

## Viabilidad poblacional de *Alouatta palliata* (Primates: Atelidae) y *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica

Jorge Rodríguez-Matamoros<sup>1</sup>, Federico Villalobos-Brenes<sup>2</sup> & Gustavo A. Gutiérrez-Espeleta<sup>3</sup>

1. Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN)/CBSG Mesoamerica; jorge@cbsgmesoamerica.org
2. Laboratorio de Genética Evolutiva, Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Costa Rica; fvillalo@gmail.com
3. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; gustavo.gutierrez@ucr.ac.cr

Recibido 17-V-2011. Corregido 10-XII-2011. Aceptado 20-I-2012.

**Abstract: Population viability of *Alouatta palliata* (Primates: Atelidae) and *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae) at Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.** Habitat destruction may cause wildlife population fragmentation and is considered an important factor in small population species extinction. As wildlife populations become smaller, threats to their stability and persistence arise as a result of demographic, environmental and genetic stochastic factors. The aim of this work was to study the effects of population fragmentation on the long term viability of *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus* populations, at Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí (RVSPN), Heredia. For this we used the computer software VORTEX to run a population viability analysis (PVA) for both species. The input data of the PVA were taken from the demography structure of the RVSPN, literature sources from the species and from PVA related papers. We evaluated two sets of scenarios: small fragmented populations to reflect the population current state, and one larger and continuous population, to reflect the effect of reforestation actions followed by RVSPN to connect forest fragments. Results suggest that both *A. palliata* and *C. capucinus* can survive in isolated forest fragments. However, if different factors as inbreeding depression, catastrophes or habitat loss were incorporated to the scenarios, the small fragmented populations become unstable and the risk of extinction increased for both species. Continuous and larger populations were more robust against the threats incorporated in the scenarios when compared to the current situation of smaller and fragmented populations. The best management option for both species would be to continue reforestation efforts in the area to connect forest fragments, with the result of larger and continuous populations of both species. It is important to continue the observation of both species populations, and to promote a habitat management to reduce the negative effects of stochastic environmental events. Rev. Biol. Trop. 60 (2): 809-832. Epub 2012 June 01.

**Key words:** fragmented populations, PVA, VORTEX, *Alouatta palliata*, *Cebus capucinus*, Costa Rica.

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 (Estrada & Coates-Estrada 1996, Bender *et al.* 1998). 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 & Coates-Estrada 1996). Además, los fragmentos están esparcidos en un ambiente poco familiar u hostil, lo que lleva a una distribución de poblaciones física y genéticamente aisladas (Bender *et al.* 1998, Estrada & 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, mayor 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).

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 & de Melo 2001, Daily *et al.* 2003). En un estudio en Costa Rica sobre presencia de mamíferos en áreas boscosas continuas (227ha) y remanentes boscosos cercanos a áreas agrícolas (<35ha), se determinó que especies como el jaguar (*Panthera onca*), la danta (*Tapirus bairdii*) y el oso hormiguero gigante (*Myrmecophaga tridactyla*) se encontraban ausentes. Estas mismas especies fueron determinadas como extintas en otro estudio de presencia de mamíferos en bosque y zonas agrícolas realizado en Los Tuxtlas, México (Estrada *et al.* 1994). Los mamíferos grandes y medianos como el puma (*Puma concolor*), el manigordo (*Felis pardalis*), el toluco (*Eira barbara*) y el mono colorado (*Ateles geoffroyi*) sólo fueron vistos en los remanentes boscosos grandes (>400ha) (Estrada *et al.* 1994).

En estudios realizados con primates se ha observado que al disminuir el tamaño de los fragmentos, también se reduce el número de individuos observables (Estrada & Coates-Estrada 1996, Chiarello 2000, Chiarello & 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 & 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 del fragmento boscoso también se reduce la cantidad de alimento disponible y por ende el número de primates que los fragmentos pueden mantener (Chiarello 2000, Chiarello & de Melo 2001).

A medida que el tamaño de las poblaciones se reduce, surgen 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 condiciones del tiempo, enfermedades, abundancia de presas y depredadores; 3) eventos catastróficos: son variaciones ambientales extremas, tales como enfermedades epidémicas, huracanes, incendios forestales, entre otros, que ocurren de manera azarosa y pueden reducir 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 & Soulé 1986, Shaffer 1987, Miller & Lacy 2005). Los procesos estocásticos pueden 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 (PVA) (Gilpin & Soulé 1986,

Boyce 1992, Lacy 1994, Akçakaya *et al.* 1999, Lacy 2000).

El objetivo de este trabajo fue estudiar los efectos de la fragmentación poblacional en la viabilidad a largo plazo de las poblaciones *Alouatta palliata* (Gray, 1849) y *Cebus capucinus* (Linnaeus, 1758) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal (RVSPN), Sarapiquí, Heredia. Para ello se realizó un PVA donde se corrieron diferentes escenarios, con el fin de comparar la viabilidad de las poblaciones fragmentadas actuales y poblaciones continuas si los fragmentos boscosos de el RVSPN se unieran para formar un parche continuo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio:** El RVSPN (10°27'23.23" N - 83°56'43.31" W) se compone de dos áreas que suman 102.66ha (Bach 2004), ambas separadas entre sí por menos de 1km de distancia. Tanto el Área 1 (66.99ha) como el Área 2 (35.67ha), están compuestas principalmente por bosque secundario en distintos estados de sucesión y charral denso dominado por caña brava (*Gynerium sagittatum*, Poaceae). La zona boscosa del Área 1 es de aproximadamente 4.00ha (J. Bogantes 2005, com. pers.) y la del Área 2 es de 27.25ha (Bach 2004). Ambas áreas poseen en conjunto 2km de playones en su parte norte, colindantes con el Río Sucio (Bach 2004).

**Tamaño de poblaciones:** Entre noviembre 2005 y abril 2006 se realizaron seis recorridos

de tres días para contabilizar el número de *A. palliata* y *C. capucinus* en ambas áreas. Dos o tres observadores caminaron por los fragmentos boscosos de las 6:00hr a las 17:00hr contando el número de tropas e individuos, en términos de composición de edad y sexo. Cuando el número y estructura demográfica de las tropas entre las estimaciones fue igual, se asumió que se contabilizó toda la población de las dos especies (Cuadro 1).

### Análisis de Viabilidad de Poblaciones:

El PVA se realizó con el software VORTEX versión 9.61 (Lacy *et al.* 2005, Miller & Lacy 2005). Los datos ingresados en el análisis se obtuvieron a partir de la estructura demográfica de la población estudiada y referencias bibliográficas sobre la historia natural de ambas especies y estudios donde se utilizaron PVA. La explicación general de los datos ingresados en VORTEX se detalla a continuación (Cuadros 2 y 3).

### Datos de historia natural de *A. palliata*:

La especie se encuentra tanto en bosques tropicales lluviosos como secos. 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). En ausencia de cacería *A. palliata* puede vivir en fragmentos boscosos, hábitats alterados y cerca de poblaciones humanas (Estrada & Coates-Estrada 1996, Estrada *et al.* 1999, Crockett 1998, Fedigan & Jack 2001, Quan-Rodas 2002). Estudios en México y

CUADRO 1

Número de individuos de *A. palliata* y *C. capucinus* en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal

TABLE 1

Number of individuals of *A. palliata* and *C. capucinus* in Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal

Especie	Fragmento	Número de tropas	Ámbito de tamaño de tropas	Número total de individuos
<i>A. palliata</i>	Área 1	2	12-13	25
	Área 2	5	5-10	35
Total		6		60
<i>C. capucinus</i>	Área 1	1	32	32
	Área 2	2	8-10	18
Total		3		50

CUADRO 2

Resumen de los datos de historia natural de *A. palliata* usados para los parámetros de los escenarios base de VORTEX

TABLE 2  
Summary of natural history data of *A. palliata* used as input to VORTEX for the base scenarios

Parámetro	Valor			
Sistema de apareamiento <sup>1</sup>	Poligamia			
Edad de la madre al nacer la primera cría <sup>2</sup>	4 años			
Edad del padre al nacer la primera cría <sup>2</sup>	5 años			
Porcentaje de hembras que se reproducen anualmente <sup>3</sup>	65			
Porcentaje de machos adultos que potencialmente se pueden reproducir <sup>4,5</sup>	100			
Número máximo de crías en un año <sup>6</sup>	1			
Proporción de sexos al nacimiento <sup>3</sup>	1:1			
	Hembras		Machos	
	0-1 años	25	0-1 años	50
	1-2 años	22	1-2 años	22
Mortalidad anual según clases de edad y sexo (%) <sup>3</sup>	2-3 años	15	2-3 años	25
	3-4 años	10	3-4 años	20
	≥4 años	8	4-5 años	10
			≥5 años	6
Máxima edad de reproducción <sup>7,8,9</sup>	20 años			
Tamaño inicial de la población (N <sub>0</sub> ) <sup>3</sup>	Poblaciones fragmentadas		Población continua	
	25	35	60	
Capacidad de carga (K) <sup>3</sup>	K=N <sub>0</sub>			

Fuente: <sup>1</sup>Neville *et al.* 1988, <sup>2</sup>Glander 1980, <sup>3</sup>estimado para este estudio, <sup>4</sup>Salas 2001, <sup>5</sup>Jones 2002, <sup>6</sup>Chapman & Chapman 1986, <sup>7</sup>Clarke & Glander 1984, <sup>8</sup>Ross 1988, <sup>9</sup>Milton 1990.

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 & Coates-Estrada 1996, Estrada *et al.* 1999, Clarke *et al.* 2002a, 2002b, Daily *et al.* 2003).

*A. palliata* vive en tropas cuyo número varía entre 1-45 individuos. Al tomar en cuenta diferentes investigaciones, los grupos tienen en promedio 64% de adultos, con más de dos hembras adultas por macho adulto (Chapman & Balcomb 1998, Fedigan & Jack 2001). La especie tiene un sistema de apareamiento de poligamia con un macho dominante (Neville *et al.* 1988), aunque se ha reportado que los machos adultos no dominantes pueden copular con las hembras (Salas 2001, Jones 2002). Tanto hembras como machos de 1-4 años de

edad pueden ser forzados a salir de su tropa natal, una vez fuera del grupo pueden integrarse a otra tropa, formar una nueva tropa con otros individuos que no se han integrado a algún grupo o permanecer solitarios (Glander 1980, 1992, Clarke & Glander 1984).

Las hembras de *A. palliata* 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, (Glander 1980), 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. Las hembras se reproducen cerca de cada dos años si sus crías sobreviven su primer año de vida, sin embargo, si estas mueren antes de este período, las hembras pueden volver a tener una

CUADRO 3

Resumen de los datos de historia natural de *C. capucinus* usados para los parámetros de los escenarios base de VORTEX

TABLE 3  
Summary of natural history data of *C. capucinus* used as input to VORTEX for the base scenarios

Parámetro	Valor			
Sistema de apareamiento <sup>1</sup>	Poligamia			
Edad de la madre al nacer la primera cría <sup>2,3</sup>	7 años			
Edad del padre al nacer la primera cría <sup>2,3</sup>	10 años			
Porcentaje de hembras que se reproducen <sup>4</sup>	50			
Porcentaje de machos adultos que potencialmente se pueden reproducir <sup>5</sup>	100			
Número máximo de crías en un año <sup>6</sup>	1			
Proporción de sexos al nacimiento <sup>4</sup>	1:1			
Mortalidad anual según clases de edad y sexo (%) <sup>4</sup>	Hembras		Machos	
	0-1 años	17	0-1 años	30
	1-2 años	15	1-2 años	20
	2-3 años	12	2-3 años	17
	3-4 años	10	3-4 años	12
	4-5 años	10	4-5 años	12
	5-6 años	5	5-6 años	8
	6-7 años	5	6-7 años	8
	≥7 años	5	7-8 años	8
			8-9 años	10
			9-10 años	10
		≥10 años	10	
Máxima edad de reproducción <sup>2,3</sup>	20 años			
Tamaño inicial de la población (N <sub>0</sub> ) <sup>4</sup>	Poblaciones fragmentadas		Población continua	
	18	32	50	
Capacidad de carga (K) <sup>4</sup>	K=N <sub>0</sub>			

Fuente: <sup>1</sup>Fragaszy *et al.* 2004, <sup>2</sup>Fedigan & Jack 2004, <sup>3</sup>Jack & Fedigan 2003, <sup>4</sup>estimado en este estudio, <sup>5</sup>Muniz *et al.* 2006, <sup>6</sup>Fedigan 2003.

cría en menos de un año. Tomando en cuenta este factor y los intervalos de nacimiento reportados por Glander (1980) y Clarke & Glander (1984), la proporción de hembras que se reproducen anualmente calculada para los escenarios es del 65%. Aunque se han reportado casos donde las hembras paren gemelos, estos son muy raros (Chapman & Chapman 1986), por lo que en nuestros escenarios se estableció un máximo de una cría por parto.

Los machos de *A. palliata* 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

& 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, 1992, Clarke & Glander 1984). En la edad adulta, la mortalidad de ambos sexos se reduce (Glander 1980). Aunque no se sabe con precisión cuánto vive *A. palliata*, se estima que los adultos pueden vivir alrededor de 20 años (Clarke & Glander 1984, Milton 1990).

La tasa máxima de crecimiento intrínseco calculada para *A. palliata* es de 0.15 (Crockett 1998). Fedigan & Jack (2001) calcularon que las poblaciones del Parque Nacional Santa Rosa tuvieron una tasa de crecimiento de 6.2%

entre 1984 y 1982, periodo en el cual este parque se encontraba en recuperación. También observaron, sin embargo, que esta tasa se redujo a 1.2% entre 1992-1999, años en que probablemente las poblaciones llegaron cerca de su capacidad de carga.

**Datos de historia natural de *C. capucinus*:** Vive tanto en bosques tropicales lluviosos como secos. Son primates omnívoros, 70% de su dieta la constituye frutas y 30% insectos; pero se les ha visto comer lagartijas, aves y mamíferos pequeños (Freese 1983, Reid 1997, Wainwright 2002, Fragaszy *et al.* 2004). Esta especie tiende a ser muy susceptible a la pérdida de hábitat y tiende a recuperarse más lentamente que *A. palliata* (Fedigan & Jack 2001).

*C. capucinus* vive en tropas con un promedio de 16 individuos, pero se han reportado grupos con más de 30 individuos (Fedigan & Jack 2004, Fragaszy *et al.* 2004). Al analizar los datos de diferentes trabajos, Fragaszy *et al.* (2004) describen que los adultos representan en promedio 52% de la tropa con un ámbito de 1.20-1.85 hembras adultas por cada macho adulto. Es difícil determinar la diferenciación de clases de edad en esta especie (Fragaszy *et al.* 2004), por lo que los datos demográficos pueden variar según como las defina cada estudio. Por ejemplo, el estudio de Fedigan *et al.* (1996) incluye los machos subadultos (7-10 años de edad) para calcular la proporción de machos adultos por hembras adultas, ya que son capaces de copular y participan en la defensa del grupo. Aunque poseen un sistema de apareamiento de poligamia con machos dominantes (Fragaszy *et al.* 2004), se ha reportado machos subordinados copular con las hembras (Jack & Fedigan 2003, Muniz *et al.* 2006). Los machos presentan dispersión natal y secundaria, donde por lo general los de edades de 7 a 20 años son los que se mueven entre los grupos (Fedigan & Jack 2004, Jack & Fedigan 2004a, 2004b).

Las hembras de *C. capucinus* comienzan a tener crías a partir de los 7 años de edad, mientras que los machos comienzan a copular aproximadamente a los 7 años de edad, pero

alcanzan su madurez sexual y rangos altos de dominancia a los 10 años (Fedigan & Jack 2004, Jack & Fedigan 2003). Las hembras tienen una cría en promedio cada 27.54 meses, si la cría sobrevive su primer año, pero si esta muere, este intervalo se reduce a 14.01 meses (Fedigan 2003). Tomando en consideración estos datos, para los escenarios se estableció que cada año se reproduce un 50% de las hembras adultas. En un estudio a largo plazo de esta especie en el Parque Nacional Santa Rosa, se reporta 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 2006, com. pers.).

En esta especie se registra una mayor mortalidad de machos que de hembras durante el primer año de vida y edades juveniles (Fedigan *et al.* 1996, Jack & Fedigan 2004a, 2004b, Fragaszy *et al.* 2004). En la adultez, la mortalidad de ambos sexos podría ser que se reduzca, dado que pueden vivir hasta 25 años (Fedigan & Jack 2004, Jack & Fedigan 2003). Con respecto al crecimiento anual, el valor registrado en el Parque Nacional Santa Rosa varió de 3.7% entre 1984-1992 y 1.2% entre 1992-1999 (Fedigan & Jack 2001).

**Supuestos hechos en el análisis:** El análisis realizado es una representación simplificada de un sistema complejo que se puede esperar que ocurra en las poblaciones de *A. palliata* y *C. capucinus*. A continuación se detalla estos supuestos.

No se sabe si las poblaciones de ambos primates sufren los efectos de depresión por endogamia, por lo que se corrieron escenarios donde se incluye esta variable ya que hay varios estudios que evidencian que puede ser un factor importante en la viabilidad de pequeñas poblaciones (Ralls *et al.* 1988, O'Grady *et al.* 2006). VORTEX modela los efectos negativos de la endogamia al reducir la supervivencia de los individuos en su primer año de vida. La severidad de los efectos de la endogamia se mide a partir del número de alelos recesivos letales

por genoma haploide, que se da en términos de número de equivalentes letales en la población. Los equivalentes letales pueden estar distribuidos de distintas formas en el genoma. Una población con 4.00 equivalentes letales por individuo diploide puede tener cuatro alelos letales por individuo, ocho alelos cada uno causando 50% de reducción de supervivencia cuando hay homocigosis, dos alelos completamente letales y cuatro 50% letales o cualquier otra combinación de alelos letales que tenga el mismo efecto letal (Miller & Lacy 2005).

El valor base que utiliza el programa es 3.14 equivalentes letales, tomado del estudio de Ralls *et al.* (1988) sobre el efecto de la endogamia en 40 poblaciones de 38 especies de mamíferos en cautiverio; sin embargo, otro estudio indica que el número de equivalentes letales puede ser al menos 12 en poblaciones silvestres (O'Grady *et al.* 2006). En los escenarios donde se incluyó depresión por endogamia, se utilizó el valor de 6 equivalentes letales por ser la suma de los valores promedio de equivalentes letales de fecundidad y primer año de supervivencia del estudio de O'Grady *et al.* (2006). También se utilizó el valor propuesto por el programa de 50% de carga genética debida a equivalentes letales (Miller & Lacy 2005).

Las variaciones ambientales son cambios impredecibles en el ambiente en tiempo y espacio. Estas variaciones causan fluctuaciones anuales en el tamaño de las poblaciones al afectar la sobrevivencia de individuos y el número de crías que nacen (Akçakaya *et al.* 1999). VORTEX mide el efecto del ambiente sobre diferentes variables pidiendo desviaciones estándares de los valores promedio a evaluar. Al no tener información al respecto se asumió que al tener los trópicos condiciones ambientales relativamente estables a lo largo del año, las poblaciones de ambas especies de monos no se ven afectadas drásticamente por este factor por lo que se ingresó de forma arbitraria un 10% de variación ambiental en las variables que requerían este dato. Es muy probable que los factores que afectan la supervivencia de los monos de ambas especies también afecten la reproducción por lo que se especificó en todos

los escenarios que existe una concordancia entre fluctuaciones anuales de supervivencia y reproducción. Aunque algunos factores podrían afectar a una sola población, la mayoría de las fluctuaciones ambientales afectarían a las dos, dada la cercanía entre ambas áreas, por tanto, se asumió que existe una correlación de 0.95 en las variaciones de reproducción y supervivencia entre ambos fragmentos.

Existen eventos naturales o artificiales muy infrecuentes que tienen grandes efectos en la supervivencia o fecundidad de individuos en comparación a las fluctuaciones anuales promedio. A estos eventos se les denomina catástrofes (Akçakaya *et al.* 1999, Reed *et al.* 2003a).

*A. palliata* es muy sensible a las epidemias de fiebre amarilla (Milton 1990, Crockett 1998). En Costa Rica una epidemia ocurrida en la década de 1950 mató un gran número de individuos de esta especie (Trapido & Galindo 1956) y no se descarta que la enfermedad haya afectado diferentes poblaciones años después (Fedigan *et al.* 1998). El uso desmedido de plaguicidas es otro posible evento catastrófico mencionado en Fedigan *et al.* (1998) como factor de la disminución de poblaciones de *A. palliata* en el Parque Nacional Santa Rosa en la década de 1960. 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 2006, com. pers.).

A diferencia de *A. palliata*, *C. capucinus* es poco sensible a las epidemias de fiebre amarilla (Trapido & Galindo 1956, Fedigan *et al.* 1996.). El único evento en que hubo un aumento inusual en la mortalidad de *C. capucinus* fue el ocurrido en el Parque Nacional Corcovado en el 2005, pero el hecho de no existir referencias sobre catástrofes que hayan afectado esta especie no quiere decir que no sean sensibles a eventos tales como los descritos para los monos aulladores.

Los datos descritos anteriormente resaltan la importancia de las catástrofes sobre la persistencia de poblaciones, pero también la escasa

información en cuanto a frecuencia y grado de afectación. En el análisis se hicieron escenarios donde se incluyó una catástrofe con un 14% de probabilidad de ocurrencia por generación con disminución de 50% del tamaño de la población, datos promedios del estudio de Reed *et al.* (2003a) sobre frecuencia y severidad de eventos catastróficos en 88 especies de vertebrados. A partir de los datos ingresados en VORTEX, el tiempo de generación calculado para *A. palliata* es 9.71 años y para *C. capucinus* es 14.14 años. Esto daría una frecuencia anual de catástrofe de 1.44% para *A. palliata* y 0.99% para *C. capucinus*.

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 este análisis los valores se estimaron tomando en cuenta los valores hallados en la literatura sobre: 1) valores de mortalidad (Glander 1980, Clarke & Glander 1984, Glander 1992, Fedigan *et al.* 1996, Jack & Fedigan 2004a, 2004b, Fragaszy *et al.* 2004); 2) el valor promedio de la proporción de hembras adultas: machos adultos (Fedigan & Jack 2001, Fragaszy *et al.* 2004) y 3) la tasa de crecimiento reportada para ambas especies (Fedigan & Jack 2001).

La capacidad de carga es una abstracción que resume de forma muy cruda la interacción de una población en particular con el ambiente y describe la capacidad del ambiente para mantener dicha población. Al ser algo muy complejo de calcular se asumió que este parámetro es igual al número de individuos contabilizados durante el censo. Cuando no se tiene seguridad sobre este parámetro en poblaciones pequeñas, es mejor asumir que el valor es igual al número de individuos presentes en la población (R. Sánchez 2006, com. pers.). También se asumió que la variación ambiental que afecta la capacidad de carga ya está incluida en la variabilidad en el porcentaje de hembras que se reproducen y la mortalidad de clases de edad, por lo que en este parámetro se estableció un valor de cero.

**Diseño de escenarios:** Se hicieron dos escenarios base, uno con poblaciones fragmentadas que refleja la situación actual y otro con una única población para cada especie, para simular la condición de cero fragmentación. En el Plan de Manejo de El RVSPN se estipula un proyecto de reforestación de la zona que separa los fragmentos (Bach 2004), este escenario refleja los efectos que tendrá dicha unión sobre la viabilidad poblacional de las dos especies.

A partir de los dos escenarios base se hizo un análisis de sensibilidad donde se cambiaron o agregaron parámetros demográficos, genéticos y ambientales en los dos tipos de escenarios. Los parámetros que se evaluaron fueron 1) inclusión de depresión por endogamia, una catástrofe y combinación de ambas 2) aumentar o disminuir un 2% del valor base de mortalidad de clases de edad, 3) disminución en la capacidad de carga en un 0.25%, 0.5% y 1% anual durante un período de 50 años con el fin de reflejar el efecto del Río Sucio, el cual inunda periódicamente El RVSPN y 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) y 4) un escenario de metapoblación donde se da dispersión de individuos entre poblaciones fragmentadas con una probabilidad anual de migración de 10%, 20% y 40%, suponiendo que al estar tan cerca ambos fragmentos de bosque la probabilidad de supervivencia de los individuos que migran es alta, por lo que se estableció en 0.95.

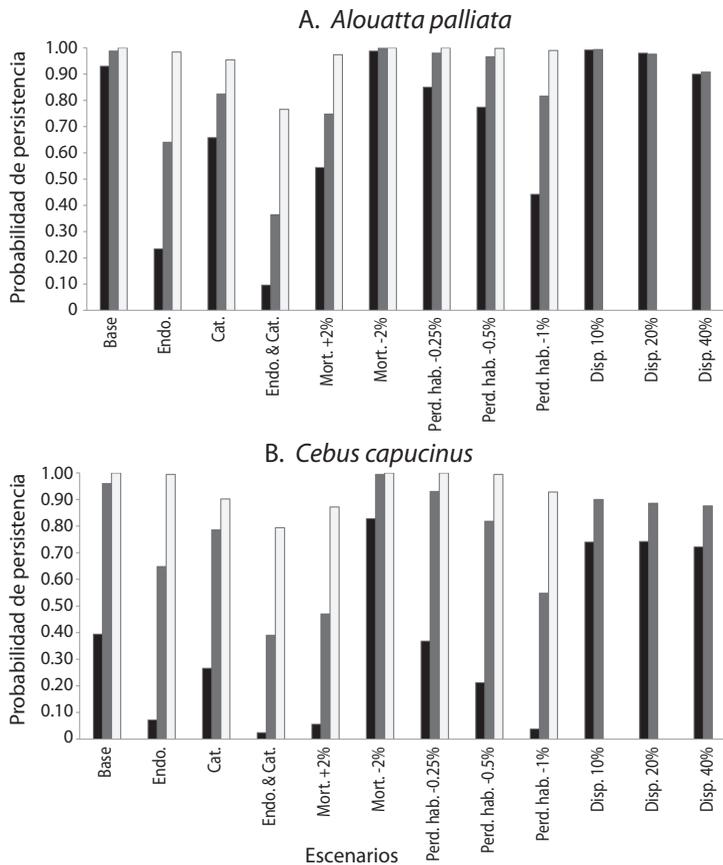
**Línea de horizonte evaluada y datos de salida de los escenarios:** Cada escenario se corrió 500 veces con proyecciones de 100 años. Se eligió un lapso de 100 años por considerarse un periodo de tiempo lo suficientemente largo para observar efectos demográficos y genéticos sobre las poblaciones que podrían ser visibles sólo a largo plazo, como se ha hecho con otros PVA 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 los escenarios realizados se evaluó: 1) la probabilidad de persistencia, 2) la tasa de

crecimiento poblacional, 3) tamaño promedio de la población de las iteraciones donde no hubo extinción y 4) el nivel de diversidad genética retenida.

## RESULTADOS

**A. palliata:** Se encontró una relación entre el tamaño de la población y la viabilidad de

ésta a lo largo del tiempo. La probabilidad de persistencia para la población de 25 individuos fue de 0.93 (Fig. 1). Por su lado, la población de 35 individuos presentó una probabilidad de persistencia de 0.98 (Fig. 1). La población continua de 60 individuos tuvo una probabilidad de persistencia de 1.00 (Fig. 1). Tanto el escenario con dos poblaciones, como el de una sola tuvieron un crecimiento poblacional similar con



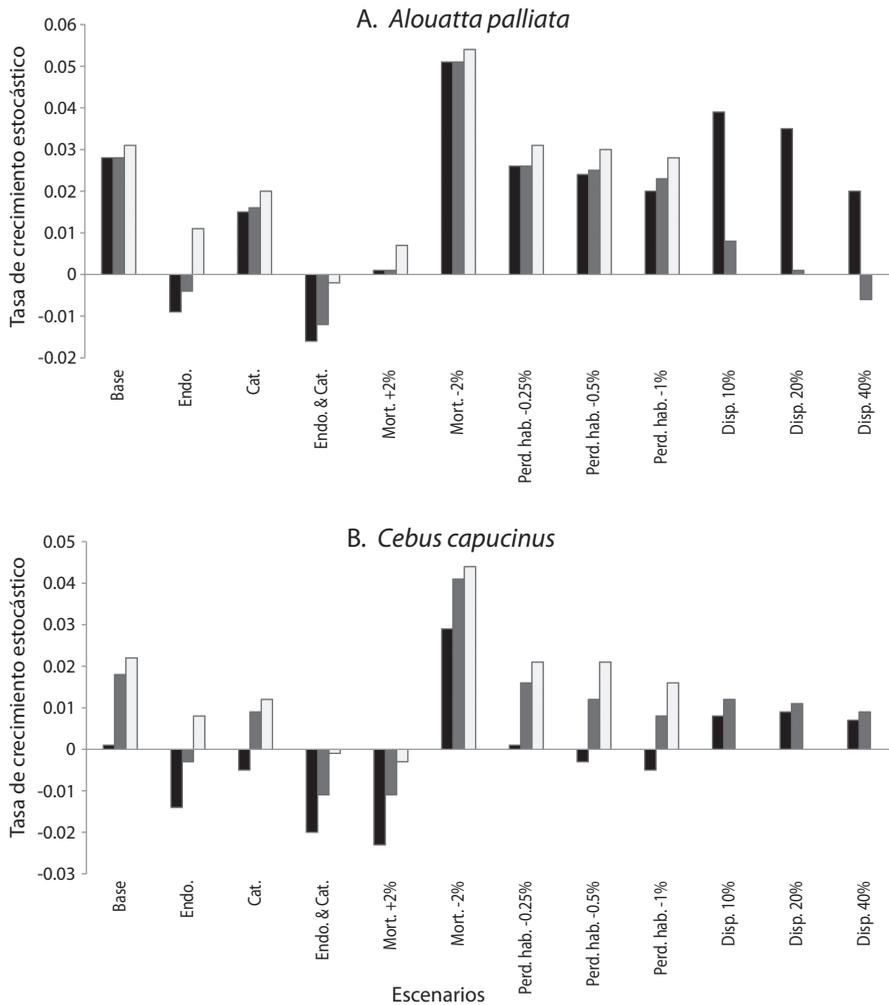
**Fig. 1.** Probabilidad de persistencia en poblaciones fragmentadas o continuas de **A)** *A. palliata* (poblaciones fragmentadas: ■ N=25, ■ N=35; población continua □ N=60) y **B)** *C. capucinus* (poblaciones fragmentadas: ■ N=18, ■ N=32; población continua □ N=50) al término de 100 años bajo diferentes escenarios: base, depresión por endogamia (Endo.) y/o catástrofe (Cat.), variación en el porcentaje de mortalidad de clases de edad y sexo (Mort.±2%), diferentes niveles de pérdida de hábitat anual por un periodo de 50 años (Perd. hab. -0.25%, -0.5%, -1%) y diferentes niveles de dispersión entre poblaciones (Disp. 10%, 20%, 40%).

**Fig. 1.** Probability of persistence in fragmented or continuous populations of **A)** *A. palliata* (fragmented populations: ■ N=25, ■ N=35; continuous population □ N=60) and **B)** *C. capucinus* (fragmented populations: ■ N=18, ■ N=32; continuous population □ N=50) over 100 years under different scenarios: base, inbreeding depression (Endo.) and/or catastrophe (Cat.), variation in the percentage of mortality of age and sex classes (Mort.±2%), different levels of annual habitat loss for a 50 years period (Perd. hab. -0.25%, -0.5%, -1%) and different levels of dispersion between populations (Disp. 10%, 20%, 40%).

valores cercanos a 0.03 (Fig. 2). Ambas poblaciones fragmentadas y la continua, perdieron menos de cinco individuos de su tamaño inicial (Fig. 3). Se encontró que entre más pequeño es el tamaño de la población, mayor es la pérdida de diversidad genética (Fig. 4). Así, la

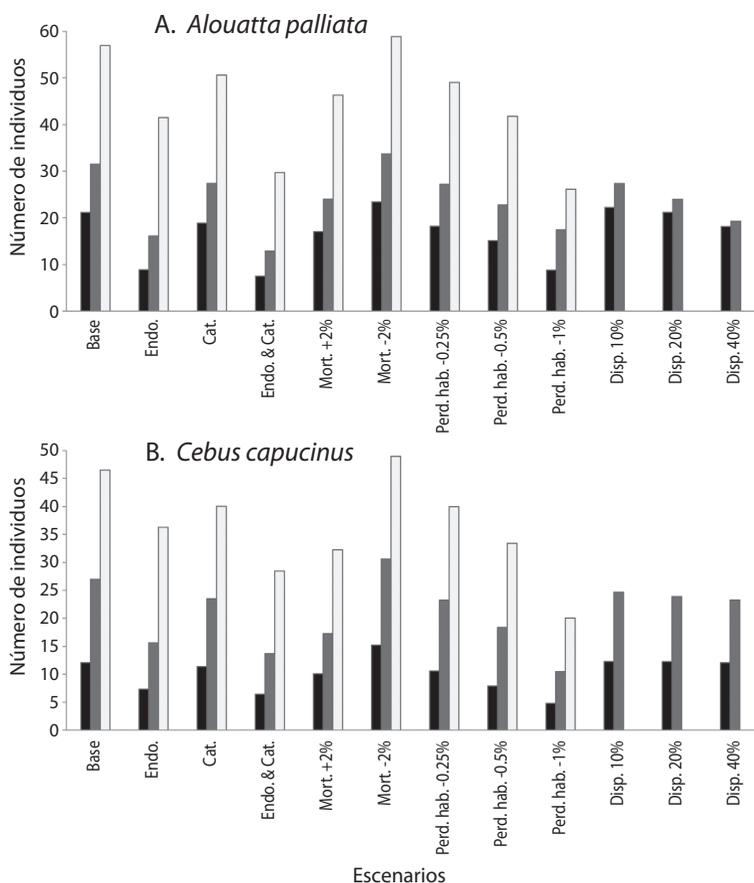
población de 25 individuos tuvo una diversidad genética de 0.57, 0.68 para la de 35 individuos y la de la población continua fue de 0.81.

La adición de depresión por endogamia tuvo un efecto negativo tanto en las poblaciones fragmentadas como la continua. En el



**Fig. 2.** Tasa de crecimiento estocástico en poblaciones fragmentadas o continuas de **A)** *A. palliata* (poblaciones fragmentadas: ■ N=25, ■ N=35; población continua □ N=60) y **B)** *C. capucinus* (poblaciones fragmentadas: ■ N=18, ■ N=32; población continua: □ N=50) al término de 100 años bajo diferentes escenarios: base, depresión por endogamia (Endo.) y/o catástrofe (Cat.), variación en el porcentaje de mortalidad de clases de edad y sexo (Mort.±2%), diferentes niveles de pérdida de hábitat anual por un periodo de 50 años (Perd. hab. -0.25%, -0.5%, -1%) y diferentes niveles de dispersión entre poblaciones (Disp. 10%, 20%, 40%).

**Fig. 2.** Stochastic growth rate in fragmented or continuous populations of **A)** *Alouatta palliata* (fragmented populations: ■ N=25, ■ N=35; continuous population □ N=60) and **B)** *Cebus capucinus* (fragmented populations: ■ N=18, ■ N=32; continuous population □ N=50) over 100 years under different scenarios: base, inbreeding depression (Endo.) and/or catastrophe (Cat.), variation in the percentage of mortality of age and sex classes (Mort.±2%), different levels of annual habitat loss for a 50 years period (Perd. hab. -0.25%, -0.5%, -1%) and different levels of dispersion between populations (Disp. 10%, 20%, 40%).



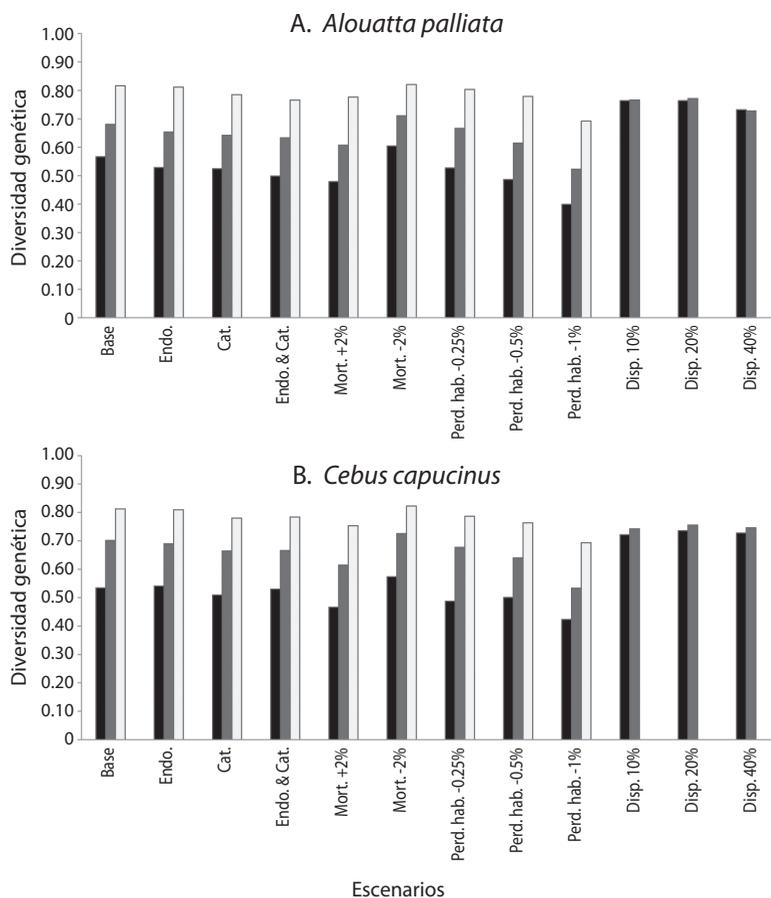
**Fig. 3.** Número de individuos en poblaciones fragmentadas o continuas de de **A)** *A. palliata* (poblaciones fragmentadas: ■ N=25, ■ N=35; población continua □ N=60) y **B)** *C. capucinus* (poblaciones fragmentadas: ■ N=18, ■ N=32; población continua: □ N=50) al término de 100 años bajo diferentes escenarios: base, depresión por endogamia (Endo.) y/o catástrofe (Cat.), variación en el porcentaje de mortalidad de clases de edad y sexo (Mort.±2%), diferentes niveles de pérdida de hábitat anual por un periodo de 50 años (Perd. hab. -0.25%, -0.5%, -1%) y diferentes niveles de dispersión entre poblaciones (Disp. 10%, 20%, 40%).

**Fig. 3.** Number of individuals in fragmented or continuous populations of **A)** *Alouatta palliata* (fragmented populations: ■ N=25, ■ N=35; continuous population □ N=60) and **B)** *Cebus capucinus* (fragmented populations: ■ N=18, ■ N=32; continuous population □ N=50) over 100 years under different scenarios: base, inbreeding depression (Endo.) and/or catastrophe (Cat.), variation in the percentage of mortality of age and sex classes (Mort.±2%), different levels of annual habitat loss for a 50 years period (Perd. hab. -0.25%, -0.5%, -1%) and different levels of dispersion between populations (Disp. 10%, 20%, 40%).

escenario con población fragmentada, la probabilidad de persistencia fue de 0.23 en la población de 25 individuos y 0.64 en la de 35 (Fig. 1). El impacto de la depresión por endogamia sobre la probabilidad de persistencia fue menos severo en la población continua con un valor de 0.98 (Fig. 1). La tasa de crecimiento poblacional disminuyó a -0.01 en la población de 25 individuos y a -0.004 en la de 35, mientras que en una población continua la misma se redujo a

0.01 (Fig. 2). El tamaño de la población fue de 9 en la población de 25 individuos y 16 en la de 35 (Fig. 3). La población continua tuvo un tamaño de la población de 41 individuos (Fig. 3). La población de 25 individuos tuvo una diversidad genética de 0.53, la de 35 de 0.65 y la población continua de 0.81 (Fig. 4).

Incluir una catástrofe afectó negativamente los escenarios. La probabilidad de persistencia disminuyó a 0.66 en la población de 25



**Fig. 4.** Porcentaje de diversidad genética retenida en poblaciones fragmentadas o continuas de **A)** *A. palliata* (poblaciones fragmentadas: ■ N=25, ▒ N=35; población continua □ N=60) y **B)** *C. capucinus* (poblaciones fragmentadas: ■ N=18, ▒ N=32; población continua □ N=50) al término de 100 años bajo diferentes escenarios: base, depresión por endogamia (Endo.) y/o catástrofe (Cat.), variación en el porcentaje de mortalidad de clases de edad y sexo (Mort.±2%), diferentes niveles de pérdida de hábitat anual por un periodo de 50 años (Perd. hab. -0.25%, -0.5%, -1%) y diferentes niveles de dispersión entre poblaciones (Disp. 10%, 20%, 40%).

**Fig. 4.** Percentage of gene diversity retained in fragmented or continuous populations of **A)** *Alouatta palliata* (fragmented populations: ■ N=25, ▒ N=35; continuous population □ N=60) and **B)** *Cebus capucinus* (fragmented populations: ■ N=18, ▒ N=32; continuous population □ N=50) over 100 years under different scenarios: base, inbreeding depression (Endo.) and/or catastrophe (Cat.), variation in the percentage of mortality of age and sex classes (Mort.±2%), different levels of annual habitat loss for a 50 years period (Perd. hab. -0.25%, -0.5%, -1%) and different levels of dispersion between populations (Disp. 10%, 20%, 40%).

individuos y a 0.82 en una de 35 (Fig. 1). En la población continua de 60 individuos la probabilidad de persistencia bajó a 0.95 (Fig. 1). La tasa de crecimiento poblacional cayó a 0.02 tanto en las dos poblaciones aisladas como en la población continua (Fig. 2). La población de 25 individuos perdió seis animales, la de 35

ocho y la continua seis (Fig. 3). La diversidad genética disminuyó a 0.52 en la población de 25 individuos, a 0.64 en la de 35 y 0.79 en la continua (Fig. 4).

La ocurrencia de catástrofes sobre poblaciones fragmentadas afectadas por depresión por endogamia disminuyó drásticamente la

viabilidad de éstas. La probabilidad de persistencia fue a 0.10 en la población de 25 individuos, 0.36 en la de 35 y 0.77 en la continua (Fig. 1). La tasa de crecimiento fue negativa en las poblaciones de ambos escenarios; -0.02 en la población de 25 individuos, -0.01 en la de 35 y -0.002 en la continua de 60 individuos (Fig. 2). La población de 25 individuos se redujo a ocho, la de 35 individuos a 13 y la continua a 30 (Fig. 3). La diversidad genética disminuyó en ambos escenarios. Las poblaciones fragmentadas de 25 y 35 individuos tuvieron un valor de 0.50 y 0.63 respectivamente, mientras que la población continua de 60 individuos mantuvo un valor de 0.77 (Fig. 4).

Escenarios con un 2% de mortalidad más que los escenarios base tuvieron poblaciones más inestables. La probabilidad de persistencia la población de 25 como de 35 individuos fue de 0.54 y 0.75, respectivamente (Fig. 1). Las tasas de crecimiento estuvieron cercanas a cero en ambas poblaciones (Fig. 2). Un aumento en la mortalidad, produjo que cada población perdiera entre ocho y 10 animales de los reportados en el estudio (Fig. 3). Se observó una retención de diversidad genética de 0.48 en la población de 25 individuos y de 0.6 para la de 35 (Fig. 4). La población continua resistió mejor un aumento de la mortalidad que una población fragmentada. Sin embargo, algunas variables demográficas fueron inferiores a las del escenario base. Aunque la probabilidad de persistencia fue de 0.97 (Fig. 1), la tasa de crecimiento poblacional fue de 0.01 (Fig. 2), el tamaño de la población se redujo a 46 individuos (Fig. 3) y la población retuvo apenas 0.78 de su diversidad genética (Fig. 4).

Las poblaciones fueron más estables con un 2% de mortalidad menor a las establecidas en los escenarios base. Tanto el escenario de población fragmentada como continua se caracterizaron por: 1) una probabilidad de persistencia igual o cercana a 1.00 (Fig. 1), 2) tasas de crecimiento poblacional de 0.05 en las tres poblaciones (Fig. 2), 3) poblaciones con uno o dos individuos por debajo de su capacidad de carga (Fig. 3) y 4) valores de diversidad genética de 0.60 y 0.71 en las poblaciones de

25 y 35 individuos respectivamente, y 0.82 en la población continua de 60 individuos (Fig. 4).

El disminuir un porcentaje fijo de hábitat por un período de 50 años tuvo un impacto negativo que fue más pronunciado en la población más pequeña. La probabilidad de persistencia estuvo entre 0.85-0.44 en la de 25 individuos, 0.98-0.82 en la de 35 y casi imperceptible en la continua de 60 individuos (Fig. 1). El crecimiento poblacional se mantuvo entre 0.03-0.02 en las tres poblaciones modeladas (Fig. 2). A medida que se aumentó los niveles anuales en la pérdida de capacidad de carga, la población de 25 individuos perdió entre 7-16 animales, la de 35 de 8-18 y la continua de 7-18 (Fig. 3). Nótese que si estos valores se ponen en términos de porcentaje las pérdidas serían entre 27-65%, 22-50% y 18-56%, respectivamente. Conforme se disminuyó el hábitat disponible, la diversidad genética en la población de 25 individuos disminuyó de 0.53-0.40, la de 35 de 0.67-0.52 y la continua de 0.80-0.69 (Fig. 4)

Los efectos de la dispersión de individuos variaron según los niveles de intercambio de individuos entre las poblaciones y el tamaño de éstas. Ambas poblaciones presentaron una probabilidad de persistencia mayor a 0.95 en escenarios con dispersión de individuos de 10% y 20%, pero con una dispersión de 40% la probabilidad de persistencia disminuyó a valores cercanos a 0.90 en las dos (Fig. 1). Las tasas de crecimiento de la población de 25 individuos tuvo valores de 0.03 con bajas tasas de dispersión, pero cuando la dispersión fue de 40% la tasa fue de 0.02 (Fig. 2). El crecimiento de la población de 35 individuos disminuyó de 0.01 a -0.01 conforme se aumentaron los niveles de dispersión entre poblaciones (Fig. 2 y 3). El número de individuos fue disminuyendo conforme se aumentaron los niveles de dispersión en ambas poblaciones; la población de 25 individuos tuvo entre 22-18 animales y la de 35 individuos entre 27-19 (Fig. 3). La diversidad genética de ambas poblaciones estuvo por encima de 0.75 con niveles de dispersión de 10-20%, disminuyendo a 0.73 cuando la dispersión aumento a 40% (Fig. 4).

**C. capucinus:** En las poblaciones de *C. capucinus* también se encontró una relación entre el tamaño de la población y la dinámica de ésta a lo largo del tiempo. En el escenario base de poblaciones aisladas, la población de 18 individuos tuvo una probabilidad de persistencia de 0.39 mientras que la de 32 de 0.96. Por su parte en el escenario de población continua de 50 individuos la probabilidad de persistencia fue de 1.00 (Fig. 1). La población de 18 individuos mostró un crecimiento poblacional de 0.001 mientras que la de 32 individuos y la continua de 50 tuvieron un valor de 0.02 (Fig. 2). La población más pequeña de 18 individuos perdió seis individuos lo que equivale a 33% de la población inicial y la de 32 cinco, un 16% de su número original. La población continua terminó con 47 individuos, 93% de su tamaño inicial (Fig. 3). Al igual que las variables anteriores, cuanto más pequeño es el tamaño de la población, mayor es la pérdida de diversidad genética. La población continua de 50 individuos tuvo un valor de 0.81, la de 32 de 0.70 y la más pequeña de 18 de 0.53 (Fig. 4).

La depresión por endogamia redujo la probabilidad de persistencia a 0.07 en la población de 18 individuos, a 0.65 en la de 32 y la menos afectada fue la continua con un 0.99 (Fig. 1). La tasa de crecimiento anual fue negativa en las poblaciones fragmentadas de 18 y 32 individuos con valores de -0.01 y -0.003 respectivamente. Para la población continua de 50 individuos la tasa de incremento se reduciría a 0.01 (Fig. 2). La población de 18 individuos se redujo a 7 y la de 32 a 16, mientras que la continua de 50 individuos bajó a 36 animales (Fig. 3). La depresión por endogamia no afectó los valores de diversidad genética de las poblaciones en ambos escenarios, y mantuvieron su valor muy cercano al de los escenarios base (Fig. 4).

Una catástrofe también desestabilizó tanto a las poblaciones fragmentadas como a una continua. La probabilidad de persistencia fue 0.27 en la población de 18 individuos, 0.79 en la de 32 y 0.90 en la continua de 50 individuos (Fig. 1). El crecimiento de la población fue negativo en la población de 18 individuos con

un valor de -0.01. Tanto la población fragmentada de 32 individuos como la continua de 50 tuvieron una tasa de crecimiento de 0.01 (Fig. 2). En cuanto al tamaño, la población de 18 individuos disminuyó a 11, la de 32 a 24 y la de 50 bajo a 40 (Fig. 3). Las poblaciones fragmentadas de 18 y 32 individuos tuvieron una diversidad genética de 0.51 y 0.66 respectivamente, mientras que la continua de 50 individuos fue de 0.78 (Fig. 4).

Escenarios donde se incluyeron tanto depresión por endogamia como una catástrofe, hicieron que la probabilidad de persistencia para la población de 18 individuos fuese de 0.02, 0.39 para la de 32 y 0.79 para la de 50 (Fig. 1). La tasa de crecimiento tuvo valores negativos en todas las poblaciones; -0.02 para la de 18, -0.01 para la de 32 individuos y -0.001 para la de 50 (Fig. 2). La población de 18 individuos se redujo a seis, la de 32 a 14 y la de 50 a 28 (Fig. 3). La diversidad genética fue de 0.53 para la de 18, 0.67 para la de 32 y 0.78 para la de 50 (Fig. 4).

Las poblaciones de individuos también fueron sensibles a un aumento de 2% en la mortalidad. La población de 18 individuos tuvo una persistencia de 0.06 y la de 32 de 0.47 (Fig. 1). Las tasas de crecimiento para ambas poblaciones fueron negativas (Fig. 2), lo que contribuyó a que el número de individuos se redujera a alrededor de la mitad del valor inicial en ambas poblaciones (Fig. 3). La diversidad genética disminuyó a 0.53 en la de 18 y 0.39 en la de 32 individuos (Fig. 4). Incluso la población continua se vio afectada por un aumento en la mortalidad poblacional, la probabilidad de persistencia fue de 0.8 (Fig. 1) y su tasa de crecimiento también fue negativa (Fig. 2). El tamaño de la población se redujo a casi dos tercios de su número original (Fig. 3) y apenas retuvo un 0.75 de su diversidad genética (Fig. 4).

Por otro lado, una disminución de la mortalidad en 2% hizo que tanto la viabilidad de las poblaciones aisladas como la continua mejoraran. La probabilidad de persistencia se mantuvo en 1.00 en la población continua de 50 individuos y mayor de 0.95 en la de 32, mientras que

la de 18 fue de 0.83, que es superior al escenario base (Fig. 1). La tasa de crecimiento fue de 0.30 en la población de 18 individuos y mayor a 0.40 en las otras poblaciones modeladas (Fig. 2), lo que ayudó a que los tamaños poblacionales estuvieran cercanos al tamaño inicial (Fig. 3), y que la diversidad genética fuera mayor al escenario base, 0.57 en la de 18, 0.73 en la de 32 y 0.82 en la de 50 (Fig. 4).

Los niveles de pérdida de hábitat evaluados, tuvieron efectos negativos mayores en la población más pequeña. La probabilidad de persistencia de la población de 18 individuos disminuyó de 0.37 a 0.04 y de 0.93 a 0.55 en la población de 32. La población continua de 50 individuos se vio afectada muy poco por la pérdida de hábitat y siempre mantuvo una persistencia entre 1.00-0.93 (Fig. 1). La tasa de crecimiento poblacional fue disminuyendo hasta tener valores negativos en la población de 18. En las otras dos poblaciones el crecimiento también disminuyó sin llegar a ser negativo; y se mantuvo en valores cercanos a 0.01 en la de 32 y 0.02 en la de 50 (Fig. 2). La población de 18 individuos tuvo una reducción de 7-13 individuos, la de 32 perdió entre 9-12 y la continua entre 10-30. En términos de porcentaje estas pérdidas representaron 41-73%, 27-67% y 20-60%, respectivamente (Fig. 3). Los niveles de diversidad genética fueron similares a los escenarios base cuando la pérdida de hábitat anual fue de 0.25%, pero cuando se aumentó los niveles a 0.75% anual, la heterocigocidad se perdió de forma notable en ambos tipos de escenarios poblacionales cayendo a 0.42 en la de 18 individuos, 0.53 en la de 32 y 0.69 en la de 50 (Fig. 4).

La dispersión de individuos afecta de forma diferente a las dos poblaciones. En la población de 32 individuos la probabilidad de persistencia disminuyó conforme los niveles de dispersión aumentaron, llegando a tener un valor de 0.88 cuando los niveles de dispersión fueron de 40% (Fig. 1) y en la de 18 se mantuvo siempre con valores mayores a 0.70, disminuyendo levemente cuando la dispersión se estableció en 40% (Fig. 1). La tasa de crecimiento de ambas poblaciones disminuyó levemente

conforme se aumentó el nivel de intercambio de individuos, manteniéndose ambas en valores cercanos a 0.01 (Fig. 2). El número de individuos siempre fue de 12 en la población de 18 individuos, sin importar el nivel de intercambio de individuos, pero fue disminuyendo en la población de 32 individuos hasta llegar a 23 en escenarios con niveles de dispersión de 40% entre poblaciones (Fig. 3). Los niveles de diversidad genética de ambas poblaciones estuvieron por arriba de 0.70 en los tres escenarios de dispersión (Fig. 4).

## DISCUSIÓN

Este estudio sugiere que tanto *A. palliata* como *C. capucinus* pueden sobrevivir en fragmentos boscosos aislados. 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 & Coates-Estrada 1995, Estrada & Coates-Estrada 1996, Fedigan *et al.* 1996, Crockett 1998, Sorensen & Fedigan 2000, Bicca-Marques 2003, Rodríguez-Toledo *et al.* 2003).

A pesar de esta capacidad de sobrevivir en fragmentos de bosque, los resultados mostraron 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 las poblaciones de ambas especies fueron menores que las del escenario base de una población continua. Las poblaciones más grandes de los escenarios con fragmentación mostraron una probabilidad de persistencia y una tasa intrínseca de crecimiento similares a las del escenario de una población continua; no obstante, la diversidad genética fue 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 & Harwood 1998, Lacy 2000, Amos & Balmford 2001, Reed & Frankham 2003).

Estudios de monos del nuevo mundo en fragmentos boscosos muestran que a medida que el tamaño de los parches de bosque disminuye, así lo hace el número de especies (Ferrari *et al.* 2003), el número de individuos (Chiarello & de Melo 2001), el número de alelos (Grativol *et al.* 2001, Quan-Rodas 2002) y la diversidad genética (Quan-Rodas 2002, Gonçalves *et al.* 2003) En el caso de *A. palliata*, Rodríguez-Toledo *et al.* (2003) encontraron esta especie en sólo 11 de 59 fragmentos menores a 10ha mientras que en los cinco fragmentos de 10 a 70ha se observó en todos los casos. Estrada & 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*. Quan-Rodas (2002) encontró que el número de alelos y la heterocigocidad esperada fue mayor en los individuos de *A. palliata* del Parque Nacional Palo Verde que en los individuos de fragmentos boscosos fuera de áreas protegidas.

Para *C. capucinus*, DeGama-Blanchet & 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 aumentó la viabilidad poblacional de ambas especies. Si bien, las dos poblaciones aisladas de *A. palliata* y la población de 32 *C. capucinus* tuvieron una alta probabilidad de persistir a largo plazo, el escenario de una población continua tuvo un mayor número de individuos y una mayor diversidad genética en las poblaciones de ambas especies, lo que les daría ventaja ante cambios ambientales estocásticos que se puedan dar en el hábitat.

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 & Harwood 1998, Hedrick & Kalinowski 2000, Amos & Balmford 2001, Keller & Waller 2002, Reed *et al.* 2003b). La endogamia provoca que la población disminuya y que haya un aumento de susceptibilidad a fluctuaciones estocásticas que podrían llevarla a la extinción (Gilpin & Soulé 1986, Goodman 1987). La endogamia afectó de forma negativa la probabilidad de persistencia, la tasa de crecimiento, el tamaño de la población y la diversidad genética de los escenarios de ambas especies. De nuevo, los impactos más pronunciados se observaron en las poblaciones fragmentadas, especialmente en las que tenían menos individuos; sin embargo, aún en el escenario de población continua la endogamia tuvo un efecto negativo sobre ésta. Cabe resaltar que los resultados de los escenarios que incluyeron 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 & Lacy 2005).

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

Un PVA hecho para *A. vittata* en 1989 recomendó establecer poblaciones en cautiverio para evitar su extinción causada por eventos catastróficos (Lacy *et al.* 1989). El

establecimiento de estas poblaciones en cautiverio y la posterior reintroducción de individuos a la vida silvestre han hecho que la especie persista incluso ante los efectos catastróficos del huracán Hugo sobre la población silvestre en 1989 (Waide 1991, IUCN 2010).

Los resultados de un PVA para *P. polionotus* aceleró los planes para restablecer poblaciones silvestres de la especie. El análisis también influyó en aumentar la concientización y cooperación entre organizaciones para proteger el hábitat y restablecer poblaciones de la misma (Oli *et al.* 2001).

La ocurrencia de una catástrofe disminuyó la viabilidad a largo plazo de las poblaciones modeladas. El efecto fue mayor en los escenarios con fragmentación poblacional. En una población continua, aunque la tasa de crecimiento se reduce notablemente en comparación al escenario base, la población fue lo suficientemente grande como para recuperarse del evento catastrófico, y mantiene así la probabilidad de persistencia por encima de 0.90 para ambas especies.

La especie *A. palliata* es muy sensible 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 & Galindo 1956, Milton 1990, Crockett 1998, Fedigan *et al.* 1998).

A diferencia de *A. palliata*, *C. capucinus* es poco sensible a las epidemias de fiebre amarilla (Trapido & Galindo 1956, Fedigan *et al.* 1996.). El único evento en que se registró un aumento inusual en la mortalidad de *C. capucinus* 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.* 2003a), 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 & Galindo 1956, Milton 1990, Fedigan *et al.* 1996, Chapman & Balcomb 1998, Crockett 1998, Rudran & Fernandez-Duque 2003).

La combinación de catástrofe y depresión por endogamia volvió muy inestable a las poblaciones fragmentadas. Incluso las

poblaciones continuas más grandes fueron afectadas negativamente. A diferencia de los escenarios anteriores de poblaciones continuas, en los que la probabilidad de persistencia fue alta y el número de individuos se mantuvo cercano a la capacidad de carga, en éste escenario la persistencia disminuyó a menos de 0.80 y la población sufrió una pérdida significativa de individuos, en ambas especies. Estos resultados son un reflejo de cómo diferentes eventos estocásticos podrían actuar en conjunto, con consecuencias negativas mayores a sus efectos individuales (Gilpin & Soulé 1986, Shaffer 1987, Amos & Balmford 2001, Keller & Waller 2002).

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 & Soulé 1986, Marsh 2002a). En el caso del RVSPN, 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 RVSPN 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 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). Para contrarrestar este problema, se excavó un caño para evacuar el agua del río, pero en ocasiones no es suficiente y el agua lo rebalsa inundando el bosque (C. Badilla 2005, com. pers.).

El deterioro tanto de la cantidad como la calidad del ambiente puede extinguir una especie (Gilpin & 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 & de Melo 2001, Marsh 2002a, Norconk & Grafton 2003). En este estudio se observó cómo las poblaciones modeladas se volvieron cada vez

más inestables conforme aumentó el porcentaje de pérdida de hábitat, especialmente en los escenarios con poblaciones fragmentadas. De nuevo se pone de manifiesto que los escenarios con poblaciones más grandes, fueron más resistentes a los efectos negativos provocados por el ambiente. Sin embargo, al final tuvieron una población pequeña y con baja diversidad genética, dejándola sensible a la extinción ante posibles eventos estocásticos en el futuro.

En el caso de *A. palliata*, Chapman & Balcomb (1998) determinaron que la estructura poblacional de esta especie está muy influenciada por eventos tales como alteración de hábitat y cantidad de recursos alimentarios. Clarke *et al.* (2002a) describieron cómo el tamaño de una tropa en Hacienda La Pacífica disminuyó, luego de que ésta perdiera 10% de su territorio a causa de la deforestación para construir un sistema de canales de riego. La reducción del grupo se debió a una disminución en el número de machos y hembras adultas, así como a un aumento en la mortalidad de crías. Un estudio más extenso sobre toda la población del mismo sitio, encontró que en promedio las tropas disminuyeron de forma poco significativa, de nuevo por una reducción en el número de machos y hembras adultos por grupo. Sin embargo, el tamaño total de la población se mantuvo sin cambio al reportarse más juveniles en las tropas, probablemente porque la tasa de crecimiento no fue afectada por la deforestación y la población pudo recuperarse rápidamente del evento de pérdida de hábitat (Clarke *et al.* 2002b). Los escenarios con pérdida de hábitat mostraron el mismo resultado donde a pesar de que el número de individuos disminuyó, la tasa de crecimiento se mantuvo similar a los valores de los escenarios base.

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 & de Melo 2001, Marsh 2002a, Norconk & Grafton 2003)

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 & Leason 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.

Una saturación 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, e incrementar la mortalidad (Estrada & Coates-Estrada 1995, Chapman & Balcomb 1998, Crockett 1998, Akçakaya *et al.* 1999, Bicca-Marques 2003, Rodríguez-Toledo *et al.* 2003, Rudran & Fernandez-Duque 2003). En el caso específico del RVSPN, algunos individuos de *A. palliata* 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 reflejaron la sensibilidad de ambas especies a pequeñas fluctuaciones de este parámetro. Varios trabajos sugieren que la estructura poblacional de estas dos especies está muy influenciada por eventos tales como alteración y calidad de hábitat (Chapman & Balcomb 1998, Fedigan *et al.* 1998, Sorensen & Fedigan 2000, Rudran & 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.

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 & Fedigan 2003, Jack & Fedigan 2004a, 2004b, Muniz *et al.* 2006). En escenarios modelados, tanto

*A. palliata* como *C. capucinus* presentaron una probabilidad de persistencia y diversidad genética superior a la de escenarios con poblaciones totalmente aisladas. No obstante, el crecimiento intrínseco y el tamaño poblacional se comportaron de manera diferente en las dos especies. En *C. capucinus*, ambas mediciones se mantuvieron con valores similares a los del escenario base que no incluye dispersión. En *A. palliata*, se observa una disminución notable en las dos mediciones. 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 el número de hembras en la población para que ésta se mantenga estable (R. Lacy 2006, com. pers.). Por otro lado, en *A. palliata* ambos sexos tienden a abandonar su tropa natal y la pérdida de hembras que salen de la población producto de saturación en la capacidad de carga, podría producir 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.

La preservación de los primates ha tenido un enfoque de establecimiento y protección de grandes parques y reservas (Marsh 2002b). Sin embargo, si se sigue esta lógica de “cuanto más grande mejor”, cientos (si no miles) de pequeños fragmentos boscosos quedarían en riesgo (Marsh 2002b). Gastar todos los esfuerzos en conservar los fragmentos boscosos más grandes funciona sólo hasta que estas mismas áreas queden completamente aisladas unas de otras, al eliminar los fragmentos boscosos pequeños no protegidos que les brindaban cierto nivel de conectividad (Marsh 2002b). 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 éstas. 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 2002b). En esta mentalidad de manejo 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 & Macdonald 2001, Brook *et al.* 2002). La mayor limitación de VORTEX al igual que todos los PVA es que trabaja con supuestos cuando no hay información biológica detallada de la especie, su dinámica poblacional y los factores que la afectan (Boyce 1992, Lidenmayer *et al.* 1993). Estas limitaciones se pueden superar a medida que nuevas investigaciones sobre las especies revelen nueva información que se pueda utilizar para mejorar y actualizar los modelos de los PVA (Lidenmayer *et al.* 1993). Varios autores sostienen que la fortaleza de los PVA radica en utilizarlos como una herramienta en programas de investigación de dinámica poblacional y en la ayuda de toma de decisiones en el establecimiento e implementación de estrategias relacionadas con el mantenimiento y manejo de poblaciones pequeñas (Boyce 1992, Lidenmayer *et al.* 1993, Bessinger & Westphal 1998, Harwood 2000, Morris *et al.* 2002 Peterson *et al.* 2003, Drechsler 2004).

Aunque este estudio sugiere que ambas especies son capaces de sobrevivir en hábitats

fragmentados, lo cual es confirmado por otros estudios (Chapman *et al.* 1989, Estrada & Coates-Estrada 1995, Estrada & Coates-Estrada 1996, Crockett 1998, Sorensen & Fedigan 2000, Clarke *et al.* 2002a, 2004b, Pruetz & Leason 2002, Bicca-Marques 2003, Rodríguez-Toledo *et al.* 2003, Fragaszy *et al.* 2004), 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 poblaciones.

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 falta de comida o se aventuren fuera del RVSPN, 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 este fuera el caso, la población 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 la regeneración de su hábitat, para disminuir los efectos negativos de diferentes eventos producidos por el ser humano o el ambiente.

#### AGRADECIMIENTOS

A todo el personal de El Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal: por su atención y colaboración para recolectar los datos de tamaño de población de *A. palliata* y *C. capucinus*.

#### RESUMEN

La destrucción del hábitat conlleva a la fragmentación de poblaciones de especies silvestres y se considera como uno de los principales factores en la extinción de especies. A medida que las poblaciones se vuelven más pequeñas, surgen amenazas hacia su estabilidad y persistencia, como resultado de factores estocásticos demográficos, ambientales y genéticos. El objetivo de este trabajo fue estudiar los efectos de la fragmentación de poblaciones en la viabilidad de *Alouatta palliata* y *Cebus capucinus* en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal (RVSPN), Sarapiquí, Heredia. Para esto se usó el programa VORTEX para correr un análisis de viabilidad de poblaciones (PVA) para ambas especies. La información utilizada en el PVA proviene de la estructura demográfica de las poblaciones del RVSPN, literatura sobre la historia natural de las especies y artículos relacionados con PVA. Los resultados sugieren que tanto *A. palliata* como *C. capucinus* pueden sobrevivir en fragmentos boscosos aislados. Sin embargo, si se incorporan factores como depresión por endogamia, catástrofes o pérdida de hábitat, las pequeñas poblaciones fragmentadas se vuelven inestables y aumenta el riesgo de que desaparezcan. Las poblaciones continuas fueron más robustas ante las amenazas incorporadas, por lo que se recomienda continuar con la reforestación para unir los fragmentos boscosos. Es importante darle seguimiento a las poblaciones de ambas especies y tener un manejo de su hábitat para disminuir los efectos negativos de diferentes eventos estocásticos provocados por el ambiente.

**Palabras clave:** poblaciones fragmentadas, PVA, VORTEX, *Alouatta palliata*, *Cebus capucinus*, Costa Rica.

#### REFERENCIAS

- Akçakaya, H.R. 1992. Population viability analysis and risk assessment, p. 148-157. In D.R. McCullough & R.H. Barrett (eds.). Wildlife 2001: populations. Elsevier Applied Science, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Akçakaya, H.R., M.A. Burgman & L.R. Ginzburg. 1999. Applied population ecology: principles and computer exercises using RAMAS® EcoLab. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, EEUU.
- Amos, W. & J. Harwood. 1998. Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. Phil. Trans. Biol. Sci. 353: 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.

- Bach, O. 2004. Plan de Manejo de la Reserva Nogal, Sarapiquí, para optar por la categoría de manejo de Refugio de Vida Silvestre Privado. Chiquita Banana, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica.
- Ballou, J., 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, EEUU.
- Bender, D.J., T.A. Contreras & L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79: 517-533.
- Beissinger, S.R. & M.I. Westphal. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *J. Wildl. Manag.* 62: 821-84.
- Bicca-Marques, J. 2003. How do howlers monkeys cope with habitat fragmentation?, p. 283-303. *In* L.K. Marsh (ed.). *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer/Plenum, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Boyce, M.S. 1992. Population viability analysis. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 23: 481-506.
- Brook, B.W., M.A. Burgman, H.R. Akcakaya, J.J. O'Grady & R. Frankham. 2002. Critiques of PVA ask the wrong questions: throwing the heuristic baby out with the bathwater. *Conservat. Biol.* 16: 262-263.
- Chapman, C. & L. Chapman. 1986. Behavioural development of howling monkey twins (*Alouatta palliata*) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Primates* 27: 377-381.
- Chapman, C.A., L. Chapman & K. Glander. 1989. Primate populations in north-western Costa Rica: potential for recovery. *Primate Conservat.* 10: 37-44.
- Chapman, C.A. & S.R. Balcomb. 1998. Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *Int. J. Primatol.* 19: 385-403.
- Chiarello, A.G. 2000. Density and population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic forest. *Conservat. Biol.* 14: 1649-1657.
- Chiarello, A.G. & F.R. de Melo. 2001. Primate population densities and sizes in Atlantic forest remnants of northern Espírito Santo, Brazil. *Int. J. Primatol.* 22: 379-396.
- Clarke, M.R. & K.E. Glander. 1984. Female reproductive success in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica, p. 111-126. *In* M.F. Small (ed.). *Female primates: studies by women primatologists*. Alan R. Liss, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- 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. Primatol.* 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. *Am. J. Primatol.* 56: 155-163.
- Crockett, C.M. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *Int. J. Primatol.* 19: 549-578.
- Daily, G.C., G. Ceballos, J. Pacheco, G. Suzán & A. Sánchez-Azofeifa. 2003. Countryside biogeography of neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conservat. Biol.* 17: 1814-1826.
- Drechsler, M. 2004. Model-based conservation decision aiding in the presence of goal conflicts and uncertainty. *Biodiv. & Conservat.* 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, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- 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, J. Martínez & L. Ortiz (eds.). *Estudios Primatológicos en México Vol. 3. Dirección General de Publicaciones, Universidad Veracruzana, Xalapa, México.*
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild population of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *Int. J. Primatol.* 17: 759-783.
- Estrada, A., A. Anzures & R. Coates-Estrada. 1999. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *Am. J. Primatol.* 48: 253-262.

- Fedigan, L.M. 2003. Impact of male takeover on infant deaths, births and conceptions in *Cebus capucinus* at Santa Rosa, Costa Rica. *Int. J. Primatol.* 24: 723-741.
- 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*. Plenum, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Fedigan, L.M., L.M. Rose & R.M. Avila. 1998. Growth of mantled howler groups in a regenerating Costa Rican dry forest. *Int. J. Primatol.* 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. Primatol.* 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.F., S. Iwanaga, A.L. Ravetta, F.C. Freitas, B.A.R. Sousa, L.L. Souza, C.G. Costa & P.E.G. Coutinho. 2003. Dynamics of primate communities along the Santarém-Cuiabá highway in south-central Brazilian Amazonia, p. 123-144. *In* L.K. Marsh (ed.). *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer/Plenum, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Fragaszy, D., E. Visalberghi & L. Fedigan. 2004. The complete capuchin: the biology of the genus *Cebus*. Cambridge University, Cambridge, Reino Unido.
- Freese, C.H. 1983. *Cebus capucinus* (mono carablanca, white-faced capuchin), p. 458-460. *In* D.H. Janzen (ed.). *Costa Rican natural history*. University of Chicago, Chicago, EEUU.
- Gilpin, M.E. & M.E. Soulé. 1986. Minimum viable populations: process of species extinction, p. 19-34. *In* M.E. Soulé (ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, EEUU.
- Glander, K.E. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *Am. 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*, University of Chicago, Chicago, EEUU.
- Glander, K.E. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *Int. J. Primatol.* 13: 415-436.
- Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction, p. 11-34. *In* M.E. Soulé (ed.). *Viable populations for conservation*. Cambridge University, Cambridge, Reino Unido.
- Gonçalves, E.C., S.F. Ferrari, A. Silva, P.E.G. Coutinho, E.V. Menezes & M.P.C. Schneider. 2003. Effects of habitat fragmentation on the genetic variability of silver marmosets, *Mico argentatus*, p. 17-28. *In* L.K. Marsh (ed.). *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer/Plenum, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- 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. Conservat.* 95: 219-226.
- Hedrick, P.W. & S.T. Kalinowski. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 31: 139-162.
- IUCN. 2010. *Amazona vittata*. IUCN Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature. (Consultado: 29 octubre 2011, <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/142694/0>).
- Jack, K. & L. Fedigan. 2003. Male dominance and reproductive success in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 36, 120: 121-122.
- 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 secondary dispersal. *Anim. Behav.* 67: 771-782.
- Jones, C. 2002. A possible example of coercive mating in mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) related to sperm competition. *Neotrop. Primat.* 10: 95-96.
- Karr, J.R. 1990. Avian survival rates and extinction process on Barro Colorado Island, Panama. *Conservat. Biol.* 4: 391-397.
- Keller, L.F. & D.M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17: 230-241.
- Lacy, R.C. 1988. A report on population genetics in conservation. *Conservat. Biol.* 2: 245-247.

- Lacy, R.C., N.R. Flesness & U.S. Seal. 1989. Puerto Rican parrot *Amazona vittata* population viability analysis and recommendations. Captive Breeding Specialist Group (SSC/IUCN)/CBSG. Apple Valley, Minnesota, EEUU.
- Lacy, R.C. 1992. The effects of inbreeding on isolated populations: are minimum viable population sizes predictable? p. 277-296. In P.L. Fiedler & S.K. Jain (eds.). Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management. Chapman and Hall, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Lacy, R.C. 1994. What is Population (and Habitat) Viability Analysis? *Primate Conservat.* 14/15: 27-33.
- Lacy, R.C. 1997. Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations *J. Mammal.* 78: 320-335.
- Lacy, R.C. 2000. Considering threats to the viability of small populations using individual-based models. *Ecol. Bull.* 48: 39-51.
- Lacy, R.C., M. Borbat & J.P. Pollak. 2005. VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.50. Zoological Society, Brookfield, Illinois, EEUU.
- 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. *Environ. Manag.* 17: 745-758.
- Marsh, L.K. 2002a. The nature of fragmentation, p. 1-10. In L.K. Marsh (ed.). *Primates in fragments: ecology and conservation.* Kluwer/Plenum, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Marsh, L.K. 2002b. Wild zoos: conservation of primates in situ, p. 365-379. In L.K. Marsh (ed.). *Primates in fragments: ecology and conservation.* Kluwer/Plenum, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Matamoros, Y., G. Wong & U. Seal (eds.) 1996. Taller de evaluación de viabilidad de población y hábitat de *Saimiri oerstedii citrinellus*. Reporte Final. Grupo Especialista en Reproducción en Cautiverio (SSC/IUCN). Apple Valley, Minnesota, EEUU.
- Mathews, F. & D. Macdonald. 2001. The sustainability of the common crane (*Grus grus*) flock breeding in Norfolk: insights from simulation modelling. *Biol. Conservat.* 100: 323-333.
- 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, EEUU.
- Milton, K. 1990. Calidad dietética y regulación demográfica de una población de monos aulladores *Alouatta palliata*, p. 357-373. In E.G. Leigh, Jr., 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. Am.* 269: 70-77.
- Morris, W.F., P.L. Bloch, B.R. Hudgens, L.C. Moyle & J.R. Stinchcombe. 2002. Population viability analysis in endangered species recovery plans: past use and future improvements. *Ecol. Appl.* 12: 708-712.
- 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., K.E. Glander, F. Braza & A.B. Rylands. 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*, p. 349-453. In R.A. Mittermeier (ed.). *Ecology and behavior of neotropical primates.* World Wildlife Fund, Washington, D.C., EEUU.
- Norconk, M. & B.W. 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.K. Marsh (ed.). *Primates in fragments: ecology and conservation.* Kluwer/Plenum, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- O'Grady, J.J., B.W. Brook, D.H. Reed, J.D. Ballou, D.W. Tonkyn & R. Frankham. 2006. Realistic levels of inbreeding depression strongly affect extinction risk in wild populations. *Biol. Conservat.* 13: 42-51.
- Oli, M., N.R. Holler & M.C. Wooten. 2001. Viability analysis of endangered Gulf Coast beach mice (*Peromyscus polionotus*) populations. *Biol. Conservat.* 97: 107-118.
- Peterson, G.D., G.S. Cumming & S.R. Carpenter. 2003. Scenario Planning: a tool for conservation in an uncertain world. *Conservat. Biol.* 17: 358-366.
- Pruetz, J.D. & H.C. Leason. 2002. Survey of three primate species in forest fragments at La Suerte Biological Field Station, Costa Rica. *Neotrop. Primat.* 10: 4-9.
- Purvis, A., J.L. Gittleman, G. Cowlishaw & G.M. Mace. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proc. Roy. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 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.
- Ralls, K., J.D. Ballou & A. Templeton. 1988. Estimates of Lethal Equivalents and the cost of inbreeding in mammals. *Conservat. Biol.* 2: 185-193.
- Reed, D.H. & R. Frankham. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity *Conservat. Biol.* 17: 230-237.
- Reed, D.H., J.J. O'Grady, J.D. Ballou & R. Frankham. 2003a. The frequency and severity of catastrophic die-offs in vertebrates. *Anim. Conservat.* 6: 109-114.
- Reed, D.H., E.H. Lowe, D.A. Briscoe & R. Frankham. 2003b. Inbreeding and extinction: effects of rate of inbreeding rate. *Conservat. Genet.* 4: 405-410.
- Reid, F.A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico. Oxford University, Oxford, Reino Unido.
- 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, EEUU.
- 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.K. Marsh (ed.). *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer/Plenum, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Rudran, R. & E. Fernandez-Duque. 2003. Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela. *Int. J. Primatol.* 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 Pacifica, Cañas, Guanacaste, Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margulis. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservat. Biol.* 5: 18-32.
- Seal, U.S., J.D. Ballou & C. Padua (eds.). 1990 *Leontopithecus*: population viability workshop. Captive Breeding Specialist Group, IUCN, Apple Valley, Minnesota, EEUU.
- 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 University, Cambridge, Reino Unido.
- Sorensen, T. & L. Fedigan. 2000. Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. *Biol. Conservat.* 92: 227-240.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance 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.B. 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. Zona Tropical, San José, Costa Rica.
- Wong, G., Y. Matamoros & U. Seal (eds.). 1994. Taller de evaluación de viabilidad de población y hábitat de *Saimiri oerstedii citrinellus*. Grupo Especialista en Reproducción en Cautiverio (SSC/IUCN). Apple Valley, Minnesota, EEUU.