 tropas en paisajes fragmentados. A este último grupo de datos se añadió información para 38 tropas adicionales proveniente de conteos de la población por otros autores en un paisaje fragmentado en Belice (Ostro *et al.* 2001) y así contar con un total de 99 tropas en paisajes fragmentados. Los individuos de las tropas fueron clasificados en machos o hembras y en adultos (incluyendo sub adultos) o en inmaduros (juveniles e infantes).

Para cada población se calculó el tamaño medio de las tropas, su composición por edades y sexos, y la densidad de la población (ind/km<sup>2</sup>). Esta última se estimó para el área explorada (= 4 km<sup>2</sup>) en el caso de los hábitats continuos. En el caso de los fragmentos de selva, la densidad se estimó en base al área total del fragmento. Diferencias entre las poblaciones en hábitat continuo y hábitat fragmentado en estos parámetros arriba mencionados fueron evaluadas estadísticamente por medio de la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney.

Las tropas fueron clasificadas en cuatro tipos de unidades sociales según el número de machos y hembras adultas en estas: unimacho – unihembra, unimacho – multihembra, multimacho – unihembra y multimacho – multihembra, y se determinó la frecuencia con que estas unidades sociales se presentaron en la población de 120 tropas en hábitat continuo y en las 99 tropas en hábitat fragmentado. Para determinar la existencia de diferencias significativas en la frecuencia con que estas unidades aparecieron en las dos poblaciones, se usó la prueba de la Chi-cuadrada.

## RESULTADOS

### Tamaño y composición de las tropas y densidad de las poblaciones

En el caso de las poblaciones de *A. pigra* en hábitat continuo, el tamaño medio de las tropas fue  $6.57 \pm 1.20$  individuos. En promedio las tropas estuvieron compuestas por  $2.07 \pm 0.41$  machos adultos,  $2.26 \pm 0.33$  hembras adultas y  $2.23 \pm 0.83$  inmaduros (Tabla 2). La relación de los sexos en la población fue de  $1.36 \pm 0.20$  hembras adultas por macho y las tropas presentaron, en promedio,  $1.10 \pm 0.39$  inmaduros por hembra adulta. La densidad media de la población en hábitat continuo fue estimada en  $20.9 \pm 10.4$  individuos/km<sup>2</sup> (Tabla 1).

En el caso del hábitat fragmentado, el tamaño medio de las tropas fue de  $5.60 \pm 0.38$  individuos. En promedio, una tropa estuvo compuesta por  $1.47 \pm 0.13$  machos adultos,  $1.95 \pm 0.10$  hembras adultas y  $2.18 \pm 0.56$  inmaduros (Tabla 2). La relación media entre los sexos de la población adulta fue de  $1.51 \pm 0.12$  hembras por macho. En promedio, las tropas presentaron  $1.15 \pm 0.30$  inmaduros por hembra adulta. La densidad media de la población en el hábitat fragmentado fue de  $112.6 \pm 8.3$  individuos/ km<sup>2</sup> (Tabla 1).

**Tabla 2.** Rasgos demográficos de poblaciones de *Alouatta pigra* en ocho hábitats continuos y/o protegidos y en tres paisajes fragmentados ubicados en Belice (CBS), el sur de México (Palenque) y Guatemala (Lachuá). Las cifras presentadas son las medias para las poblaciones en cada sitio. MA: macho adulto, HA: hembra adulta, INM: inmaduro.

**Table 2.** Demographic features of *Alouatta pigra* populations in eight continuous and/or protected habitats and three fragmented landscapes in Belize (CBS), southern Mexico (Palenque) and Guatemala (Lachuá). Data presented are means for the populations at each site. MA: adult male, HA: adult female, INM: immature.

Sitio	Tamaño medio de tropa	MA	HA	INM	HA/MA	INM/HA
<b>Hábitat continuo</b>						
Calakmul	7.50	2.50	2.25	2.75	1.25	1.38
El Tormento	6.65	1.77	2.46	2.42	1.67	1.10
Montes Azules	5.54	1.85	2.31	1.38	2.00	0.65
Reforma	5.08	1.75	2.33	1.00	1.00	0.46
Lachuá	5.58	1.58	1.92	2.08	1.40	1.21
Palenque	6.74	2.05	1.91	2.71	1.06	1.61
Tikal	8.80	2.30	2.90	3.60	2.00	1.38
Yaxchilán	6.63	2.75	2.00	1.88	0.75	1.04
Promedio	6.57	2.07	2.26	2.23	1.36	1.10
± error estándar	± 1.20	± 0.41	± 0.33	± 0.83	± 0.20	± 0.39
<b>Hábitat fragmentado</b>						
CBS	5.66	1.40	2.42	2.21	1.63	1.08
Lachuá	5.19	1.63	1.95	1.60	1.51	0.98
Palenque	5.94	1.39	1.83	2.72	1.39	1.48
Promedio	5.60	1.47	1.95	2.18	1.51	1.15
± error estándar	± 0.38	± 0.13	± 0.10	± 0.56	± 0.12	± 0.30

### Comparación de poblaciones en hábitat continuo y en hábitat fragmentado

Entre poblaciones del hábitat continuo y en hábitat fragmentado no se encontraron diferencias significativas en el caso del tamaño medio de las tropas ( $U = 9.0$ ;  $p = 0.54$ ); en el número medio de hembras adultas por tropa ( $U = 8.0$ ;  $p = 0.41$ ); en la relación media entre sexos ( $U = 10.0$ ,  $p = 0.68$ ); en el número medio de inmaduros por tropa ( $U = 12.0$ ;  $p = 1.00$ ), y en la relación media hembras adultas:inmaduros ( $U = 12.0$ ;  $p = 1.00$ ). Sin embargo, el número promedio de machos adultos por tropa fue significativamente menor en hábitat fragmen-

tado que en hábitat continuo ( $U = 1.0$ ;  $p = 0.03$ ) y, en promedio, las densidades ecológicas de poblaciones en hábitat fragmentado resultaron 5.4 veces más mayores que las poblaciones en hábitat continuo ( $U < 0.001$ ;  $p = 0.01$ ).

### Frecuencia de las unidades sociales en hábitat continuo y fragmentado

En el hábitat continuo la estructura social más común (53 %) fue la de multimacho-multihembra y la estructura social unimacho-multihembra contribuyó al 26 % de los registros (Figura 3a). Las tropas con un macho y una hembra contribuyeron al 13 % de los registros y las tropas con una hembra y varios machos al 8 % restante (Figura 3).

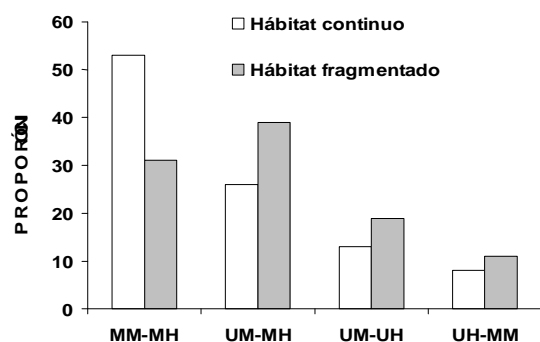
En las poblaciones de *A. pigra* en hábitat fragmentado la estructura social más frecuente fue la de unimacho-multihembra (39 %) y las tropas formadas por un macho y una hembra contribuyeron al 19 %. Es decir, unidades sociales con un sólo macho adulto y una o varias hembras adultas contribuyeron al 58 % de los casos en estas poblaciones. En estas, los grupos multimachos-multihembras contribuyeron al 31 % de los casos, el restante 11 % estuvo representado por tropas con

varios machos y una hembra (Figure 3).

Las diferencias en la distribución numérica de las estructuras sociales observadas fueron estadísticamente diferentes entre las poblaciones de *A. pigra* en hábitat continuo y en hábitat fragmentado ( $X^2 = 10.78$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0.01$ ).

### DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio indicaron diferencias importantes entre poblaciones de *A. pigra* distribuidas en hábitat continuo y en hábitat fragmentado. En el hábitat fragmentado las poblaciones existen en densidades particularmente altas y



**Figura 3.** Proporción en que las unidades sociales investigadas (MM-MH multimacho-multihembra, UM-MH unimacho-multihembra, UM-UH unimacho-unihembra, UH-MM unihembra-multimacho) se presentaron en poblaciones de *Alouatta pigra* en hábitat continuo (N=120 tropas) y fragmentado (N=99 tropas).

**Figure 3.** Proportion in which the studied social units (MM-MH multimale-multifemale, UM-MH unimale-multifemale, UM-UH unimale-unifemale, UH-MM unifemale-multimale) were found in *Alouatta pigra* populations in continuous (N=120 troops) and fragmented (N=99 troops) habitats.

el número de machos adultos en las tropas es significativamente más bajo que en poblaciones en hábitat continuo. En el hábitat continuo, las poblaciones de *A. pigra* se observaron en densidades que variaron de 12.7 a 44.1 individuos/km<sup>2</sup>, mientras que en el hábitat fragmentado las poblaciones se presentaron en densidades de  $\geq 100$  individuos/km<sup>2</sup>, sugiriendo un estado de sobrepoblación en los hábitat islas (Estrada *et al.* 2002a).

Hasta ahora, la descripción de la estructura social y composición promedio de los agrupamientos sociales de *A. pigra* estaba basada en datos derivados de poblaciones estudiadas en hábitat fragmentado en Belice, y las tropas habían sido caracterizadas como monógamas (Bolin 1981) o como tropas compuestas por un macho y varias hembras (Horwich *et al.* 2001a). Los datos presentados aquí sugieren que la estructura social multimacho-multihembra es predominante en poblaciones de *A. pigra* en hábitat continuo, con dos machos adultos y dos hembras adultas y un grupo variable de inmaduros constituyendo el patrón más común. Asimismo, los datos indicaron que aunque los agrupamientos unimacho-unihembra y unimacho-multihembra también se presentan en poblaciones en hábitat continuo, estos son menos frecuentes en las poblaciones. En cambio, estas dos

estructuras sociales son las más comunes en el hábitat fragmentado y son significativamente más frecuentes en este que en el hábitat continuo.

Los contrastes arriba mencionados sugieren que los machos adultos parecen ser un segmento de la población altamente sensible a los efectos de la fragmentación del hábitat. Por ejemplo, las oportunidades de dispersarse para individuos que viven en fragmentos de selva es limitada y la mortalidad asociada a este comportamiento parece incrementarse cuando los individuos de *Alouatta* tienen que cruzar áreas abiertas y pastizales para alcanzar otros fragmentos de selva (Estrada & Coates-Estrada 1996; Rodríguez-Toledo *et al.* 2003).

Un número reducido de machos adultos y altas densidades de población, aparentemente comunes en poblaciones de *A. pigra* en hábitat fragmentado, pueden resultar en limitaciones en las oportunidades para reproducción y en altos niveles de competencia entre machos (Crockett 2003; Cristóbal-Azkarate *et al.* 2004) comparado con poblaciones en hábitat continuo (Wang & Milton 2003). Asimismo, el reordenamiento aleatorio de individuos y grupos en la población como resultado de la fragmentación del hábitat y la reducción de oportunidades para los individuos de dispersarse a otros fragmentos de selva, parece resultar, como en el caso de *A. pigra*, en una mayor frecuencia de parejas reproductivas solitarias y en la formación de grupos conformados por varios machos y una hembra, rasgos menos frecuentes en poblaciones en hábitat continuo. Estos cambios pueden reducir de modo significativo el potencial reproductivo de las poblaciones, llevando a estas, a mediano y largo plazos, a la extinción local.

Aun cuando existe una documentación amplia que indica que los monos aulladores pueden sobrevivir por periodos largos de tiempo en fragmentos de selva, en la mayoría de los casos las poblaciones están en riesgo o desaparecen (Estrada *et al.* 2002a). Para atenuar estos efectos, el restablecimiento de la conectividad física y funcional de los paisajes fragmentados por el hombre y en los que poblaciones de *Alouatta* han logrado persistir, puede ser la estrategia de conservación a seguir. Este manejo del paisaje fragmentado podría atenuar los efectos negativos a mediano y largo pla-

zos de la pérdida y fragmentación del hábitat (disminución en el tamaño efectivo de las poblaciones y desorganización demográfica) que afectan seriamente el potencial reproductivo de las poblaciones (Estrada & Coates-Estrada 1996; Cowlshaw & Dunbar 2000; Estrada *et al.* 2005).

Para concluir, se requieren estudios adicionales de poblaciones de *A. pigra* en hábitat continuo. Esto permitirá documentar los patrones demográficos "típicos" de la especie. La comparación de estos con aquellos de poblaciones en hábitat fragmentado por la actividad humana mejorará el entendimiento acerca de las respuestas demográficas y conductuales de los primates a cambios en la distribución y disponibilidad del hábitat. Esto a su vez, permitirá determinar condiciones de arreglo y manejo de los paisajes que pueden facilitar que poblaciones de *A. pigra* persistan en hábitat fragmentado por la actividad humana (Rudran & Fernández-Duque 2003, Strier 2003).

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo económico del

## LITERATURA CITADA

- 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.
- Bolin I (1981) Male parental behavior in black howler monkeys (*Alouatta palliata pigra*) in Belize and Guatemala. *Primates* 22: 349-360.
- Brockett RC, Horwich RH, Jones CB (2000) Reproductive seasonality in the Belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*). *Neotropical Primates* 8: 136-138.
- Coelho AMJr, Coelho L, Bramblett C, Bramblett S, Quick L (1976) Ecology, population characteristics, and sympatric associations in primates: A socioenergetic analysis of howler and spider monkeys in Tikal, Guatemala. *Yearbook of Physical Anthropology* 20: 96-135.
- Cowlshaw G, Dunbar R (2000) *Primate conservation biology*. The University of Chicago Press, Chicago. 498 pp.
- Cristóbal-Azkarate J, Dias PAD, Veà JJ (2004) Causes of intraspecific aggression in *Alouatta palliata mexicana*: Evidence from injuries, demography, and habitat. *International Journal of Primatology* 25: 939-953.
- Crockett CM (2003) Re-evaluating the sexual selection hypothesis for infanticide by *Alouatta* males. En: Jones CB (ed) *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*. American Society of Primatology: special topics in primatology, Volume 3. The American Society of Primatologists, Norman, Oklahoma: 327-365.
- Estrada A, Coates-Estrada R (1996) Tropical rain forests fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology* 17:759-783.
- Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, Luecke LG (2005) Overview of the Mesoamerican primate fauna, primate studies and conservation concerns. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, Luecke LG (eds) *New*

Cleveland Zoo Scott Neotropic Fund, de la American Society of Primatologists, de Primate Conservation Inc., y de la Universidad Nacional Autónoma de México. También agradecemos al Instituto Nacional de Antropología e Historia por autorizar nuestros trabajos en los terrenos forestados de los sitios arqueológicos Palenque, Calakmul y Yaxchilan. Al gobierno de Guatemala por autorizar nuestros trabajos en el Parque Nacional Tikal y en la ecoregion Lachuá. SVB agradece el apoyo del Flemish Government de Bélgica, de la Belgian American Educational Foundation, de la Secretaría de Relaciones Exteriores de México, y de la Universidad Nacional Autónoma de México por apoyo económico. A Lucía Castellanos, Adrián Mendoza, LeAndra Luecke, Marleny Morales, Yasminda García del Valle, Amrei Baumgarten y David Muñoz por su ayuda en el campo. Finalmente estamos especialmente agradecidos a los indígenas Mayas que nos ayudaron y permitieron nuestros trabajos en terrenos forestados de sus comunidades en el sureste de México y en Guatemala.

- perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior, and conservation. Springer Press, NY: 1-22.
- Estrada A, Juan S, Ortíz Martínez T, Coates-Estrada R (1999) Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*. 48: 167-183.
- Estrada A, Luecke L, Van Belle S, Barrueta E, Rosales-Meda M (2004) Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan sites of Calakmul and Yaxchilán, Mexico and Tikal, Guatemala. *Primates* 45: 33-39.
- Estrada A, Mendoza A, Castellanos L, Pacheco R, Van Belle S, García del Valle Y, Muñoz D (2002a) Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology* 58: 45-55.
- Estrada A, Castellanos L, Ibarra A, García del Valle Y, Muñoz D, Rivera A, Franco B, Fuentes E, Jiménez C (2002b) Survey of the population of the black howler monkey, *Alouatta pigra*, at the Mayan site of Palenque, Chiapas, Mexico. *Primates* 44: 51-58.
- Fuentes E, Estrada A, Franco B, Magaña-Alejandro, Decena Y, Muñoz D, García del Valle Y (2003) Preliminary report on the use of food resources by a howler monkey troop, *Alouatta palliata*, en el Parque La Venta, Tabasco, Mexico. *Neotropical Primates* 11: 24-29.
- García del Valle Y, Muñoz D, Magaña-Alejandro M, Estrada A, Franco B (2001) Use of plant foods by howler monkeys, *Alouatta palliata*, in Yumka Park, Tabasco, Mexico. *Neotropical Primates* 9: 112-118.
- González-Picazo H, Estrada A, Coates-Estrada R, Ortiz-Martínez T (2001) Consistencias y variaciones en el uso de recursos alimentarios utilizados por una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata*) y deterioro del hábitat, en Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Universidad y Ciencia* 17: 27-36.
- González-Kirchner JP (1998) Group size and population density of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Muchukux Forest, Quintana Roo, Mexico. *Folia Primatologica* 69: 260-265.
- Horwich RH, Brockett RC, James RA, Jones CB (2001a) Population growth in the Belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*). *Neotropical Primates* 9: 1-7.
- Horwich RH, Brockett RC, James RA, Jones CB (2001b) Population structure and group productivity of the Belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*): Implication for female socioecology. *Primate Report* 61: 47-65.
- Kitchen DM (2004) Alpha male black howler monkey responses to loud calls: Effect of numeric odds, male companion behaviour and reproductive investment. *Animal Behaviour* 67: 125-139.
- Kitchen DM, Horwich RH, James RA (2004) Subordinate male black howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls: Experimental evidence for the effects of intra-group male relationships and age. *Behaviour* 141: 703-723.
- Marsh LK (2003) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. 404 pp.
- Milton K (1980) *The foraging strategy of howler monkeys: A study in primate economics*. Columbia University Press, New York. 165 pp.
- Ostro LE, Silver SC, Koontz FW, Horwich RH, Brockett R (2001) Shifts in social structure of black howler (*Alouatta pigra*) groups associated with natural and experimental variation in population density. *International Journal Primatology* 22:733-748.
- Pavelka MSM (2003) Group, range, and population size of *Alouatta pigra* at Monkey River, Belize. *Neotropical Primates* 11: 187-191.
- Pavelka MSM, Brusselers OT, Nowak D, Behie AM (2003) Population reduction and social disorganization in *Alouatta pigra* following a hurricane. *International Journal of Primatology* 24: 1037-1055.
- Pavelka MSM, Chapman CA (2005) Population structure of black howlers (*Alouatta pigra*) in southern Belize in response to hurricane Iris. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, Leucke LG (eds) *New perspectives*

- in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior, and conservation. Springer Press, NY: 143-163.
- Rodríguez-Toledo EM, Mandujano S, García-Orduña F (2003) Relationships between 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.
- Rosales Meda MM (2003) Abundancia, distribución y composición de tropas del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en diferentes remanentes de bosque en la eco región Lachuá. B. Sc. Thesis Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala. Pp. 78.
- Rudran R, Fernández-Duque E (2003) Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela. International Journal of Primatology 24: 925-947.
- Rylands A, Groves CP, Mittermeier RA, Cortez-Ortiz L, Hines J (2005) Taxonomy and distribution of mesoamerican primates. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, Leucke LG (eds) New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior, and conservation. Springer Press, NY: 29-79.
- Strier KB (1993/1994) Viability analyses of an isolated population muriqui (*Brachyteles arachnoides*): Implications for primate conservation and demography. Primate Conservation 14-15: 43-52.
- Strier KB (2003) Primatology comes of age: 2002 AAPA luncheon address. Yearbook of Physical Anthropology 46: 2-13.
- Trivers RL, Willard DE (1973) Natural selection of parental ability to vary sex ratio of offspring. Science 179: 90-92.
- Van Belle S, Estrada A (2005) Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, Leucke LG (eds) New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior, and conservation. Springer Press, NY: 121-142.
- Wang E, Milton K (2003) Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panama. International Journal of Primatology 24: 1227-1243.