

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**CORREDORES DE VEGETACIÓN Y CONECTIVIDAD
DE HÁBITAT PARA EL TAPIR (*Tapirus bairdii*) EN LA
SELVA LACANDONA, CHIAPAS.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

CARLOS ERIK MUENCH SPITZER

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFREDO DAVID CUARÓN OROZCO

MÉXICO, D. F.

FEBRERO, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



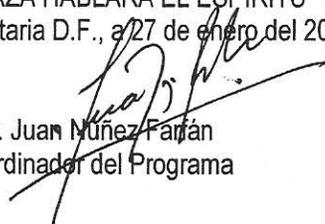
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de octubre del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **MUENCH SPITZER CARLOS ERIK**, con número de cuenta **95603702** con la tesis titulada: "**Corredores de vegetación y conectividad de hábitat para el tapir (Tapirus bairdii) en la Selva Lacandona, Chiapas**", bajo la dirección del **Dr. Alfredo David Cuarón Orozco**.

Presidente:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Vocal:	Dra. Ella Gloria Vázquez Domínguez
Secretario:	Dr. Alfredo David Cuarón Orozco
Suplente:	Dra. Julieta Benítez Malvido
Suplente:	Dr. Alejandro Velázquez Montes

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria D.F., a 27 de enero del 2006


Dr. Juan Muñoz Farrán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado gracias al apoyo económico del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental (SEMARNAT-CONACYT) dentro del proyecto SEMARNAT-2002-C01-0597, y del Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), Universidad Nacional Autónoma de México (proyecto IN208403), así como del Durrell Wildlife Conservation Trust. Agradezco también al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca recibida para la realización de los estudios de maestría.

Quiero expresar mi agradecimiento a las personas directamente involucradas en la realización de este trabajo de investigación. A Alfredo Cuarón por su apoyo en la dirección de esta tesis y por mostrar siempre entusiasmo por la construcción conjunta de las ideas que la componen. A Miguel Martínez y Alejandro Velázquez, miembros del comité tutorial, por su asesoría constante y por las ideas vertidas en las sesiones de evaluación. A Ella Vázquez y Julieta Benítez por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito final y por su amabilidad e interés en este trabajo. Agradezco a mis maestros y compañeros del Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), por ser parte de una valiosa experiencia formativa. A los miembros del laboratorio de ciencia ficción en el exilio, Paloma, José Carlos, Irene, Adriana, Elva, Emilio, Christopher, Denisse y demás cozumeleños, por su amistad y por compartir buenos (y malos) momentos.

Finalmente, mi infinita gratitud a las personas que fueron mi mayor apoyo moral y emocional en estos años de la maestría, y que, lamento informarles, tendrán que seguir siéndolo indefinidamente. A mi familia patzcuareense, Andrés, Tamara, Kuico y Paloma, por estar al pie del cañón para compartir desde discusiones teóricas y debates sociales hasta chelas, abrazos o coscorriones según fueron requeridos. A mi familia extendida, Diane, Julián, Flor, Lalo, Yankuic, Kuico, Paloma y Valentina, por el cariño que, todos sabemos, durará mientras vivamos. A mi familia nuclear, Terry, Pablo y Alex, por su amor incondicional, y por último a Rodrigo por ser la mayor fuente de alegrías en estos últimos tiempos, y a Mariana, que promete traer muchas alegrías más.

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	5
1. Corredores de vegetación y conectividad del paisaje en la Selva Lacandona	
1.1. INTRODUCCIÓN.....	10
1.2. MÉTODOS.....	13
1.2.1. Integración del SIG y descripción cuantitativa del paisaje.....	13
1.2.2. Identificación de los corredores.....	14
1.2.3. Caracterización de los corredores.....	15
1.3. RESULTADOS.....	17
1.3.1. Descripción cuantitativa del paisaje.....	17
1.3.2. Identificación de los corredores.....	19
1.3.3. Caracterización de los corredores.....	23
a.- Características físicas.....	23
b.- Características topológicas.....	25
c.- Situación espacial.....	29
1.4. DISCUSIÓN.....	31
2. Prioridad de conservación de los corredores para el mantenimiento de la conectividad de hábitat para <i>Tapirus bairdii</i> .	
2.1. INTRODUCCIÓN.....	44
2.2. MÉTODOS.....	47
2.2.1. Estructuración del problema.....	47
2.2.2. Estandarización y agregación de criterios.....	50
2.3. RESULTADOS.....	53
2.4. DISCUSIÓN.....	56
CONCLUSIONES GENERALES.....	61
LITERATURA CITADA.....	63
ANEXOS.....	69

RESUMEN

La pérdida de conectividad entre remanentes de vegetación nativa es una de las mayores amenazas que enfrenta la fauna silvestre en nuestros días. El establecimiento o mantenimiento de corredores biológicos puede aumentar el intercambio de individuos entre parches de hábitat, y favorecer así la persistencia de las especies a nivel local y regional. La Selva Lacandona, Chiapas, es el mayor reducto de bosque tropical perennifolio en Norteamérica, y es un área prioritaria para la conservación en México. Existe interés internacional para promover el mantenimiento y reestablecimiento de corredores en la región.

En el presente estudio caractericé el estado de la conectividad del paisaje en tres zonas de la Selva Lacandona. Desarrollé un método de fácil aplicación que permite describir paisajes poco modificados de acuerdo al modelo parche-corredor-matriz de la ecología del paisaje utilizando criterios objetivos. Este método permite detectar la escala pertinente para describir la conectividad del paisaje para una especie determinada, dado que este es un atributo especie-específico, e identificar los corredores responsables del mantenimiento de esta conectividad. Utilicé, para ilustrar la aplicación del método, al tapir mesoamericano (*Tapirus bairdii*), un mamífero con requerimientos espaciales extensos y tamaño corporal grande, que presenta densidades poblacionales naturalmente bajas. Estas características de historia de vida hacen que la especie seleccionada sea muy sensible a la fragmentación del hábitat. El tapir está restringido a los tipos de vegetación nativos, por lo que la descripción del paisaje presentada en este trabajo constituye también una descripción de la vegetación nativa remanente en la región.

Tras identificar los corredores, realicé una caracterización geográfica y topológica de estos elementos del paisaje. Construí, además, una clasificación de los corredores de acuerdo con la posición que guardan dentro de la red de hábitat de la que forman parte. Esta información puede ser usada para estimar la funcionalidad de los corredores identificados como conducto para organismos. En el presente estudio, estimé la importancia de cada corredor para la conservación

del tapir mesoamericano. Integré la información generada mediante la caracterización de los corredores, usando un método multicriterio de soporte a las decisiones, para generar un orden de prioridad de conservación de los corredores identificados. Esta estimación se basa en una serie de supuestos ecológicos sustentados en la teoría existente sobre corredores biológicos y en información bibliográfica sobre la historia natural de la especie.

El enfoque metodológico y los resultados de este trabajo son útiles para planear el manejo del paisaje, dirigiendo los esfuerzos a áreas prioritarias para el mantenimiento de redes interconectadas de vegetación nativa, y maximizar así los beneficios para la conservación de la diversidad biológica.

ABSTRACT

The isolation of habitat patches is a major threat for wildlife. The establishment or maintenance of landscape linkages or wildlife corridors is a common conservation strategy, aimed to increase the exchange of individuals between habitat patches, and thus favor the persistence of species at a local as well as regional scale. The Selva Lacandona, Chiapas, is the largest tropical rain forest remnant in North America, and is considered a priority area for conservation. There is international interest for promoting the establishment and maintenance of corridors in this region.

In this study, I characterized the status of landscape connectivity in three zones of the Selva Lacandona. I developed a method for describing slightly modified landscapes in terms of the patch-corridor-matrix model of landscape ecology. This method considers explicitly the spatial perception properties of a given species, such as its spatial requirements and habitat preferences, in order to identify the critical landscape linkages responsible for the maintenance of the connectivity of its habitat. To illustrate the implementation of this method, I used the Mesoamerican tapir (*Tapirus bairdii*) as a target species. Certain life history traits of this mammal, such as its great spatial requirements and the low densities in which it naturally occurs, make it highly sensitive to the fragmentation of its habitat. The critical linkages in tapir habitat are also the critical landscape linkages maintaining the connectivity of native vegetation in the Selva Lacandona, since this mammal is practically restricted to native land cover types.

Once identified, I characterized these landscape linkages in terms of a group of geographical and topological variables. I also constructed a classification system for the linkages in terms of their spatial position in the regional habitat network. This information can be used to estimate the functionality of the linkages as a conduct for organisms. In this study, I used a simple multicriteria decision aiding method to obtain a ranking of the previously identified linkages according to their potential contribution to the conservation of the tapir in the Selva Lacandona. The obtained ranking is based on different assumptions supported by the available

information about the natural history of the tapir, as well as on the existing theory about wildlife corridor functionality.

The methodological approach and results obtained are useful for landscape management planning, allowing for the focalization of conservation efforts in the critical places that maintain the connectivity of native vegetation networks, thus maximizing biodiversity conservation benefits.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La acelerada tasa de deforestación que se registra en los bosques tropicales mesoamericanos constituye una gran amenaza a la fauna silvestre nativa de la región (Cuarón 2000). Los efectos deletéreos de este proceso sobre las especies animales se deben a tres causas principales: la pérdida de hábitat, la reducción en el tamaño de los parches de hábitat y el aislamiento geográfico de éstos remanentes (Wilcox y Murphy 1985, Andrén 1994). La pérdida de conectividad entre remanentes de vegetación nativa requiere especial atención, pues es una de las mayores amenazas que enfrenta la fauna silvestre en nuestros días (Harris 1984, Wilcox y Murphy 1985).

Entre los efectos deletéreos de la pérdida de conectividad del hábitat sobre la fauna se pueden mencionar (Harris 1984, Soulé 1987): una reducción en los tamaños poblacionales de muchas especies en los remanentes, un reducido acceso a los recursos esenciales de la especie, procesos de deterioro genético por deriva génica o depresión por endogamia, y una mayor susceptibilidad a catástrofes o variaciones estocásticas en las condiciones ambientales o en la demografía de la población. Los paisajes fragmentados son más susceptibles a la ocurrencia de invasiones biológicas (Laurance et al. 2002), que pueden significar una presión extra para las especies nativas por exclusión competitiva o modificación de las condiciones ambientales (Baskin 2002). Un paisaje fragmentado presenta, además, alteraciones micro-climáticas, especialmente en los bordes de cada remanente de vegetación nativa, así como cambios en los patrones de flujo de viento y agua (Laurance et al. 2002), que pueden representar riesgos adicionales para las especies nativas.

Por estas razones, el mantenimiento de la conectividad de hábitat se considera una actividad prioritaria para la conservación de las especies (Fahrig y Merriam 1994). Esto es universalmente aceptado por los biólogos de la conservación, aún cuando no existe un consenso en cuanto a las estrategias que

permitan alcanzar este objetivo. La estrategia más discutida es la de los corredores de vida silvestre (Simberloff y Cox 1987, Hobbs 1992, Rosenberg et. al. 1997, Beier y Noss 1998, Haddad et. al. 2000, Noss y Beier 2000), definidos como elementos lineales del paisaje que conectan dos o más parches de hábitat que han estado conectados en tiempo histórico y funcionan como un conducto para organismos (Soulé y Gilpin 1991).

Los corredores de vida silvestre representan una serie de ventajas en términos demográficos y genéticos mediante el mantenimiento de la conectividad del hábitat. El aumento en el intercambio de individuos entre poblaciones puede incrementar la persistencia de las poblaciones a nivel local y regional (Fahrig y Merriam 1994). Al aumentar las tasas de inmigración, los corredores pueden favorecer el incremento de la abundancia y la riqueza de especies en los parches que conectan, reducir la probabilidad de extinción local y permitir la recolonización de parches de hábitat favorable donde la especie ha desaparecido (Brown y Kodric-Brown 1977). Sin embargo, se han planteado también desventajas potenciales de esta estrategia de conservación, tales como la dispersión acelerada de enfermedades, plagas y especies invasoras (Simberloff y Cox 1987), o la posibilidad de que los corredores actúen como sumideros poblacionales por presentar altas tasas de mortalidad (Soulé y Gilpin 1991). La polémica sobre los corredores de vida silvestre se centra en la falta de evidencia adecuada sobre su efectividad (Rosenberg et al. 1997, Beier y Noss 1998). Aún cuando el diseño de experimentos robustos que demuestren los efectos poblacionales de los corredores de vida silvestre es complicado (Nicholls y Margules 1991), puede demostrarse la efectividad de corredores particulares para especies focales determinadas (Beier y Noss 1998).

El término de conectividad es utilizado, desde una perspectiva puramente geográfica o estructural, como una medida de continuidad de los elementos de un paisaje (Forman y Godron 1986). Sin embargo, un elemento del paisaje puede constituir un parche de hábitat para una especie y una barrera para otra. El

concepto funcional de conectividad del paisaje se refiere a la interacción de los atributos de la especie y la estructura del paisaje en la determinación del movimiento de los organismos entre parches de hábitat (Merriam 1984). Se consideran explícitamente las respuestas conductuales de las especies a los elementos del paisaje. La conectividad del paisaje, además, es un atributo que depende de la escala espacial a la que se mide.

La Selva Lacandona es el mayor reducto de bosque tropical perennifolio en Norteamérica. Posee una alta diversidad biológica, un creciente desarrollo agropecuario y una compleja problemática socioambiental, por lo que ha sido identificada como un área prioritaria para la conservación en México (Arriaga et al. 2000). Esta región ha sufrido un progresivo proceso de deforestación en las últimas décadas, de manera que se observan áreas con diferente proporción de cobertura de vegetación nativa (Cuarón 1997a). Existe interés internacional para promover el mantenimiento y reestablecimiento de corredores en la región. En este sentido, uno de los proyectos más grandes y ambiciosos que se realiza actualmente en el sureste del país, es el Corredor Biológico Mesoamericano (Global Environment Facility 2000). La Selva Lacandona tiene una posición estratégica, crítica para la conectividad de la Selva Maya (Cuarón 1997a), y es considerada un área prioritaria dentro de ese proyecto (Global Environment Facility 2000). Sin embargo, no existe información sobre los factores involucrados en la funcionalidad de los corredores que se pretende proteger.

El objetivo del presente estudio fue caracterizar el estado de la conectividad del paisaje en tres zonas de la Selva Lacandona, Chiapas, identificando los corredores de vegetación responsables de su mantenimiento y estimando el valor de estos elementos del paisaje para la conservación del tapir mesoamericano (*Tapirus bairdii*). Con este fin, analicé el componente estructural de la conectividad paisajística del área de estudio. Integré un sistema de información geográfica para el área de estudio y realicé análisis espaciales para identificar y caracterizar los elementos del paisaje que mantienen la conectividad estructural de la vegetación

nativa en la región. El método que presento permite describir la conectividad del paisaje de acuerdo con la escala de percepción de una especie determinada, dado que este es un atributo especie-específico, e identificar los corredores responsables del mantenimiento de esta conectividad. Para ilustrar el método propuesto, utilicé a un mamífero de requerimientos espaciales extensos y tamaño corporal grande, que presenta densidades poblacionales naturalmente bajas: el tapir mesoamericano. De acuerdo con Soulé (1991), las especies que reúnen estas características son las más sensibles a la fragmentación de su hábitat.

El método presentado también permite estimar la importancia de los corredores identificados para la conservación de la fauna nativa. En este estudio, estimé la importancia de cada corredor en el mantenimiento de la conectividad de hábitat para el tapir, integrando la información generada mediante la caracterización de los corredores. Esta estimación se basa en una serie de supuestos ecológicos sustentados en la teoría existente sobre corredores biológicos y en información bibliográfica sobre la historia natural de la especie.

Objetivos

Objetivo general:

Caracterizar la conectividad estructural del paisaje en la Selva Lacandona y estimar el papel de los corredores de vegetación en el mantenimiento de la conectividad de hábitat para el tapir mesoamericano.

Objetivos particulares:

1. Caracterizar el estado de la conectividad estructural del paisaje en tres zonas de la Selva Lacandona, Chiapas.
2. Identificar los elementos del paisaje (corredores) claves en el mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa en las zonas de estudio.
3. Estimar la importancia de cada corredor de vegetación identificado para la conservación del tapir mesoamericano.

Esta tesis esta compuesta por la presente introducción general, dos capítulos con el cuerpo principal de la tesis y un apartado final de conclusiones generales. En el primer capítulo presento una descripción general de la conectividad del paisaje en las tres zonas de estudio, y desarrollo el procedimiento de identificación y caracterización de los corredores involucrados en el mantenimiento de la conectividad de hábitat para el tapir, cumpliendo con los primeros dos objetivos particulares. El segundo capítulo constituye una integración de los resultados de la caracterización para generar un orden de prioridad de conservación de los corredores de acuerdo con las necesidades de la especie focal, el tapir mesoamericano.

1. CORREDORES DE VEGETACIÓN Y CONECTIVIDAD DEL PAISAJE EN LA SELVA LACANDONA

1.1. INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas ha tenido lugar una convergencia entre la ecología animal y la ecología del paisaje (Lidicker 1995). Las teorías de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967) y de metapoblaciones (Levins 1969) acercaron a los zoólogos y ecólogos a la espacialización de los procesos naturales.

La ecología del paisaje se desarrolló fuertemente en Europa central, logrando una construcción teórica sólida y una metodología de descripción de los paisajes precisa y eficiente para la representación espacial de procesos naturales de diversa índole (Naveh 1982, Naveh y Lieberman 1984). De esta escuela procede el concepto de paisaje, y la definición estricta de las unidades de paisaje como segmentos del terreno que comparten características climáticas, edafológicas, geológicas, topográficas y de vegetación, aunque el énfasis en cuanto a la definición de los límites entre unidades recae en las primeras cuatro características. La escuela norteamericana del paisaje, cuyo origen está ligado a los autores centroeuropeos, se aleja de esta noción original poniendo el énfasis en la cobertura del terreno como elemento definitorio de las unidades del paisaje (Forman y Godron 1986). De esta escuela proviene el modelo parche-corredor-matriz, que describe los paisajes como un conjunto de parches de determinada cobertura vegetal, embebidos en una matriz constituida por el tipo de cobertura dominante. Los parches pueden estar conectados por elementos lineales de cobertura similar, llamados corredores (Forman y Godron 1986).

Buena parte de la literatura actual surgida de la ecología animal que pretende introducir una perspectiva de paisaje está basada en la escuela norteamericana del paisaje y particularmente en el modelo parche-corredor-matriz. La gran mayoría de estos trabajos, sin embargo, se han realizado en zonas

templadas que presentan un alto grado de modificación antropogénica. La topología de estos paisajes suele ser notoriamente geométrica, con los parches y corredores claramente definidos y distinguibles de la matriz antropogénica. En paisajes con un nivel menor de modificación antropogénica, por otro lado, es común encontrar rodales de vegetación nativa con formas irregulares que asemejan una amiba. Estos “parches ameboideos” suelen presentar angostamientos, penínsulas y otras irregularidades que dificultan la descripción del paisaje en términos del modelo parche-corredor-matriz, pues el establecimiento de límites claros entre parches y corredores no es trivial. De esta manera, uno se encuentra ante preguntas como: ¿qué constituye un corredor y qué un angostamiento del parche? ¿Esto es una península de hábitat o un corredor que conduce a un parche pequeño?

La conectividad es un atributo de los paisajes que varía de acuerdo con la escala de percepción y las respuestas conductuales de cada especie (Merriam 1984), y la definición de los corredores depende de este atributo. Por lo tanto, para realizar una descripción de la conectividad de un paisaje e identificar los puntos clave en el mantenimiento de dicha conectividad, es necesario tener en mente a una especie particular, y considerar algunos atributos ecológicos y de historia de vida que ayuden a tener un acercamiento a su escala de percepción del espacio. Estos atributos se relacionan, por un lado, con las necesidades de hábitat, la especificidad de hábitat y sus patrones de uso, y por otro lado con los hábitos de movimiento de la especie (tamaño del ámbito hogareño, territorialidad, gremio trófico, etc).

Lambeck (1997) propone una estrategia de conservación dirigida a un subconjunto de especies focales, cada una de las cuales representaría a un número mayor de especies que enfrentan una presión común. Para el caso concreto del mantenimiento de la conectividad del paisaje mediante corredores biológicos, Soulé (1991) enfatiza que los esfuerzos deben dirigirse especialmente a las especies más sensibles a la fragmentación de su hábitat. Estas especies

suelen ser vertebrados de gran tamaño corporal, con amplios requerimientos de espacio y densidades poblacionales bajas (Soulé 1991).

En el presente capítulo presento un método de fácil aplicación que permite describir paisajes con un bajo nivel de modificación antropogénica en los términos del modelo parche-corredor-matriz de la ecología del paisaje utilizando criterios objetivos. Este método permite detectar la escala geográfica pertinente para describir la conectividad de un paisaje para una especie determinada, así como identificar los elementos del paisaje claves en el mantenimiento de ésta conectividad (a los que me referiré en adelante como corredores, aún cuando su forma no se ajuste a los criterios tradicionales de linealidad). Una vez identificados los corredores, su caracterización se convierte en un proceso sencillo con ayuda de un sistema de información geográfica, de tal manera que se puede obtener información importante para el manejo de estas áreas con miras a mantener la conectividad del paisaje completo.

Para ejemplificar la aplicación del método propuesto, en este trabajo utilizo al tapir mesoamericano. Esta especie está amenazada en México, como en todo su rango de distribución (Matola et al. 1997). Figura en la categoría de “en peligro” en la NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT 2002), y aparece como “vulnerable” en la lista roja de la UICN (UICN 2003). El tapir ocurre en áreas bien conservadas, aunque utiliza la vegetación secundaria cuando la matriz dominante esta constituida por vegetación primaria (Muench 2001). El tapir ocurre en densidades naturalmente bajas, debido a las necesidades de espacio impuestas por su gran tamaño corporal y la estructura social que presenta, con hábitos solitarios y parcialmente territoriales. Además de ser un organismo altamente sensible a la perturbación humana (Carrillo et al. 2000), la conservación de su hábitat beneficiaría a otras especies que enfrentan presiones similares. En este sentido, el tapir es un excelente candidato para funcionar como especie focal para un programa de conservación dirigido al mantenimiento de la conectividad del paisaje.

1.2. MÉTODOS

1.2.1. Integración del SIG y descripción cuantitativa del paisaje.

Integré un sistema de información geográfica (SIG) básico de la región Selva Lacandona con los siguientes insumos cartográficos: 1) Mapa de cobertura vegetal y uso del suelo, 1:250,000 (INF, 2000); 2) Mapa de unidades de relieve, 1:250,000 (Instituto de Geografía, UNAM); 3) Mapa de carreteras, 1:250,000 (INEGI); 4) Mapa de poblaciones, 1:250,000 (INEGI).

Utilicé el programa de cómputo ILWIS 3.1 para la integración del SIG y el análisis espacial. Definí unidades territoriales homogéneas en cuanto a tipo de vegetación y relieve, a las que me refiero en adelante como unidades ambientales (UA), aún cuando no consideran otras variables ambientales importantes en la descripción de los paisajes, tales como el tipo de suelo o el clima.

Tras una inspección visual preeliminar, identifiqué zonas homogéneas en cuanto a la proporción de cobertura vegetal nativa. Seleccioné tres zonas de estudio dentro de la Selva Lacandona: La subregión de Marqués de Comillas, que presenta una alta proporción de coberturas antropogénicas, pero mantiene áreas extensas con vegetación nativa; y, dos áreas en los extremos sur y noreste de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (RBMA), en los puntos de mayor conectividad estructural con otras áreas conservadas de la región (Cuarón 1997a). La zona al noreste de la RBMA está centrada en la sierra La Cojolita, y la zona al sur se centra en la localidad de El Ixcán.

Posteriormente, utilicé estadísticas espaciales para evaluar la conectividad estructural de la vegetación nativa en las tres zonas seleccionadas. Determiné el porcentaje de la superficie cubierta por vegetación nativa en cada zona de estudio, así como el número y el área de los parches formados por estos tipos de cobertura.

1.2.2. Identificación de los corredores.

A partir de un mapa de cobertura vegetal y uso del suelo de la región (INF, 2000), realicé una reclasificación gruesa de las categorías de cobertura para distinguir entre las coberturas vegetales nativas y las antropogénicas. Este mapa reclasificado permite definir a grandes rasgos el hábitat potencial de la especie focal. Para identificar los puntos clave en el mantenimiento de la conectividad estructural del paisaje es necesario definir en este mapa límites claros entre los parches de hábitat y los corredores que los unen. Para este fin, utilicé la función de *buffer* disponible en el programa utilizado. Esta función selecciona los píxeles ubicados a menos de una distancia determinada de un elemento lineal del mapa. Calculé distintos *buffers* a distancias regulares de 100 metros dentro de la red de hábitat potencial, desde 100 hasta 3500 metros. Así, obtuve mapas representando 3 clases de cobertura: hábitat a menos de X m del borde, hábitat de interior y no hábitat. En estos mapas es posible aplicar criterios objetivos para distinguir entre los elementos del paisaje definidos por el modelo parche-corredor-matriz de ecología del paisaje (Forman y Godron 1986). En este estudio, definí un parche de hábitat como cualquier polígono cerrado de hábitat que incluya al menos un píxel de hábitat de interior. Así, los corredores se definen como polígonos cerrados de hábitat a menos de X m de distancia del borde y a más de X m de un píxel de hábitat de interior, y que conectan dos o más parches de hábitat.

Calculé estadísticas espaciales básicas (número de parches, tamaño promedio de los parches, número de parches por clase de tamaño) de cada uno de estos mapas para seleccionar el que mejor describe la estructura del paisaje de acuerdo con las necesidades espaciales del tapir (Ver sección 1.3.2 de resultados). Aplicando las definiciones de parche y corredor expuestas arriba al mapa seleccionado, es posible establecer límites claros entre estos elementos del paisaje y generar un mapa que los describa. Este mapa se generó creando una mapa nuevo en formato *raster* y editándolo manualmente para darle valor 1 a los corredores y valor 0 al resto del área de estudio.

1.2.3. Caracterización de los corredores.

El mapa resultante del procedimiento anterior permite una fácil caracterización de los corredores identificados mediante operaciones sencillas en un sistema de información geográfica, tales como cruzamientos de mapas, cálculo de distancias, cálculo de áreas y medición de segmentos. Además, facilita la interpretación visual de la estructura del paisaje en el área de estudio.

La descripción de los corredores a partir de sus características físicas se convierte así en una operación rutinaria en cualquier programa de cómputo para manejar información geográfica. Realicé cruzamientos del mapa que define a los corredores con la información contenida en el SIG previamente integrado. Determiné así las unidades ambientales representadas en cada corredor y la cobertura del terreno existente en las áreas antropogénicas que lo delimitan. Posteriormente calculé la distancia de cada corredor al camino y asentamiento humano más cercanos.

En la caracterización de los corredores consideré también atributos relacionados con la forma, variables que en este trabajo agrupo como características topológicas. De acuerdo con la teoría ecológica existente al respecto, estos atributos son de gran importancia para la funcionalidad de los corredores biológicos (Soulé y Gilpin 1991). Describí cada corredor desde una perspectiva topológica obteniendo información para las siguientes variables:

-Área del corredor.

-Área de los parches conectados.

-Longitud de borde. Para la medición de la longitud de borde de los corredores consideré sólo los bordes reales con otros tipos de cobertura, excluyendo los límites imaginarios corredor-parche (Fig. 1.1).

-Relación área/borde.

-*Largo del corredor.* Definí el largo del corredor como la distancia entre los parches unidos por el corredor, sin importar el eje principal del corredor, de manera que pueden ocurrir corredores más anchos que largos (Fig. 1.1).

-*Ancho promedio y mínimo del corredor.* Calculé el ancho promedio de cada corredor a partir de la medición de 10 líneas perpendiculares a su eje longitudinal, distribuidas a distancias regulares sobre el mismo. El ancho mínimo fue la menor de estas medidas (Fig. 1.1).

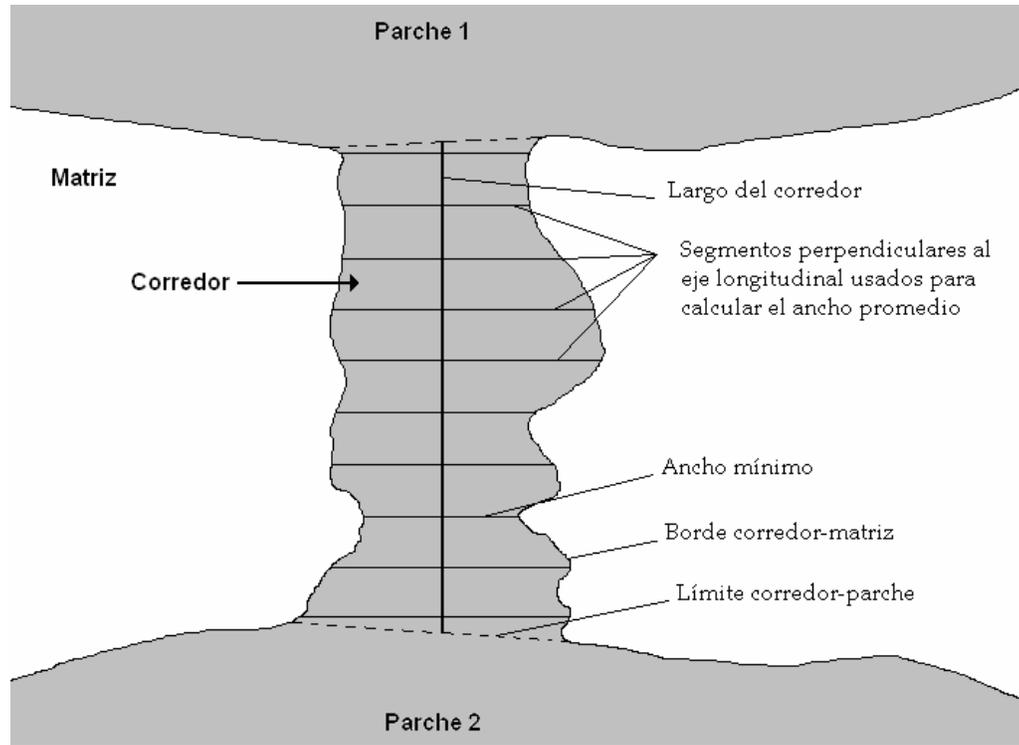


Figura 1.1. Representación esquemática de las mediciones realizadas para obtener algunas de las variables topológicas consideradas en la caracterización de los corredores.

Caractericé la situación espacial de cada corredor identificado respecto a la red de hábitat en la que se encuentra, dado que la funcionalidad de un corredor depende de su entorno. Tras inspeccionar los mapas de parches y corredores de las zonas de estudio, clasifiqué los corredores en seis categorías de arreglo espacial, basándome en la configuración de la red de hábitat y la situación del corredor dentro de ella. Las categorías corresponden a las configuraciones encontradas en el área de estudio, por lo que se describen en la sección de resultados.

1.3. RESULTADOS

1.3.1. Descripción cuantitativa del paisaje.

Las tres zonas analizadas conservan un alto porcentaje de su superficie cubierta por vegetación nativa, que va desde un 44% en la zona de Marqués de Comillas, 66% en la zona de la sierra de La Cojolita, hasta un 82% de la superficie en la zona de El Ixcán (Cuadro 1).

La conectividad estructural de la vegetación nativa es alta para las tres zonas: en La Cojolita y El Ixcán ocurre percolación de las coberturas nativas; esto es, un solo parche de vegetación nativa alcanza los límites de las zonas sometidas a análisis, constituyendo la matriz. La fragmentación en estas zonas es mínima. A la escala de análisis pueden distinguirse 10 fragmentos aislados de vegetación nativa en la zona de La Cojolita, que cubren poco más de un 2% de la superficie de la zona y cerca del 4% de la superficie cubierta por vegetación nativa. Estos fragmentos tienen áreas de entre 5 y 787 ha ($\bar{x} = 210.35$ ha; $DE = 247.89$ ha) (Fig. 1.2). En la zona de El Ixcán se distingue un solo fragmento aislado, con 96 ha de superficie, lo que constituye un 0.45% de la vegetación nativa en la zona.

En la zona de Marqués de Comillas la matriz esta constituida por las coberturas de origen antrópico, dado que éstas ocupan un porcentaje mayoritario de la superficie de la región (56%). La deforestación en esta región está asociada a las vías de acceso históricas: los ríos Lacantún y Usumacinta, y más tarde las carreteras fronteriza del sur y ribereña y sus ramales. De este modo, en los bordes externos de la región ha ocurrido un proceso acelerado de cambio de uso del suelo. Sin embargo, es notable que la mayoría de la vegetación nativa remanente (87%) permanece interconectada en dos grandes redes de vegetación, con superficies de 57,359 y 17,787 ha, ubicadas hacia el centro de la región. El restante 13% de la vegetación nativa se encuentra en 26 fragmentos aislados con superficies de entre 32 y 2,629 ha ($\bar{x} = 449.93$ ha; $DE = 559.69$ ha) (Fig. 1.3).

Cuadro 1. Áreas y porcentajes de la superficie con vegetación nativa en fragmentos aislados y redes conectadas en las tres zonas analizadas.

	Área (ha)	Porcentaje de la superficie total	Porcentaje de la superficie con vegetación nativa
Marqués de Comillas			
Coberturas antrópicas	108428	55.5	
Vegetación nativa	86844	44.4	
Fragmentos aislados	11698	5.9	13.4
Redes conectadas	75145	38.4	86.5
Total	195272	100	
La Cojolita			
Coberturas antrópicas	29319	34.4	
Vegetación nativa	55831	65.5	
Fragmentos aislados	2103	2.4	3.7
Redes conectadas	53727	63.1	96.2
Total	85150	100	
El Ixcán			
Coberturas antrópicas	4542	17.6	
Vegetación nativa	21273	82.4	
Fragmentos aislados	96	0.3	0.4
Redes conectadas	21177	82	99.5
Total	25816	100	

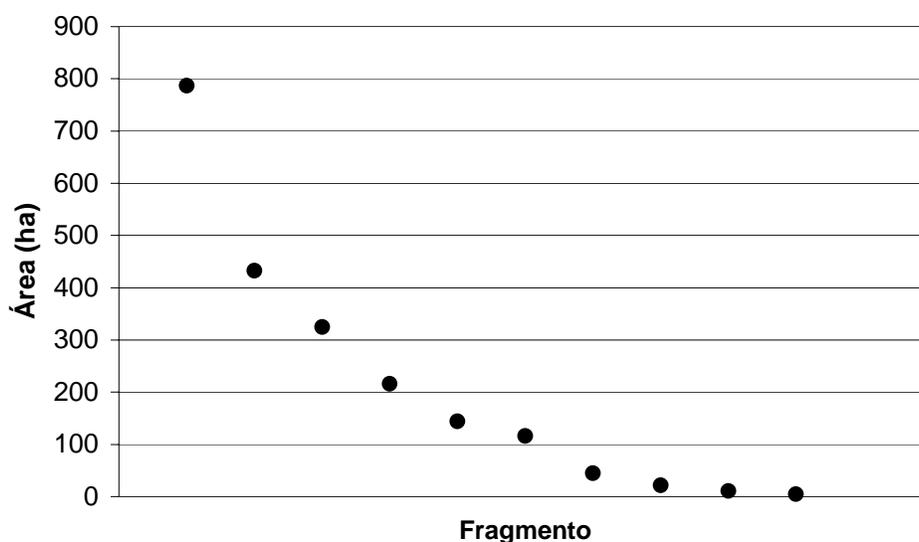


Figura 1.2. Distribución de tamaños de los 10 fragmentos aislados en la zona de la La Cojolita

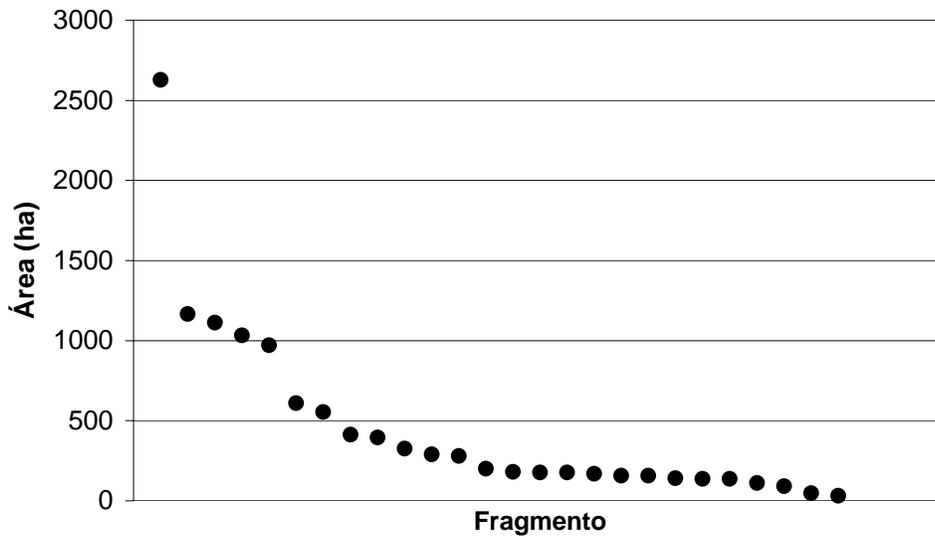


Figura 1.3. Distribución de tamaños de los 26 fragmentos aislados en la región de Marqués de Comillas.

1.3.2. Identificación de los corredores.

La reducción iterativa de la superficie de las redes de hábitat potencial realizada por medio de *buffers* permite identificar la escala más pertinente para descomponer estas redes en los elementos paisajísticos definidos por el modelo parche-corredor-matriz. Utilizando las definiciones de parche y corredor expuestas en la sección de métodos, este procedimiento identifica inicialmente corredores que conectan la red principal con parches periféricos de área pequeña. En las iteraciones sucesivas se identifican corredores que conectan parches de gran tamaño, de manera que la red queda descompuesta en una serie de parches y corredores.

Para seleccionar el *buffer* indicado para describir el paisaje deben considerarse las necesidades espaciales de la especie focal. En el presente estudio seleccioné el *buffer* de 600 m para maximizar dos variables: (1) el área promedio de los parches de hábitat, y (2) el número de parches de hábitat de 200 ha o más (Fig. 1.4). Establecí el valor de 200 ha por ser el área calculada como ámbito hogareño de la especie focal en la zona de estudio (Naranjo 2002). Así, el

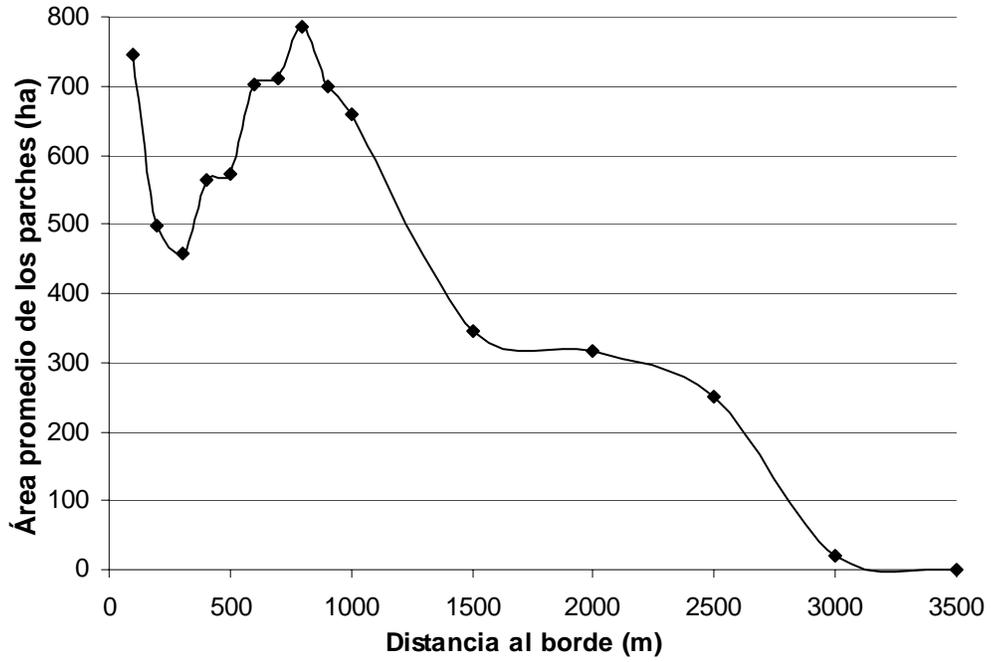
mapa seleccionado permite identificar los píxeles de hábitat potencial que mantienen la conectividad entre los parches con área suficiente para ser ocupados por un tapir.

Con este procedimiento identifiqué 38 corredores de vegetación responsables del mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa en las tres zonas estudiadas. Veintiocho de estos elementos del paisaje mantienen la conectividad de las dos grandes redes de vegetación nativa identificadas en Marqués de Comillas (Fig. 1.5). Con un área acumulada de 4,234 ha, lo que representa un 5% de la vegetación nativa y un 2% de la superficie total de la región, estos elementos mantienen conectada un área de 75,145 ha (86% de la vegetación nativa remanente y 38% de la superficie total).

En la zona de El Ixcán identifiqué 6 corredores de vegetación, cuyas superficies suman 608 ha. Estos corredores conectan a la RBMA con otros parches de vegetación nativa, y, mediante estos parches, mantienen una conexión indirecta de la Selva Lacandona con la vegetación nativa remanente en la sierra de Los Cuchumatanes, en Guatemala (Fig. 1.6).

En la zona de la sierra de La Cojolita identifiqué 4 corredores de vegetación, uno de ellos no colindante con coberturas antrópicas, sino con el río Usumacinta, ubicado en la omega que este río sigue en la zona de Yaxchilán. En esta zona de estudio incluí arbitrariamente dos corredores más (39 y 40, ver Anexo 1), los cuales son identificados en los mapas generados por *buffers* mayores al de 600 m, es decir, son corredores a mayor escala (Fig. 1.7). Estos dos corredores son claves en el mantenimiento de la conectividad de la vegetación nativa a nivel regional, aunque para la especie focal bien podrían representar parches de hábitat en sí mismos. El área de los 6 corredores suma 3,671 ha.

a)



b)

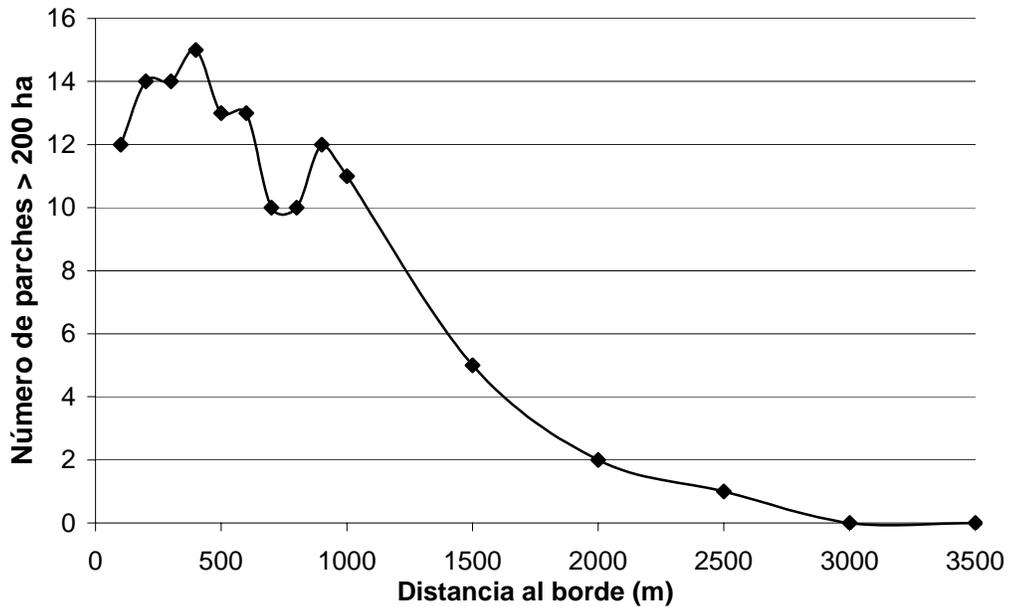


Figura 1.4. Variación de las medidas descriptivas de la estructura del paisaje con los distintos *buffers* calculados (100 a 3,500 m a partir del borde). El *buffer* seleccionado maximiza a) El área promedio de los parches, y b) El número de parches de 200 ha o más.

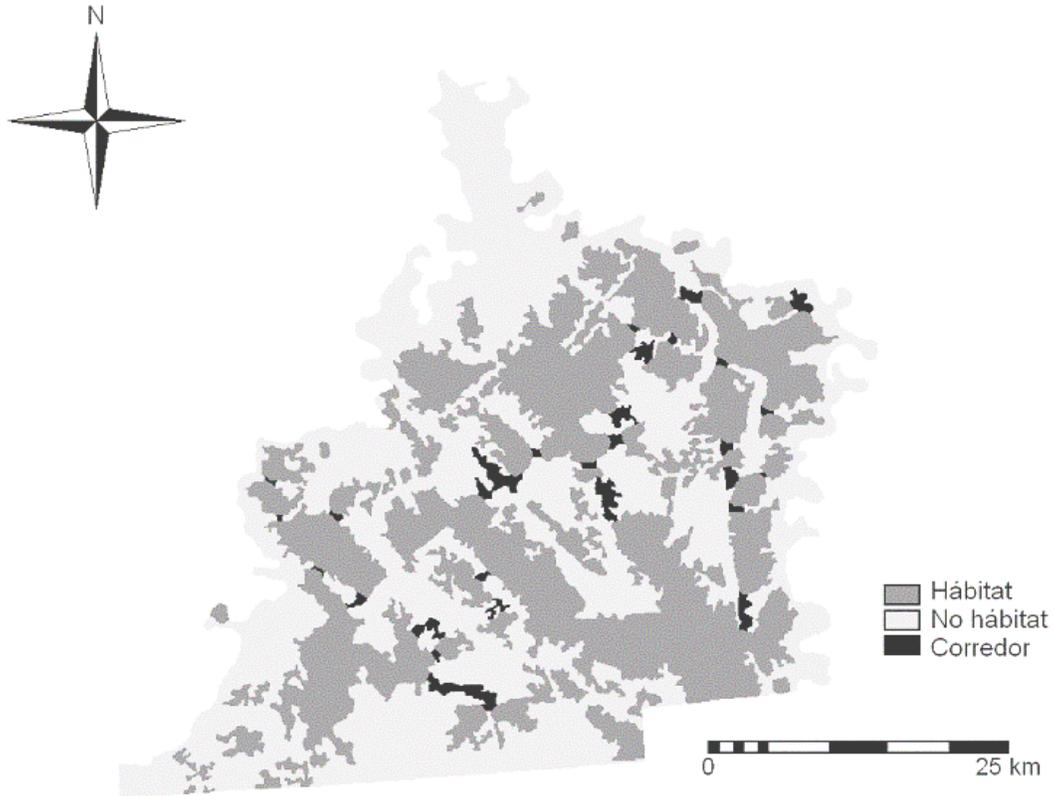


Figura 1.5. Mapa de cobertura del terreno de la zona de Marqués de Comillas, mostrando el hábitat del tapir descompuesto en los elementos del modelo parche-corredor-matriz.

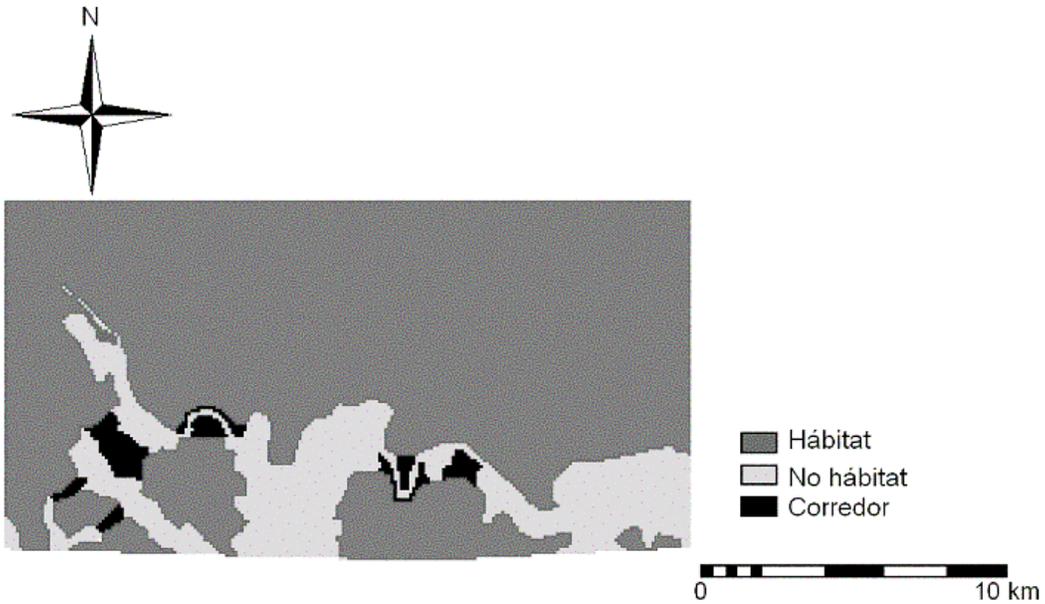


Figura 1.6. Mapa de cobertura del terreno de la zona de El Ixcán, mostrando el hábitat del tapir descompuesto en los elementos del modelo parche-corredor-matriz.

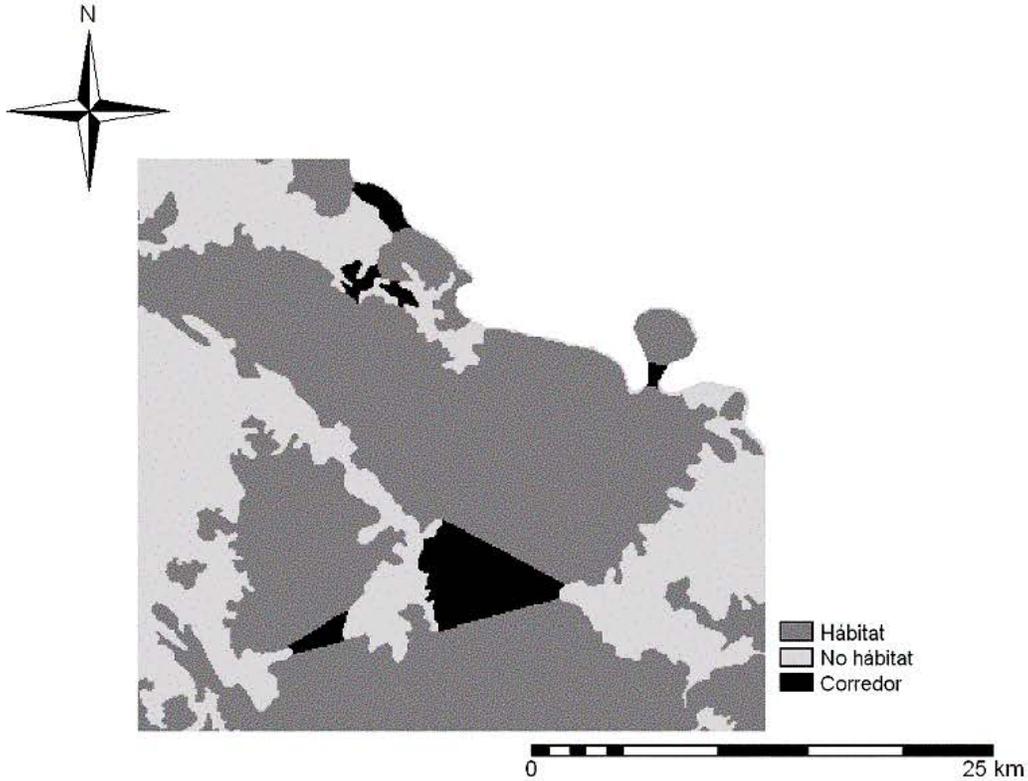


Figura 1.7. Mapa de cobertura del terreno de la zona de La Cojolita, mostrando el hábitat del tapir descompuesto en los elementos del modelo parche-corredor-matriz.

1.3.3. Caracterización de los corredores.

Características físicas.

De los cuarenta corredores identificados, 31 están compuestos por una sola unidad ambiental y 9 están compuestos por dos unidades ambientales distintas. Las unidades ambientales (UA) que ocurren en los corredores identificados son las siguientes:

Selva perennifolia en llanura.- Esta UA es dominante en 16 de los corredores identificados, todos ellos en la región de Marqués de Comillas. En dos de estos corredores (12 y 21) ocurre también la selva perennifolia en lomerío como UA secundaria.

Selva perennifolia en lomerío.- Esta UA domina en 14 corredores, 9 de ellos en Marqués de Comillas, 3 en la zona de El Ixcán y 2 más en la zona de La Cojolita. En dos de estos corredores (11 y 36), ocurren como UA secundarias la selva perennifolia en llanura y la selva perennifolia en lomerío cárstico.

Selva perennifolia en lomerío cárstico.- Esta UA es dominante en 6 corredores, 3 ubicados en la zona de El Ixcán y 3 en la zona de La Cojolita. En tres de ellos (29, 39 y 40) ocurren como UA secundaria la selva perennifolia en lomerío y la selva subperennifolia en lomerío cárstico.

Selva subperennifolia en llanura.- Ocurre en dos corredores en la región de Marqués de Comillas

Selva subperennifolia en lomerío cárstico.- Esta UA es dominante en un corredor en la zona de La Cojolita, en el cual ocurre también la selva subperennifolia en llanura como UA secundaria

Popal-tular en llanura.- Esta UA ocurre como dominante en un corredor en Marqués de Comillas, en el que la selva perennifolia en llanura es la unidad secundaria.

En su mayoría, los corredores colindan con un solo tipo de cobertura del terreno. Veinticinco corredores atraviesan una matriz de pastizal, y 14 colindan con dos tipos de cobertura del terreno distintos, uno de los cuales es casi siempre pastizal. Los otros tipos de cobertura del terreno colindantes con estos corredores son agricultura y acahual. Un corredor colinda en un lado con el río Usumacinta y en el otro con acahual, y un corredor más colinda con este mismo río en ambos lados.

La distancia de los corredores al camino más cercano varía desde los 0 m (corredores que son atravesados por una carretera) hasta los 12 km. En el caso

de los pueblos las distancias van desde los 0 m hasta los 9 km. No se aprecia una correspondencia entre estas dos variables (ver Figura 1.8).

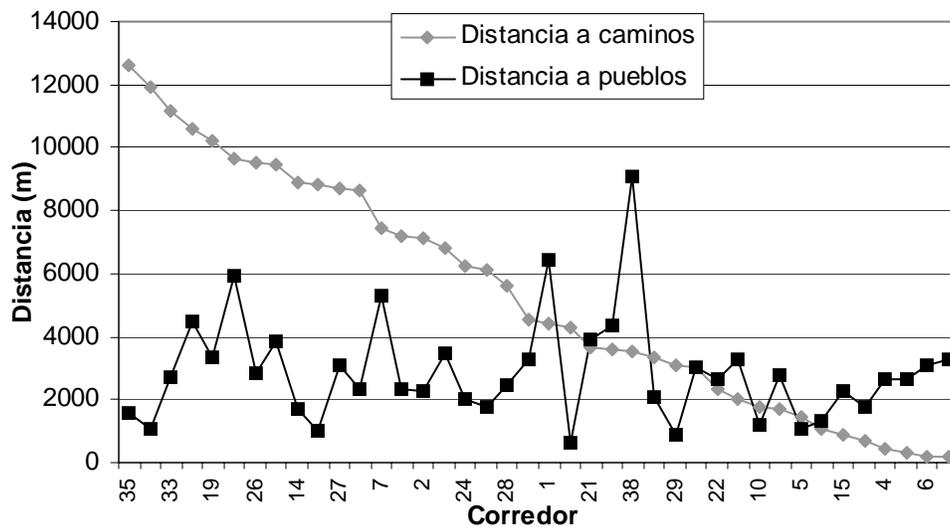


Figura 1.8. Distancias de los corredores a los caminos y pueblos más cercanos.

Características topológicas.

Los corredores identificados tienen áreas que oscilan entre las 17 y las 622 ha, con un valor extremo de 2,573 ha correspondiente al corredor 40, uno de los corredores de gran escala ($\bar{x} = 212.9$ ha; DE = 408.8 ha) (Fig. 1.9).

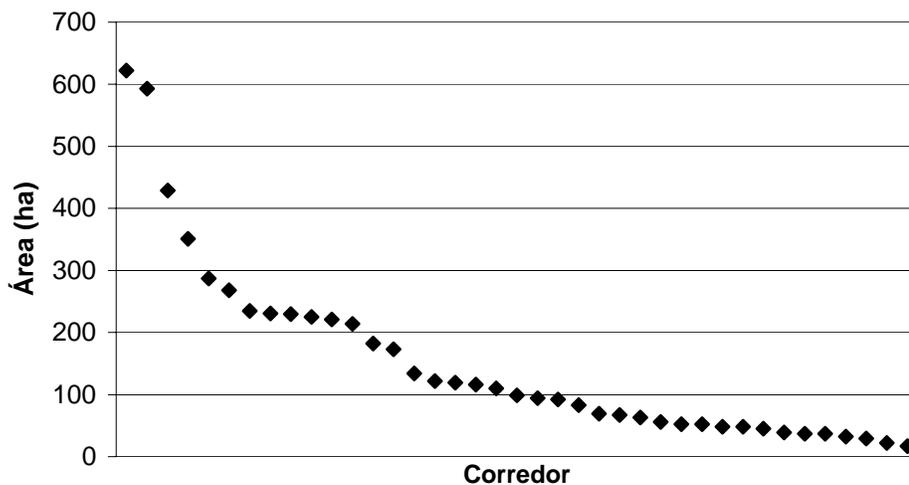


Figura 1.9. Distribución de tamaños de los corredores de vegetación identificados. La gráfica no incluye un corredor extremo con área mayor a las 2,500 ha.

La longitud de los bordes de los corredores oscila entre los 597 y los 18,940 metros. Los valores obtenidos para la relación área/borde varían entre los 148 y los 2,678 m²/m. Hay dos corredores (39 y 40) que presentan valores muy altos de esta variable (Figura 1.10), indicando una alta proporción de hábitat de interior libre de efectos de borde. Los corredores en el extremo derecho de la gráfica tienen áreas pequeñas con formas muy irregulares, por lo que están más expuestos a los efectos de borde (Figura 1.10).

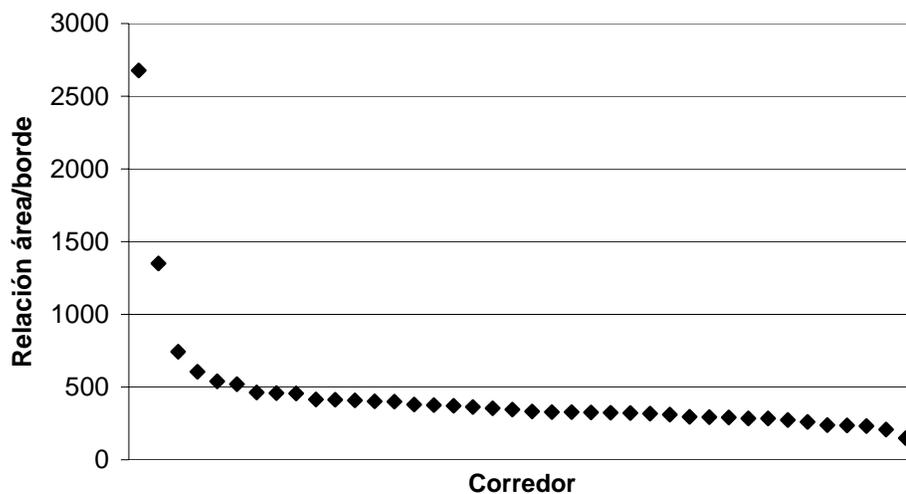


Figura 1.10. Comparación de los corredores de vegetación identificados en cuanto a su relación área/borde.

La longitud de los corredores identificados es muy variable, adquiriendo valores desde los 198 metros hasta poco más de los 6 kilómetros. Para esta variable también se observan valores extremos, aunque la distribución es más uniforme a la derecha de la gráfica, de modo que la mitad de los corredores están por debajo de los 1,000 metros de longitud (Figura 1.11). El ancho de los corredores es también ampliamente variable entre corredores, medido ya sea como ancho promedio (intervalo de 434 a 7,121 m), o como ancho mínimo (intervalo de 131 a 6,700 m). El ancho también es muy variable dentro de algunos corredores con forma irregular, cuyos valores de ancho promedio y mínimo difieren marcadamente (Figura 1.12).

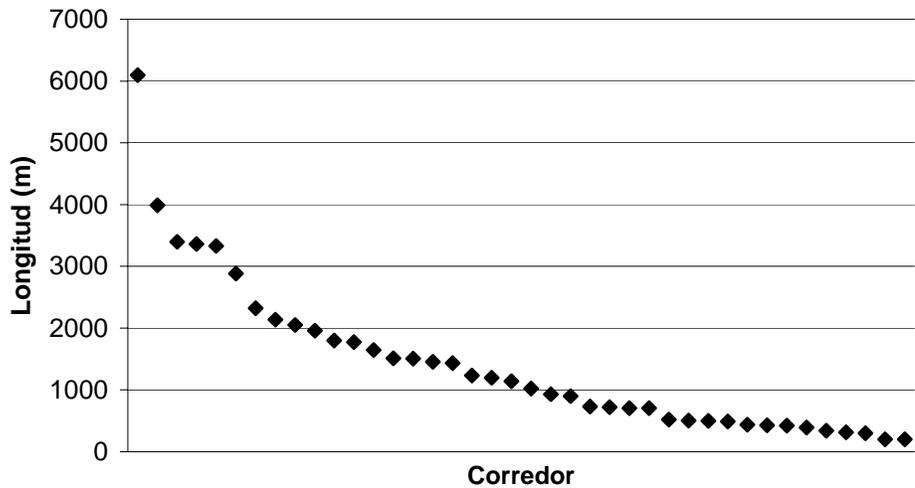


Figura 1.11. Distribución de las longitudes de los corredores de vegetación identificados.

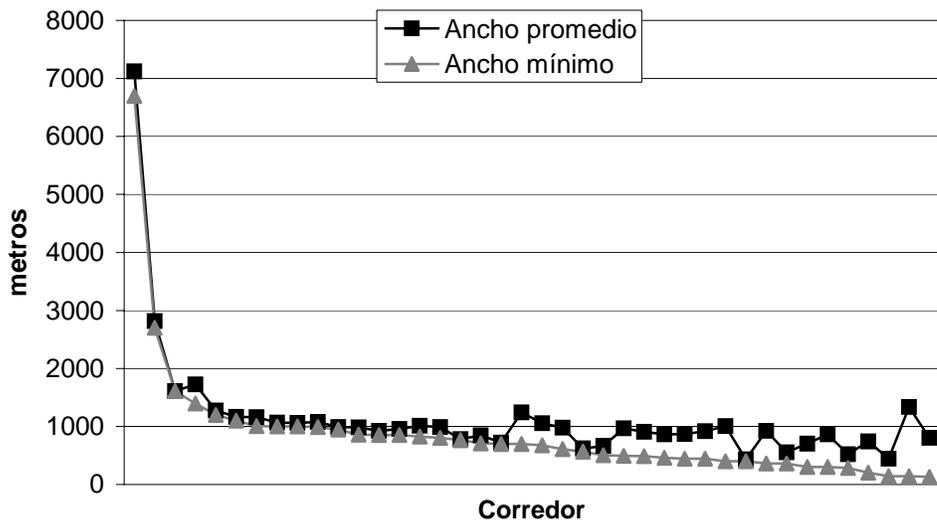


Figura 1.12. Ancho promedio y mínimo de los corredores de vegetación identificados.

El área de los parches conectados por corredores varía ampliamente entre las tres zonas de estudio. En la región de Marqués de Comillas el tamaño de los parches va de 227 a 23,183 ha ($\bar{x} = 2,837.1$ ha; DE = 4,901.2 ha). En las otras dos regiones algunos de los corredores conectan con la gran extensión de selva continua que coincide con la RBMA y otras áreas conservadas adyacentes. Esta extensión de selva continua se presenta en las gráficas como un parche de más de 350,000 ha. Los demás parches en la zona de El Ixcán tienen superficies entre

las 195 y las 1,442 ha, mientras que los parches de la zona de La Cojolita oscilan entre las 755 y las 28,261 ha. En las figuras 1.13 a 1.15 se observa que también existe variación en área entre los pares de parches unidos por cada corredor.

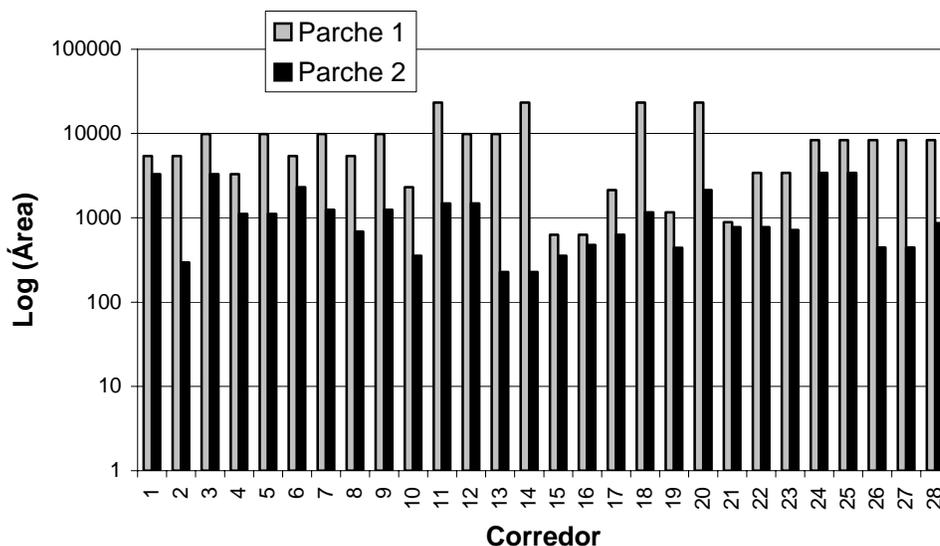


Figura 1.13. Área de los parches conectados por los corredores identificados en la región de Marqués de Comillas.

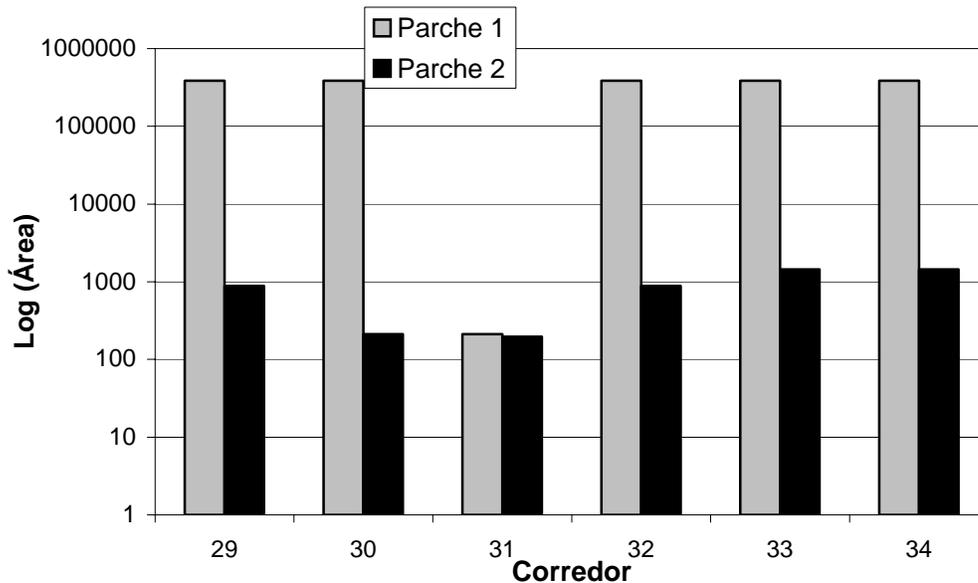


Figura 1.14. Área de los parches conectados por los corredores identificados en la zona de El Ixcán.

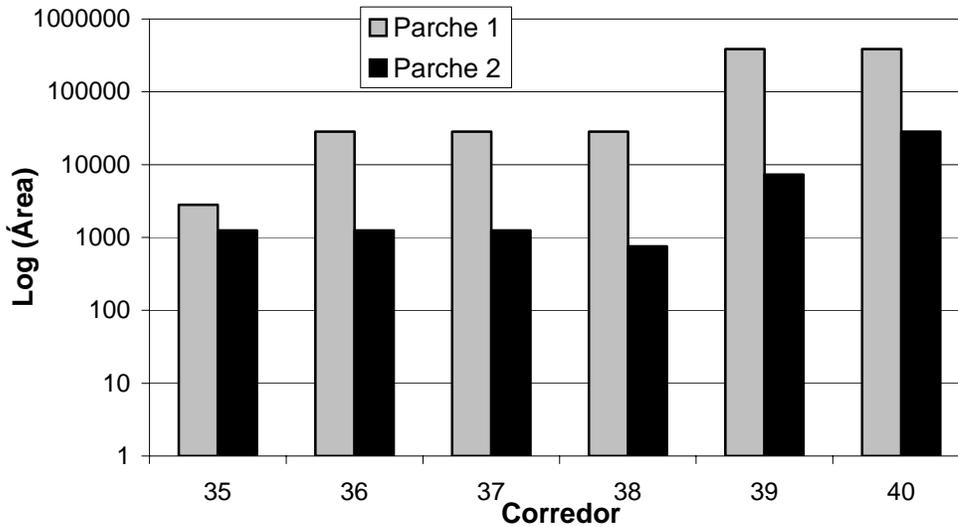


Figura 1.15. Área de los parches conectados por los corredores identificados en la zona de La Cojolita.

Situación espacial.

Las categorías de arreglo espacial generadas para clasificar los corredores identificados son descritas a continuación (Figura 1.16).

Corredores simples. Conectan dos parches de hábitat que de otra manera estarían aislados (Figura 1.16a). En esta categoría ocurren 11 corredores.

Corredores en línea. Forman parte de una red de hábitat en una sucesión lineal de parches y corredores. Conectan dos parches de hábitat que en ausencia del corredor estarían aislados entre sí pero conectados a otros parches (Figura 1.16b). En el área de estudio existen 3 corredores con éstas características.

Corredores en circuito. Conectan dos parches de hábitat conectados a un gran circuito de hábitat, de modo que existe una conexión indirecta entre ellos en ausencia del corredor, aún cuando sea muy distante (Figura 1.16c). Este grupo está formado por 10 corredores, todos ellos en una sola red en la región de Marqués de Comillas.

Corredores múltiples. Conectan dos parches de hábitat que mantienen otra conexión indirecta mediante un tercer parche (Figura 1.16d). Esta categoría se

distingue de los corredores en circuito debido a la cercanía en distancia de la conexión alternativa, lo que puede determinar diferencias funcionales entre estas dos categorías. Este grupo cuenta con tres corredores en el mismo sistema en la región de Marqués de Comillas.

Corredores redundantes. Conectan dos parches de hábitat conectados directamente por corredores alternativos (Figura 1.16e). En este grupo existen 12 corredores.

Corredores complejos.- Conectan tres parches de hábitat (Figura 1.16f). Identifiqué un solo corredor con estas características ubicado en la región de Marqués de Comillas.

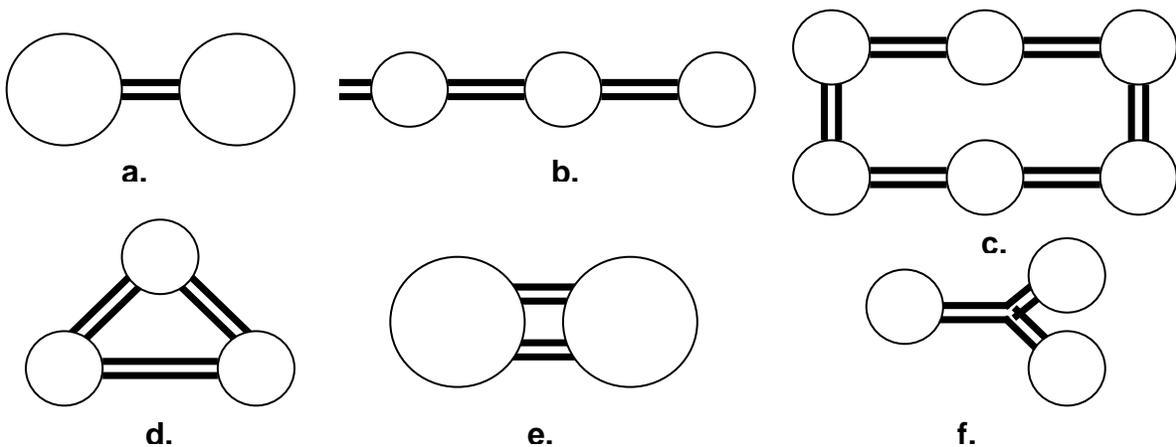


Figura 1.16. Representación esquemática de las categorías de arreglo espacial de los corredores. a) Corredores simples; b) Corredores en línea; c) Corredores en circuito; d) Corredores múltiples; e) Corredores redundantes; f) Corredores complejos.

Esta categorización se basa en las configuraciones espaciales encontradas en las zonas analizadas. Sin embargo, es posible que en otras zonas, o a una escala de análisis diferente, existan otras configuraciones espaciales (por ejemplo, más de dos corredores redundantes uniendo un par de parches, o corredores complejos conectando más de tres parches). Las categorías antes descritas pretenden caracterizar las configuraciones espaciales básicas, de manera que las redes de hábitat reales son diferentes combinaciones de estos tipos básicos.

1.4. DISCUSIÓN

La descripción del paisaje en este trabajo se basa en el modelo parche-corredor-matriz de ecología del paisaje. Este modelo conceptual del paisaje es el más común en la literatura especializada, sin embargo, ha sido criticado por subestimar la importancia de parches pequeños y elementos del paisaje no reconocidos como parches por la percepción humana (Haila 2002). Además, la idea de una distinción clara entre los parches y la matriz desestima la variación gradual de muchas características del hábitat y conduce a una clasificación simplista de hábitat versus no-hábitat (Fischer et al. 2004).

En el presente caso de estudio, el modelo parche-corredor-matriz es adecuado por dos razones principales. Primero, dentro de un parche de selva tropical húmeda, la estructura de la vegetación, la composición florística y las condiciones micro climáticas son espacialmente heterogéneas, algunas de ellas variando gradualmente (Laurance 1991, Glavac et al. 1992, Laurance et al. 2002). Sin embargo, muchas de éstas variables sufren cambios abruptos en los bordes entre remanentes de vegetación nativa y coberturas antropogénicas (Laurance et al. 2002). Este contraste entre los parches y la matriz se traduce en una definición clara de los bordes, compatible con el modelo utilizado. En segundo lugar, el tapir utiliza diferencialmente distintas asociaciones vegetales que a la escala de este trabajo se agrupan bajo categorías mayores, e incluso muestra preferencia por tipos de hábitat sujetos a algún régimen de perturbación, como los acahuales en claros de la selva y las zonas inundables (Muench 2001). Sin embargo, en el área de estudio no se ha reportado presencia de la especie en las coberturas antropogénicas que constituyen la matriz (pastizales, agricultura y acahuales extensos). Por lo tanto, puede afirmarse que la especie focal del estudio está prácticamente restringida a los tipos de vegetación nativos. Incluso autores que mantienen una postura crítica ante el modelo parche-corredor-matriz, hacen notar que en paisajes donde existen bordes claramente definidos, y para especies

fuertemente asociadas a ciertos tipos de vegetación, este modelo es un descriptor útil de los paisajes (Fischer et al. 2004).

Tanto el modelo parche-corredor-matriz como otros modelos conceptuales de paisaje (e.g., McIntyre y Barrett 1992) presentan limitaciones para representar la respuesta de diferentes especies a la estructura de un paisaje determinado. El resultado del método aquí presentado constituye una descripción de parches y corredores adaptado a la percepción de una especie particular, y es aplicable a otras especies con requerimientos de hábitat similares. Sin embargo, la escala de percepción y las preferencias de hábitat de la especie seleccionada permiten que la descripción del paisaje aquí presentada constituya también una descripción gruesa de la vegetación nativa remanente en la región. Los corredores identificados, entonces, son importantes en el mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa. Su funcionalidad para el tapir aún debe ser corroborada en el campo, así como su papel en la continuidad de procesos ecológicos. Para representar el hábitat de otras especies con escalas de percepción y/o requerimientos de hábitat distintos es necesario construir otro modelo con información cartográfica a una escala pertinente. Una vez hecho esto, es posible aplicar el método aquí presentado para identificar los elementos del paisaje claves para la conectividad de éste hábitat. En ese sentido, el método presentado posee generalidad, dado que puede repetirse para cualquier especie particular. Por otro lado, el ejemplo utilizado en este trabajo se refiere a una de las especies más demandantes de hábitat conservado en la región, por lo que es útil para guiar decisiones de manejo y asegurar la protección de especies menos demandantes.

Como ya se ha mencionado, la escala de percepción del paisaje de la especie focal es un elemento clave en el proceso de identificación de corredores presentada en este trabajo. Para tener una aproximación a esta escala de percepción utilicé atributos relacionados con los requerimientos espaciales del tapir. Estos atributos se derivan de la información ecológica básica disponible en la

literatura, tales como la densidad poblacional registrada en la zona, el tamaño del ámbito hogareño y la territorialidad. Los requerimientos espaciales del tapir, sin embargo, varían de acuerdo con la capacidad de carga de los hábitat (Brooks y Eisenberg 1999). Una estimación más aproximada a la realidad podría construirse incorporando esta variación y otra información relacionada más directamente con los hábitos de movimiento de la especie, como la conducta de dispersión y la capacidad de cruzar discontinuidades del hábitat.

Es necesario resaltar que en la caracterización de los corredores incluí dos corredores a mayor escala en la zona de la sierra de La Cojolita. El hecho de que estos corredores sean identificados en mapas generados por *buffers* de mayor distancia parece indicar que esta zona presenta un umbral de fragmentación distinto al de las otras dos zonas estudiadas: mientras el *buffer* de 600 m descompone a las zonas de Marqués de Comillas y El Ixcán en parches y corredores claramente definidos, en La Cojolita la vegetación nativa mantiene un mayor nivel de conectividad estructural. Así, para descomponer la red de vegetación en esta zona en un sistema de parches y corredores es necesario aplicar un *buffer* de mayor distancia. Estos dos corredores de gran escala son muy importantes para el mantenimiento de la conectividad de hábitat para el tapir en la zona, que ha sido señalada como un área prioritaria para evitar el aislamiento genético de las poblaciones de tapir en México (Cuarón 1991, March 1994, Matola et al. 1997). Sin embargo, es muy probable que estas áreas sean funcionalmente distintas al resto de los corredores, por mantener una mayor proporción de hábitat de interior en buen estado de conservación (estos dos corredores tienen los mayores valores en la relación área/borde, ubicándose muy por encima del resto). La mayor distancia al borde en estos elementos puede significar un menor riesgo de mortandad. El funcionamiento de estos “corredores” en contraste con el resto requiere de una verificación en campo, para determinar si la fauna nativa de grandes requerimientos espaciales los utiliza como parches de hábitat con ocupación permanente o si funcionan sólo como vías de dispersión y acceso a otros parches de recursos.

En el presente trabajo obtuve información sobre variables que pueden ser relacionadas con la calidad de hábitat de los corredores para la especie focal. Tal es el caso de la cobertura vegetal y el relieve, integrados aquí en unidades ambientales homogéneas para estos atributos. Es posible asignar un valor de calidad de hábitat estimado a cada unidad ambiental, con base en conocimiento sobre la historia natural del tapir. Los cuerpos de agua son un elemento importante del hábitat de este ungulado, y muestra una preferencia por hábitat inundables (Bodmer 1990, Muench 2001). Por ello, es posible inferir que los corredores que ocurren en llanura, donde se distribuyen los hábitat inundables, tengan mejores condiciones de hábitat que los que están en los lomeríos, y éstos a su vez sean superiores a los que ocurren en lomeríos cársticos, donde los cuerpos de agua son particularmente escasos. De igual manera, puede inferirse que la selva perennifolia, que es dominante en 36 de los corredores, sea un hábitat de mayor calidad que la selva subperennifolia, dado que en zonas dominadas por la primera (Terwilliger 1978, Naranjo 1995) se reportan densidades poblacionales mayores que en la segunda (Williams 1984, Naranjo y Cruz 1998). La calidad de hábitat del corredor dominado por popal-tular es menos clara por la ausencia de información robusta al respecto, pero sin duda este tipo de cobertura es transitable para el tapir. Se ha sugerido, incluso, que éste y otros tipos de vegetación acuática son preferidos por el tapir por su utilización como sitio de refugio (March 1994).

La incorporación de cierta variación de la calidad del hábitat enriquece el modelo parche-corredor-matriz. Una vez identificados los corredores como sitios clave, es posible bajar la escala de análisis y construir un índice más robusto, que incorpore variables como la distribución de asociaciones vegetales particulares y la variación espacial de elementos importantes del hábitat, tales como comida y sitios de refugio.

La cobertura del terreno en la matriz colindante con los corredores puede tener un efecto sobre su funcionalidad. El pastizal, que es la cobertura del terreno antrópica más frecuente, constituye una matriz hostil para el tapir, y la utilización

de zonas de cultivo se ha reportado como un evento muy esporádico (Naranjo y Cruz 1998). Los acahuales son un tipo de cobertura preferida por el tapir en claros de menor escala, pero en la zona de estudio no se ha reportado el uso de grandes extensiones con este tipo de cobertura (Muench 2001). Es posible que los bordes colindantes con este tipo de cobertura sean más permeables, es decir, que la utilización de la matriz sea mayor en las cercanías de estos bordes. Los corredores que colindan con ríos son un caso especial. Ya se ha mencionado la importancia de estos elementos del paisaje para el tapir, de manera que no constituyen barreras naturales al movimiento. Sin embargo, los ríos navegables en la zona también son importantes vías de acceso a la actividad humana, por lo que el riesgo de mortandad asociado con el tránsito en estos elementos puede ser considerable.

Las distancias de los corredores a pueblos y caminos son útiles en este estudio como indicadores de la perturbación humana a la que están sujetos estos elementos del paisaje. Flesher y Ley (1996) desarrollaron un modelo para calcular un radio de exclusión para el tapir a partir de asentamientos humanos, obteniendo un estimado de 2000 m como el valor que mejor explica su base de datos. Once de los corredores identificados en este trabajo se encuentran dentro del área de exclusión calculada por estos autores (Figura 9). Este estimado es conservador, ya que los autores encontraron rastros de presencia de tapires a distancias tan cortas como 600 m de un pueblo. En la zona de estudio se han reportado sitios con alta frecuencia de uso por tapires a menos de 500 m de distancia de un pueblo (Muench 2001), aunque estos sitios se ubican dentro de la RBMA, un área protegida con baja utilización humana. Lo anterior demuestra que el efecto de la proximidad de los asentamientos humanos puede ser mitigado con un régimen de manejo adecuado de los corredores, en el que se debe enfatizar la regulación de la cacería.

En cuanto a los caminos, numerosos estudios reportan efectos negativos de la presencia de estos elementos sobre la biota. La colisión con vehículos ha sido

documentada como una de las principales causas de mortandad de vertebrados terrestres inducida por humanos, quizás por encima de la cacería (Forman y Alexander 1998). Esta fuente de mortandad tiene efectos demográficos especialmente negativos para especies de vertebrados grandes con algún tipo de rareza biológica o amenazados. Las tasas de mortandad por esta causa son mayores en las cercanías de parches de vegetación natural, que es el caso de seis de los corredores identificados, que son atravesados por caminos, y de al menos uno más ubicado a menos de 100 m de un camino. Además de la mortandad que producen, los caminos provocan alteraciones conductuales en muchas especies, de las cuales las más significativas son el cambio en la ubicación de sus ámbitos hogareños para evitar las cercanías de los caminos y la renuencia a cruzarlos (Trombulak y Frissell 2000). Estos efectos pueden estar relacionados con las alteraciones físicas y químicas que producen los caminos en el ambiente circundante, así como con el hecho de que facilitan la propagación de especies invasoras y la utilización humana de los hábitat cercanos. Los cálculos existentes sobre la zona afectada por la presencia de un camino van de 100 a 200 m para mamíferos grandes (Forman y Alexander 1998). Así, cualquier camino funciona como un filtro o una barrera para el movimiento de especies animales, provocando algún grado de fragmentación de los hábitat y las poblaciones. La amplitud del camino y el volumen de tránsito que presenta son determinantes para la fuerza de este efecto de barrera (Forman y Alexander 1998). Este efecto puede ser mitigado mediante el establecimiento de pasos inferiores para la vida silvestre. Los resultados del presente estudio permiten identificar las ubicaciones ideales para el establecimiento de este tipo de medidas de mitigación, que son los corredores atravesados por un camino (corredores 3, 4, 6, 8, 20 y 40, ver Anexos 1 y 2).

Trece de los corredores identificados tienen áreas superiores a las 200 ha, el estimado utilizado en este trabajo como el mínimo necesario para ser ocupado por un tapir. Esto abre la posibilidad de que estos elementos funcionen como hábitat con ocupación permanente para el tapir, abasteciendo los recursos

necesarios para la supervivencia y reproducción, además de ser utilizados como vía de movimiento. Se ha observado que la utilización de corredores como hábitat permanente puede disminuir su eficacia como vía de movimiento entre parches, si la especie es fuertemente territorial (Andreassen et al. 1996, Rosenberg et al. 1997). La evidencia existente de tapires con ámbitos hogareños sobrelapados (Williams 1984) argumenta en contra de la posibilidad de que la ocupación permanente de un área por un individuo evite el movimiento de otros en su territorio. Aún cuando esto ocurriera, los corredores con ocupación permanente permitirían el flujo genético entre parches a largo plazo, previniendo la fragmentación de la población. Por otro lado, puede asumirse que los corredores de mayor área tienen un mayor valor de conservación por sí mismos, al tener mayor probabilidad de contener más diversidad de hábitat y tamaños poblacionales mayores de las especies presentes en ellos (Ditt 2002).

Diversos atributos relativos a la forma de los corredores son señalados en la literatura especializada como factores determinantes de su funcionalidad. En el presente estudio utilicé la relación área/borde como un indicador de la forma de los corredores, en el que las formas más regulares obtienen los mayores valores. Soulé y Gilpin (1991), a partir de simulaciones por computadora, concluyen que la forma óptima de un corredor es la rectangular, sobre todo si la especie blanco tiende a evitar los bordes. Esta tendencia a evitar los bordes, como una respuesta conductual a las características biofísicas diferentes entre el borde y el centro del corredor, es común a muchas especies animales, con excepciones, tales como muchos depredadores que prefieren moverse a lo largo de los ecotonos (Soulé y Gilpin 1991, Forman y Alexander 1998). La respuesta conductual al hábitat de borde ha sido utilizada para predecir la efectividad de corredores para especies particulares mediante ejercicios de simulación (e.g., Tischerdorf y Wissel 1997, Haddad 1999). No existe razón para suponer que el tapir evite los bordes por sus características biofísicas, dado que muestra una preferencia por la vegetación secundaria cuando ésta se encuentra en rodales pequeños dentro de una matriz de vegetación primaria (Fragoso 1987, Muench 2001). Kinnaird et al. (2003) no

encontraron diferencias significativas en la abundancia de *Tapirus indicus* entre el hábitat de interior y las cercanías de los bordes en una reserva de Indonesia. Es indudable, sin embargo, que existe un mayor riesgo de mortandad y depredación asociada a los bordes de los corredores (Soulé y Gilpin 1991, Cuarón 1997b). El valor obtenido de cada corredor para la relación área/borde es también un indicador de la cantidad de hábitat de interior que posee. Por lo anterior, puede suponerse que los corredores con valores altos para esta variable son más transitables y presentan una mejor calidad de hábitat que los que están dominados por efectos de borde. Sin embargo, en el caso de este ungulado, se requieren más estudios para aclarar la interacción entre los posibles efectos deletéreos relacionados al borde y la preferencia de la especie por la vegetación secundaria en paisajes con diferentes proporciones y configuraciones espaciales de la vegetación primaria.

El efecto de la longitud de un corredor sobre su funcionalidad está relacionado con la movilidad de la especie para la que debe funcionar. Un corredor demasiado largo relativamente a la movilidad de la especie puede actuar como un sumidero poblacional, al aumentar el tiempo de tránsito y el riesgo de mortandad (Soulé y Gilpin 1991). La longitud de un corredor debe ser menor a la distancia máxima de dispersión de la especie. Si la longitud del corredor excede este valor, entonces la calidad del corredor como hábitat y su amplitud deben ser suficientes para permitir el establecimiento, la supervivencia y la reproducción de la especie en su interior (Haddad 2000). En general, la longitud de los corredores identificados en este estudio es inferior a la capacidad de dispersión de la especie focal. Si se considera que un tapir juvenil utiliza un área promedio de 1.61 km² en una noche (Williams 1984), puede asumirse que viaja una distancia lineal mínima de 4.49 km (el perímetro de un círculo de área =1.61 km²). Solo uno de los corredores identificados (28) tiene una longitud superior a este valor.

De las variables topológicas registradas en este estudio, el ancho del corredor es la más frecuentemente citada como determinante de la funcionalidad

de los corredores biológicos (Harris y Scheck 1991, Saunders y Hobbs 1991, Harrison 1992, Hobbs 1992, Rosenberg et al. 1997). Mediante ejercicios de simulación de movimiento incorporando el riesgo de mortandad asociado a los bordes, Soulé y Gilpin (1991) encontraron que el éxito de dispersión aumenta de manera asintótica con el ancho del corredor. Tischendorf y Wissel (1997) obtienen el mismo resultado con simulaciones que utilizan diferentes reglas de movimiento y una mayor gama de respuestas al borde. Además de estos modelos, existe evidencia observacional de que el número de especies 'de interior' aumenta con el ancho de un corredor (Saunders y de Rebeira 1991). Una hipótesis alternativa, propuesta por Andreassen et al. (1996) a partir de experimentos con roedores, es la de un ancho óptimo, a partir del cual el corredor permite movimientos en todas direcciones, aumentando el tiempo de tránsito y con ello el riesgo de mortandad. Estos autores asumen que el riesgo de mortandad es independiente del ancho del corredor, es decir, no disminuye hacia el interior del corredor, lo cual es cuestionable para especies adaptadas al hábitat de interior, como la especie focal del presente trabajo. A pesar del aparente consenso acerca de la importancia del ancho de los corredores biológicos, Lindenmayer y Nix (1993) advierten que esta variable puede no ser importante para algunos grupos animales, y que no es un criterio suficiente para asumir la funcionalidad de un corredor. En cuanto a los corredores identificados en este trabajo, puede suponerse un aumento en la probabilidad de uso por parte del tapir al aumentar el ancho del corredor. Dados los atributos de rareza biológica de la especie focal, una pregunta pertinente para posteriores estudios sería determinar si existe un valor umbral de esta variable por debajo del cual un corredor no es utilizado, como se ha descrito para otras especies con atributos similares (Saunders y de Rebeira 1991). La variabilidad del ancho dentro de un corredor particular es también un indicador de la irregularidad de su forma, que puede tener efectos sobre su funcionalidad, como ya se ha discutido en el apartado referente a la relación área/borde.

El área de los parches conectados por un corredor es un factor importante para la selección de corredores como sitios prioritarios para la conservación. De

acuerdo con la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967), existe una relación directa entre el área de un parche y el número de especies presentes en él. Un parche de mayor tamaño también sostiene tamaños poblacionales mayores de cada especie, por lo que estas especies enfrentan un menor riesgo de extinción (Ditt 2002). Así, un parche grande tiene mayores posibilidades de actuar como una fuente de individuos migrantes hacia otros parches (MacArthur y Wilson 1967), por lo que un corredor conectado a dicho parche tendrá mayores probabilidades de ser utilizado y contribuirá más a la persistencia de la población regional. Entre mayor sea el área de los parches conectados por un corredor particular mayor será la contribución del corredor a la supervivencia de la biota regional, al mantener una red más grande de hábitat continuo, lo que es un objetivo deseable para la conservación de la diversidad biológica (Gurd et al. 2001).

La configuración espacial de la red en la que se encuentra cada corredor prácticamente no ha recibido atención en la literatura especializada. Lindenmayer y Nix (1993) reconocen que la efectividad de un corredor estará afectada por el contexto y la conectividad del sitio en el que se encuentra. Sin embargo, estos autores se refieren al contexto del corredor en términos de variables geográficas (topografía) o los usos de suelo en la matriz circundante. Por otro lado, la teoría de metapoblaciones predice una relación positiva entre el número de conexiones entre parches y la persistencia poblacional (Fahrig y Merriam 1985, Merriam 1991). Aunque esta predicción es útil para inferir el valor de las diferentes categorías de arreglo espacial utilizadas en el presente trabajo, la teoría se refiere al número de conexiones más que a su arreglo en el espacio (ver Merriam 1991).

Es posible asignar un valor de conservación a cada categoría de arreglo espacial con base en la estabilidad de la red, esto es, de qué tanto depende la red del corredor para mantener su conectividad. Así, los corredores categorizados como 'simples' forman parte de redes poco estables, pues en caso de la desaparición del corredor se genera un parche totalmente aislado en términos

estructurales. Suponiendo que este aislamiento lleve a la extinción local de la especie focal en el fragmento, el tamaño de la población regional decrecería. Los corredores simples, entonces, son muy importantes para la persistencia de la especie en el fragmento al que conducen y para el tamaño de la población regional, pero no necesariamente para su persistencia a nivel regional, pues su pérdida genera una reducción menor en el área de la red de hábitat principal.

En el caso de la desaparición de un 'corredor en línea', la red de hábitat de la que forma parte se fragmentaría en dos redes menores, sin generar fragmentos totalmente aislados, por lo que el riesgo de extinciones locales es menor que en el caso anterior (y por lo tanto, también el decrecimiento en el tamaño de la metapoblación). Sin embargo, la reducción en el área efectiva de la red de hábitat generada por la pérdida de un corredor en línea constituye un evento más grave que la pérdida de un corredor simple (piénsese en el célebre debate *SLOSS*). Este evento significaría una reducción de la probabilidad de persistencia de la población regional (Merriam 1991).

Los 'corredores en circuito' forman parte de una red de hábitat estructuralmente estable, en el sentido de que la pérdida de uno de éstos corredores no reduce la conectividad estructural de la red. Sin embargo, en términos funcionales, es probable que la pérdida de uno de estos corredores sí aumente el grado de aislamiento entre los parches que solía conectar, dada la lejanía de la conexión alternativa que caracteriza a este grupo de corredores. La gravedad de este aislamiento dependería también de la distancia entre los parches conectados y de la capacidad de la especie de cruzar discontinuidades en su hábitat. De cualquier forma, la pérdida de uno de estos corredores puede acarrear consecuencias demográficas y genéticas para las poblaciones locales de los parches que conecta, pero el efecto sobre la probabilidad de persistencia de la metapoblación es menor que en los casos anteriores.

La pérdida de un 'corredor múltiple' es un evento aún menos grave, dado que no genera fragmentación de la red, y la proximidad de los parches que forman la red permite pensar que la reducción en la conectividad funcional del sistema es menor que en el caso de los corredores en circuito. En otras palabras, es físicamente posible que un individuo dispersor proveniente de uno de los parches colonice el otro aún en ausencia del corredor, transitando a través del tercer parche.

Los 'corredores redundantes' proveen el grado máximo de estabilidad en la conexión de los parches que unen, pues la pérdida de uno de éstos corredores no produce fragmentación en términos estructurales ni funcionales, aún cuando es probable que el grado de conectividad funcional se reduzca.

El caso del 'corredor complejo' identificado en este estudio es comparable al de los corredores simples, excepto porque su desaparición generaría dos parches aislados en lugar de uno. El efecto de esta desaparición sobre la metapoblación sería en esencia el mismo, dado que el área de los parches conectados por este corredor no es muy grande.

Los resultados obtenidos en la caracterización de los corredores serán útiles para el diseño experimental de estudios posteriores tendientes a entender los factores involucrados en la conectividad funcional proporcionada por los corredores de vegetación. La información obtenida se refiere tanto a factores que han sido reconocidos como importantes para la funcionalidad de los corredores por estudios experimentales y modelos teóricos (ancho, longitud, relación área/borde) como a factores que no han recibido atención más que a un nivel teórico (situación espacial). La información obtenida en este capítulo facilita la corroboración en campo de muchos aspectos de la teoría existente sobre corredores biológicos.

Por otro lado, la información presentada es útil en la planeación de acciones de conservación en la región de estudio. Un objetivo central del manejo del paisaje en la Selva Lacandona debe ser el mantenimiento de redes interconectadas de vegetación nativa. La categorización del arreglo espacial de los corredores generada en este trabajo puede ser útil para el cumplimiento de este objetivo, pues se centra en el papel del corredor en el mantenimiento de la conectividad de la red de la que forma parte.

El manejo se facilita gracias a que el proceso de fragmentación en las zonas estudiadas es aún incipiente: de los 37 fragmentos aislados identificados, 25 son menores a 500 ha (Figuras 1.2 y 1.3). Este patrón de agregación de la vegetación nativa puede deberse a que la probabilidad de deforestación de un sitio con vegetación primaria aumenta con su grado de aislamiento (Velázquez et al. 2002). De acuerdo con los resultados, manejando adecuadamente un 5% de la superficie con vegetación nativa en Marqués de Comillas (la superficie correspondiente a los corredores identificados, 4,200 ha), puede mantenerse la conectividad estructural del 86% de la superficie de estos tipos de cobertura (más de 75,000 ha). Este resultado demuestra que es posible un manejo con visión de paisaje, dirigiendo el esfuerzo a áreas prioritarias, que mantenga un adecuado nivel de conservación y funcionamiento del ecosistema en regiones con un alto nivel de ocupación y modificación humana.

2. PRIORIDAD DE CONSERVACIÓN DE LOS CORREDORES PARA EL MANTENIMIENTO DE LA CONECTIVIDAD DE HÁBITAT PARA *TAPIRUS BAIRDII*

2.1. INTRODUCCIÓN

La conservación efectiva de la diversidad biológica requiere de una maximización de los beneficios de las acciones de manejo mientras se minimizan los costos asociados. Esta necesidad, impuesta por las restricciones económicas y las diferentes presiones de uso del suelo en conflicto, ha sido considerada de manera explícita en la selección y el diseño de redes de áreas protegidas (Margules et al. 1988, Vane-Wright et al. 1991, Gurd et al. 2001, Westphal y Possingham 2003).

Una aproximación a este problema es el uso de algoritmos de optimización (e.g., Margules et al. 1988). Estos métodos identifican el menor grupo de sitios, en términos de número o área, necesarios para representar un grupo de entidades biológicas de interés (especies, comunidades o ambientes). Los métodos de optimización incorporan el principio de complementariedad, que se refiere a la necesidad de que las nuevas reservas aumenten el número de entidades presentes en reservas preexistentes, en lugar de duplicar entidades ya representadas (Pressey et al. 1993). Un problema con estos métodos es que la solución óptima se basa en un criterio (frecuentemente riqueza de especies), y el tiempo de cálculo aumenta exponencialmente con cada criterio añadido. El uso de estos métodos se vuelve prohibitivo para varios criterios, problemas no lineales y bases de datos grandes (Pressey et al. 1996).

Dadas estas limitaciones, frecuentemente los planificadores de reservas utilizan otros métodos, conocidos colectivamente como heurísticos, que producen soluciones subóptimas. Los algoritmos heurísticos proceden de manera iterativa y tienen la ventaja de ser diseñados intuitivamente por el planificador para satisfacer

las necesidades particulares del problema en cuestión. Estos métodos facilitan la incorporación de atributos distintos a la representatividad de especies, tales como la rareza biológica y el grado de amenaza de las especies (Kershaw et al. 1995), o la conectividad estructural entre las reservas (Rothley 1999, Fuller et al. en prensa).

Los algoritmos de selección antes descritos son herramientas con un valor indicativo más que concluyente, es decir, deben considerarse como punto de partida para la determinación de opciones, dentro de un sistema más amplio de soporte a las decisiones (Pressey et al. 1996). En la realidad, la selección de áreas protegidas, como otros procesos de planeación socioambiental, es un problema complejo que no se reduce a la optimización de un criterio, y debe buscar compromisos entre una amplia serie de criterios, muchos de los cuales están en conflicto (Rothley 1999).

Para abordar este tipo de procesos existe una amplia gama de métodos multicriterio de soporte a las decisiones (MMC), diseñados para estructurar, modelar y resolver problemas de decisión en términos de múltiples criterios (Roy 1996, Galván 2004). Estos métodos transparentan el proceso de toma de decisiones, y presentan una serie de ventajas adicionales: permiten integrar información no conmensurable (variables en escalas distintas, datos continuos y ordinales); permiten modelar las preferencias de grupos sociales con intereses distintos (Lahdelma et al. 2000); y permiten explorar la sensibilidad del resultado a distintos escenarios de peso de los criterios (Rothley 1999). Los MMC pueden utilizarse para diferentes propósitos (Lahdelma et al. 2000): 1) seleccionar la mejor opción, 2) obtener una categorización (*ranking*) de las opciones, o 3) describir la combinación de pesos de los criterios que proporciona la mejor posición en la categorización a una opción determinada.

La fase inicial de un MMC es la estructuración del problema, en la que se define el objetivo del análisis y se identifican las opciones a evaluar y los criterios

de evaluación. Esta información se vierte en una matriz de impacto de n opciones por m criterios, a la que se integra la importancia relativa de cada criterio en forma de un vector de pesos o valores de ponderación (w). Después, se establecen las relaciones de preferencia para cada criterio, definiendo el valor óptimo para variables continuas o la secuencia de preferencia para variables categóricas. El núcleo de un MMC es el algoritmo utilizado para la agregación de los criterios. El método más comúnmente utilizado es el de suma ponderada, que trata de maximizar una función de utilidad global a partir de la suma de las utilidades parciales de cada criterio (que se obtienen como los valores estandarizados de cada criterio en el intervalo [0,1]). De este modo, la mejor opción es la que satisface:

$$U \max_i = \sum_{j=1}^n g_j(a_i) w_j, \text{ para } i=1,2,3,\dots,m,$$

donde $g_j(a_i)$ es una función que representa el valor del criterio j para la opción i , y w_j es el valor de importancia del criterio j (Galván 2004).

En el capítulo anterior identifiqué los corredores de vegetación que mantienen la conectividad de hábitat del tapir mesoamericano en la Selva Lacandona, mediante un método iterativo diseñado para describir el paisaje de acuerdo con la percepción de esta especie. Este procedimiento es en esencia equiparable a un algoritmo heurístico de selección de sitios. En el presente capítulo utilizo un método multicriterio de soporte a las decisiones para integrar la información generada en la caracterización de los corredores, y producir una categorización (*ranking*) de los corredores identificados. La información utilizada se refiere a características que pueden vincularse tanto a la funcionalidad de los corredores como conducto para organismos como a su importancia en el mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa. En este sentido, la categorización producida en el presente capítulo constituye un orden de prioridad de conservación de los corredores de acuerdo con su aporte potencial a la conservación del tapir y de la fauna nativa con necesidades de hábitat similares.

2.2. MÉTODOS

Para la evaluación de la importancia de cada corredor en el mantenimiento de la conectividad de hábitat para el tapir mesoamericano utilicé un método multicriterio de soporte a las decisiones basado en la teoría de utilidad máxima, usando como algoritmo de agregación el método de suma ponderada. Realicé todos los análisis con ayuda del programa de cómputo DEFINITE 2.0 para Windows.

2.2.1. Estructuración del problema.

El objetivo del análisis es obtener un orden de prioridad de conservación de los corredores de vegetación identificados, a partir de su aportación potencial a la conectividad de hábitat para el tapir mesoamericano.

Las opciones a evaluar son los 40 corredores caracterizados en el capítulo anterior. Estas opciones fueron evaluadas con base en 10 criterios seleccionados de la información obtenida durante la caracterización de los corredores. A continuación describo, para cada criterio, los supuestos utilizados para definir las relaciones de preferencia entre opciones.

Criterio 1. Unidad ambiental dominante en el corredor (UA). Utilicé esta variable como indicador de la calidad de hábitat de los corredores para el tapir mesoamericano. Para transformar esta variable nominal en ordinal, establecí un orden de preferencia de los seis valores posibles, con base en tres aspectos fundamentales de la historia natural de la especie focal: 1) las preferencias de hábitat reportadas en la literatura; 2) la importancia de los cuerpos de agua como elementos del hábitat; y 3) las densidades poblacionales reportadas en áreas con distintos tipos de vegetación (ver discusión del capítulo 1). El orden de preferencia establecido es el siguiente:

1)Selva perennifolia en llanura; 2)selva perennifolia en lomerío; 3)selva subperennifolia en llanura; 4)selva perennifolia en lomerío cárstico; 5)popal-tular en llanura; 6)selva subperennifolia en lomerío cárstico.

Criterio 2. Cobertura del terreno en la matriz adyacente al corredor (CTV). La cobertura del terreno afecta el grado en el que la matriz permite el tránsito de individuos. Esta variación en la permeabilidad de la matriz puede afectar la funcionalidad de un corredor. Para la integración de esta variable al resto de los criterios de evaluación, codifiqué los datos nominales en una variable ordinal con cinco valores. Los supuestos usados para establecer la relación de preferencia son: 1) el río es la cobertura del terreno más permeable para el tapir; 2) el acahual es más permeable que las zonas de cultivo; y 3) el pastizal es el tipo de cobertura más hostil para el tapir. Tras considerar las combinaciones en que ocurren los diferentes tipos de cobertura del suelo en la matriz, el orden de preferencia para este criterio es el siguiente:

1)Río; 2)río y acahual; 3)acahual y pastizal; 4)agricultura y pastizal; 5)pastizal.

Criterio 3. Distancia mínima a pueblos. Esta variable es útil como indicador del grado de perturbación humana a la que están sujetos los corredores. El supuesto en este caso es que los corredores más alejados de un asentamiento humano tendrán una mayor probabilidad de ser funcionales como vía de movimiento para el tapir. Esta es una variable continua, por lo que el valor óptimo es el máximo valor obtenido (11,887 m).

Criterio 4. Distancia mínima a caminos. Consideré esta variable como un indicador de perturbación humana y de la presencia de barreras al movimiento. De manera similar al criterio anterior, adopté el supuesto de que los corredores más alejados de un camino tendrán una mayor probabilidad de ser funcionales. Definí el valor óptimo como el valor máximo registrado (8,615 m).

Criterio 5. Área del corredor. El área de un corredor le confiere un valor de conservación por sí mismo como fuente de hábitat para la especie focal. El supuesto utilizado, entonces, es que un corredor de mayor área contribuye más a la conservación del tapir. El valor óptimo para este criterio es el máximo valor obtenido (2,573 ha).

Criterio 6. Relación área/borde. Esta variable es un indicador de la forma de los corredores, así como de la cantidad de hábitat de interior libre de efectos de borde que poseen. El supuesto usado para establecer la relación de preferencia en este criterio surge de la teoría existente sobre corredores biológicos y conectividad, la cual sugiere que los corredores con formas más regulares son más funcionales (Soulé y Gilpin 1991). El valor óptimo para este criterio, entonces, es el valor máximo registrado (2,678 m²/m).

Criterio 7. Longitud del corredor. La longitud de los corredores se consideró en la evaluación como un costo para su funcionalidad. El supuesto subyacente es que al aumentar la longitud incrementa el tiempo de tránsito en el corredor y el riesgo de mortandad asociado (Soulé y Gilpin 1991). Por esta razón, definí el valor óptimo para esta variable como el mínimo valor registrado (198 m).

Criterio 8. Ancho promedio del corredor. Esta variable es determinante para la funcionalidad de los corredores biológicos. El supuesto subyacente es que la funcionalidad de los corredores aumenta con el ancho (Soulé y Gilpin 1991, Tischendorf y Wissel 1997). El valor óptimo para esta variable es el valor máximo registrado (7,121 m).

Criterio 9. Área de los parches conectados por el corredor. Integré esta variable sumando las áreas individuales de cada parche conectado por el corredor. Este criterio se refiere a la contribución de cada corredor al mantenimiento de la conectividad estructural de la vegetación nativa en la región, y de manera secundaria con la funcionalidad del corredor como conducto para organismos (ver

discusión del capítulo 1). El supuesto en este caso es que la contribución del corredor a la conservación del tapir es mayor al mantener una red más grande de hábitat continuo. El valor óptimo para este criterio es el valor máximo obtenido (413,717 ha).

Criterio 10. Arreglo espacial del corredor en la red de hábitat. Esta variable se basa en la categorización diseñada en el capítulo anterior para describir la posición de cada corredor en la red de hábitat de la que forma parte. En esta variable existe un conflicto entre dos objetivos parciales que contribuyen al objetivo global del presente análisis: el mantenimiento de la conectividad estructural de la red de hábitat y la maximización de la funcionalidad de los corredores. Este conflicto es evidente al considerar la contribución potencial de cada categoría a estos dos objetivos: un corredor redundante no contribuye significativamente a la conectividad estructural de la red de hábitat en la que se encuentra, sin embargo, es muy probable que el movimiento de organismos entre los parches que conecta sea mayor que en cualquier otra categoría de arreglo espacial. Para el presente análisis decidí dar prioridad al primer objetivo: el mantenimiento de la conectividad estructural de la red de hábitat. De esta manera, la relación de preferencia entre las alternativas para este criterio se basa en los efectos probables de la desaparición del corredor (ver discusión del capítulo 1). El orden de preferencia establecido es el siguiente:

1)Corredores en línea; 2)corredores simples ó corredores complejos; 3)corredores en circuito; 4)corredores múltiples; 5)corredores redundantes.

2.2.2. Estandarización y agregación de criterios.

La estandarización de los valores obtenidos para cada criterio permite integrar los valores de todas las variables en una escala común. En esta fase del análisis puede incorporarse información sobre la contribución de cada criterio al objetivo global mediante el uso de distintas funciones de estandarización. En el presente estudio utilicé tres distintos métodos de estandarización. El programa

DEFINITE 2.0 estandariza automáticamente las variables ordinales, asignándoles un valor en el intervalo [0,1]. Para estandarizar cuatro de los criterios (área, relación área/borde, ancho del corredor y área de los parches), utilicé una función asintótica, dado que estas variables presentan valores extremos muy alejados de la mayoría de los datos. La utilización de una función asintótica reduce la diferencia entre los valores extremos y el resto de los datos. Para estandarizar los valores de los demás criterios utilicé una función lineal. (Figura 2.1).

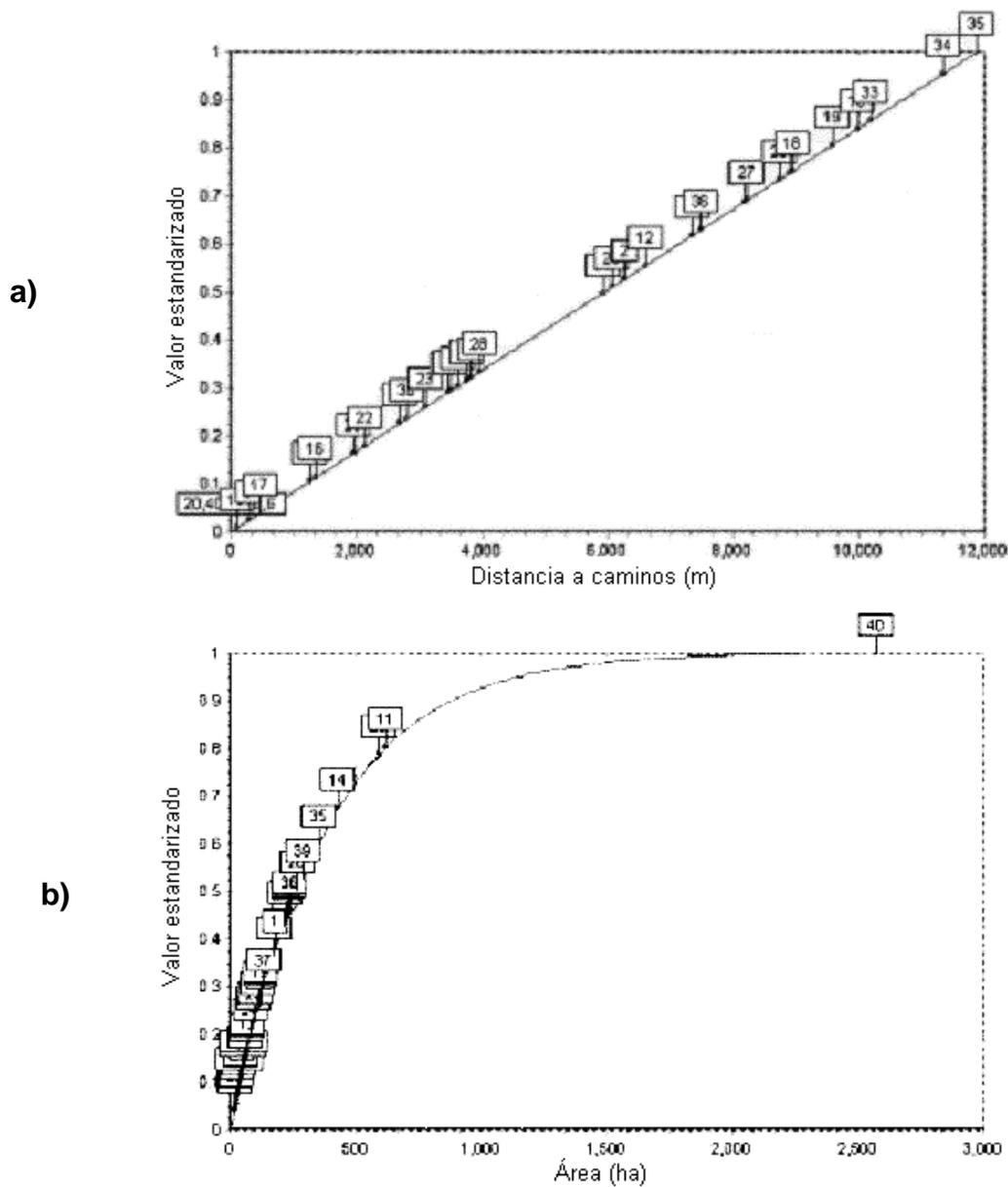


Figura 2.1. Ejemplo de las funciones de estandarización utilizadas para la agregación de los criterios: a) Función lineal para estandarizar los valores de distancia a caminos. b) Función asintótica para estandarizar los valores de área del corredor.

Un punto crítico de los MMC es la asignación de pesos a los diferentes criterios de evaluación. Dado que no existe información sobre la manera en que las diferentes variables utilizadas interactúan en la determinación de la funcionalidad de los corredores, en el presente estudio realicé varios análisis alternativos representando diferentes valores de peso para los criterios. Primero realicé un análisis global en el que todos los criterios de evaluación tienen el mismo peso (0.1). Adicionalmente, construí distintos escenarios, uno para cada criterio, en los que asigné un peso de 0.18 al criterio central y de 0.09 al resto de los criterios. Elegí estos valores para que el criterio central tuviera dos veces la importancia de los demás criterios, y la sumatoria de los pesos de los 10 criterios fuera 1, como lo exige el método. Estos escenarios permiten detectar cambios en el orden de prioridad obtenido al acentuar la importancia relativa de cada uno de los criterios de evaluación.

2.3. RESULTADOS

Los valores de los índices agregados, para el análisis global y para cada uno de los escenarios, se presentan en la Figura 2.2. El orden de prioridad de conservación de los corredores para los distintos escenarios (Cuadro 2.1), se deriva de los valores obtenidos para estos índices. La Figura 2.3 representa la contribución de cada criterio de evaluación al índice agregado del análisis global.

Cuadro 2.1. Orden de prioridad de conservación de los corredores bajo distintos escenarios de pesos, cada uno acentuando un criterio. Las columnas son los escenarios. Los números identifican cada corredor (Anexo I), y la prioridad de conservación es mayor hacia arriba de la columna. UA= Unidad ambiental dominante en el corredor. CTV= Cobertura del terreno en la matriz vecina. D. caminos= Distancia mínima a caminos. D. pueblos= Distancia mínima a pueblos.

Índice global	UA	CTV	D. caminos	D. pueblos	Área	Área/borde	Largo	Ancho	Área parches	Arreglo
40	18	40	13	38	40	40	39	40	40	40
39	13	39	18	40	39	39	13	39	39	39
18	40	18	33	18	18	13	18	13	18	18
13	39	38	40	13	13	18	40	18	32	13
38	32	32	34	39	32	32	32	32	33	38
32	33	13	39	9	38	33	38	33	38	2
33	9	2	9	32	11	38	33	38	13	30
9	7	7	32	33	33	34	34	9	34	32
34	34	33	38	7	14	9	9	34	30	33
2	38	30	2	1	2	2	30	2	36	14
30	14	36	36	2	7	30	2	30	9	23
7	12	9	35	34	9	7	12	7	14	11
36	36	34	7	30	36	36	23	11	11	12
14	20	20	14	23	28	11	7	36	7	9
11	2	1	12	36	34	23	36	14	20	34
12	11	28	30	12	20	14	21	23	2	28
20	21	35	19	21	35	12	8	12	12	20
23	23	14	11	11	30	20	27	20	29	35
1	30	11	27	14	1	35	6	1	37	21
28	28	12	37	27	12	1	1	28	28	1
35	8	6	26	20	23	28	3	35	1	7
21	3	23	23	6	37	21	24	21	23	8
27	27	21	1	28	29	6	11	8	3	36
8	37	29	28	3	26	8	20	6	27	19
37	19	31	21	8	21	27	37	27	35	6
6	17	27	24	19	19	3	19	37	6	16
19	16	8	20	35	27	17	14	3	24	3
3	10	37	25	26	6	29	16	24	8	31
24	5	19	29	24	8	37	17	29	21	17
29	24	3	8	37	5	31	31	17	26	10
26	26	24	6	16	3	24	10	19	25	22
17	15	26	31	25	15	19	35	26	5	15
16	6	17	3	17	24	10	29	10	19	27
10	25	16	16	29	17	26	22	16	17	37
31	1	10	17	15	10	15	25	5	10	5
25	4	25	10	22	25	16	26	31	16	24
5	22	5	22	10	16	5	15	15	22	29
15	35	15	5	4	31	25	5	25	31	26
22	29	22	15	31	22	4	4	4	4	4
4	31	4	4	5	4	22	28	22	15	25



Figura 2.2. Índice agregado de los 40 corredores de vegetación, para el análisis global y los escenarios que acentúan el efecto de cada uno de los criterios. El orden en que se presentan los corredores sobre el eje X es el orden de prioridad producido por el análisis global. UA= Unidad ambiental dominante en el corredor. CTV= Cobertura del terreno en la matriz vecina.

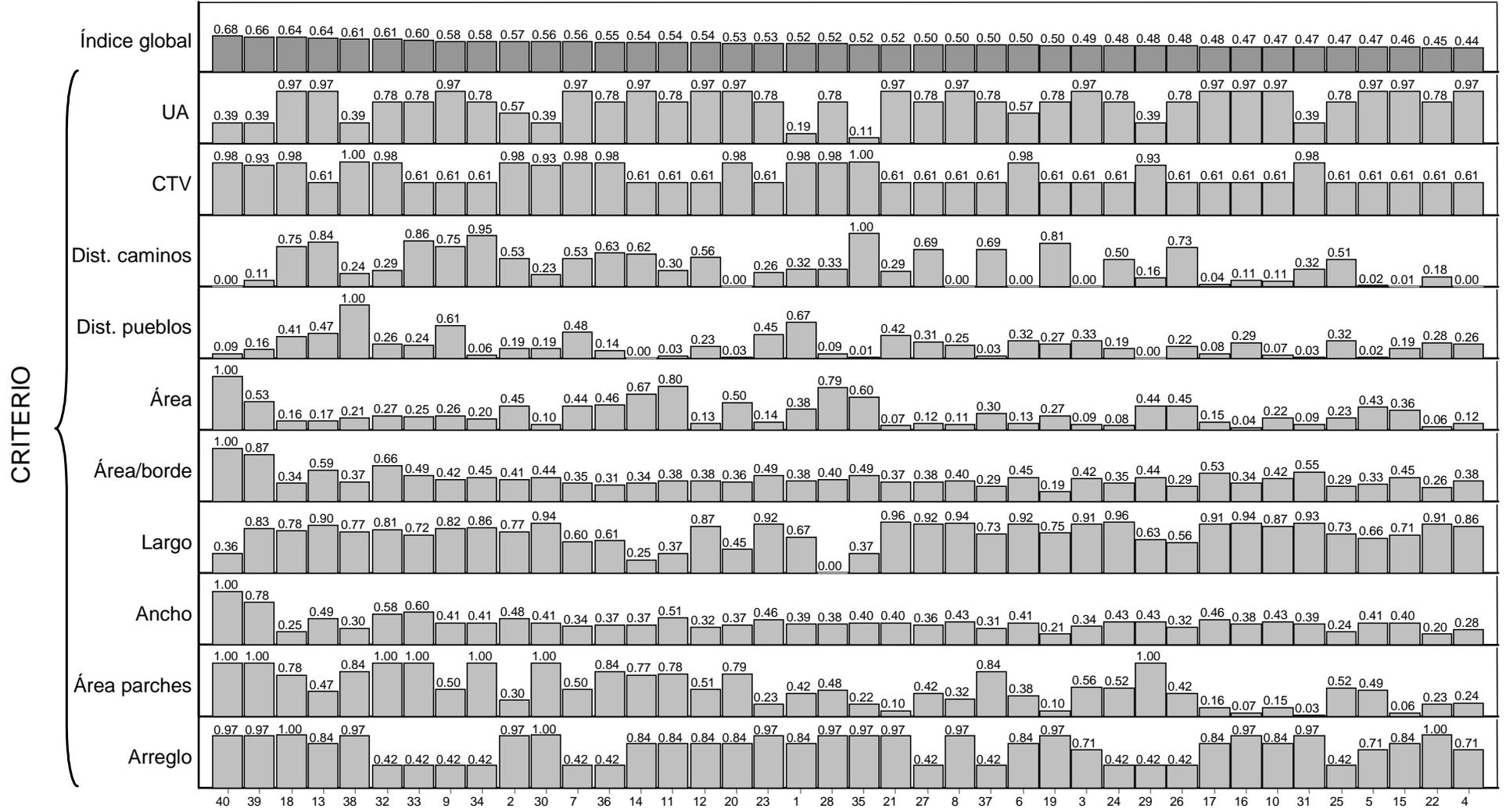


Figura 2.3. Contribución de cada criterio de evaluación al índice agregado global para los 40 corredores de vegetación. Los números sobre las barras son los valores estandarizados para cada variable. UA= Unidad ambiental dominante en el corredor. CTV= Cobertura del terreno en la matriz vecina.

2.4. DISCUSIÓN

La estructuración del problema de evaluación fue guiada por el objetivo global de maximizar la aportación potencial de los corredores a la conectividad de hábitat para el tapir mesoamericano. Este objetivo puede perseguirse mediante dos estrategias distintas: el mantenimiento de la conectividad estructural de una red de hábitat del mayor tamaño posible, o la conservación de corredores con mayores posibilidades de funcionalidad, estimada a partir de sus características topológicas y ambientales, y de su contexto espacial. El presente análisis integra indicadores para estos dos objetivos parciales, sin embargo, es necesario establecer prioridades entre objetivos durante la estructuración del problema. Por ejemplo, al definir las relaciones de preferencia para el criterio de arreglo espacial, es indispensable enfocarse en uno solo de los dos objetivos mencionados, debido a que los órdenes de preferencia generados por cada uno serían prácticamente inversos. La decisión de dar prioridad al objetivo de conectividad estructural se basa en el hecho de que no existe información, experimental u observacional, sobre la conectividad funcional proporcionada por corredores en distintas posiciones respecto a la red de hábitat en la que se encuentran. Esto plantea un interesante problema de investigación en un tema de frontera en biología de la conservación.

La relación de preferencia establecida para las categorías de arreglo espacial está basada en las consideraciones teóricas planteadas en la discusión del capítulo 1. La categoría de corredores en línea ocupa el primer lugar en el orden de preferencia, bajo el supuesto de que la desaparición de un corredor central en la red de hábitat generaría dos redes aisladas entre sí, aumentando la probabilidad de extinción en toda la red. Considero este evento como más dañino que la desaparición de un corredor simple o uno complejo, que sería muy grave para la población del fragmento al que conduce, pero tendría un efecto menor sobre el resto de la red. Alternativamente, podría considerarse que los corredores simples y los complejos son más importantes porque el aislamiento total de un

fragmento acarrea el mayor riesgo de extinción local. Esto generaría una inversión entre las primeras dos posiciones de la relación de preferencia para este criterio, sin afectar gravemente el resultado del análisis.

De acuerdo al objetivo planteado, en el presente análisis decidí interpretar el área de los corredores de vegetación como un beneficio para su funcionalidad. Alternativamente, este criterio podría interpretarse como un costo asociado a la conservación de estos elementos del paisaje (Gurd et al. 2001).

El orden de preferencia establecido para la relación de área/borde supone que los corredores con formas más regulares son más funcionales (Soulé y Gilpin 1991). Este supuesto asume una conducta de aversión a los bordes y un mayor riesgo de mortandad en estos sitios. El tapir puede verse beneficiado por la abundancia de vegetación secundaria típica de los bordes, por lo que es posible que no muestre una conducta de aversión a los bordes (ver Kinnaird et al. 2003) ni una preferencia estricta por los corredores con formas más regulares. Sin embargo, ante la posibilidad de una mayor mortandad en los bordes, la postura más conservadora es asumir una mayor funcionalidad de los corredores de forma regular.

El criterio de área de los parches conectados da prioridad a los corredores que mantienen la conectividad de redes de hábitat de mayor tamaño. Existe una gran diferencia en área (de un orden de magnitud) entre el parche que incluye a la RBMA y el resto de los parches de vegetación nativa. Este hecho es una posible fuente de confusión para este criterio, dado que integré esta variable sumando las áreas de los parches conectados. De este modo, un corredor que conecta a la RBMA con un parche pequeño obtendrá un valor más alto en este criterio que un corredor que conecte dos parches grandes. Este efecto se reduce por el método de estandarización utilizado, mediante una función asintótica, lo cual acerca los valores extremos al resto de los datos. El resultado de este efecto no es del todo indeseable, dado que mantener la conectividad de la RBMA con otras áreas

conservadas de la región es un objetivo de conservación señalado frecuentemente (Cuarón 1991, March 1994, Global Environment Facility 2000).

La utilización de una función asintótica para la estandarización de algunos criterios se basa en la necesidad de acercar valores extremos, como ya se ha explicado para el caso del área de los parches conectados. En el caso del criterio de ancho del corredor esta decisión se sustenta, además, en resultados de estudios de simulación que señalan un incremento asintótico de la funcionalidad del corredor con el aumento de esta variable (Soulé y Gilpin 1991, Tischendorf y Wissel 1997).

Los órdenes de prioridad producidos por los diferentes escenarios son relativamente similares entre sí. Puede observarse, por ejemplo, que los corredores que ocupan las primeras posiciones en el análisis global (40, 39, 13, 18) mantienen posiciones altas en el resto de los escenarios, aún cuando el orden entre ellos se modifique. De manera similar, el corredor 4 ocupa la última posición en el análisis global y se mantiene en posiciones muy bajas en el resto de los escenarios. Sin embargo, puede notarse que algunos escenarios generan cambios más importantes en el orden de prioridad. El caso más evidente es el del escenario que acentúa el criterio de distancia a caminos. La sensibilidad del resultado a este criterio indica que algunos de los corredores más importantes y con un mayor potencial de ser funcionales están limitados por la presencia de un camino. Este resultado argumenta a favor del establecimiento de medidas de mitigación para el efecto deletéreo de la presencia de caminos, como son los pasos para vida silvestre (Forman y Alexander 1998).

Los corredores 40 y 39 aparecen en las primeras posiciones de prioridad en la mayoría de los escenarios. Este resultado está relacionado con el hecho de que estos dos son corredores a mayor escala (ver capítulo 1). De este modo, estos corredores tienen, por definición, valores más altos para el criterio de ancho del corredor, lo cual repercute en una tendencia a tener valores altos para otras

variables topológicas, como el área y la relación área/borde. Hay, sin embargo, otros factores que contribuyen a la posición prioritaria de estos corredores, específicamente el hecho de que conectan con la RBMA y la cobertura del terreno existente en la matriz adyacente a ellos.

El análisis detallado de la contribución de cada criterio al índice agregado (Figura 2.3) es una manera eficiente de identificar medidas de manejo pertinentes para los distintos corredores, identificando los criterios con valores más bajos para cada corredor particular. Si estos valores bajos están relacionados con características ambientales (unidad ambiental, cobertura del terreno en la matriz), las acciones de manejo más indicadas pueden ser medidas de mejoramiento del hábitat o reconversión productiva en las parcelas adyacentes. Si los criterios con valores bajos son indicadores de perturbación (distancia a caminos y pueblos), la funcionalidad del corredor puede incrementarse con medidas de protección como la regulación de la cacería. Si los criterios con valores bajos son variables topológicas, podría ser pertinente la instauración de programas de restauración ecológica.

Los métodos multicriterio de soporte a las decisiones aplicados a problemas socioambientales tienen como objetivo la comparación de diferentes opciones de manejo, proyectos o tecnologías, para apoyar un proceso de planeación. En el presente estudio utilicé esta herramienta metodológica para obtener un orden de prioridad de conservación de los corredores, que puede ser útil para guiar la asignación de recursos económicos. Es necesario señalar, sin embargo, que los corredores individuales no son opciones en el sentido estricto, ya que las opciones de conservación reales deberían ser diferentes grupos de corredores. La jerarquización producida en el presente capítulo es útil para la selección de los elementos a incluir en estos grupos, pero es necesario mantener una perspectiva de paisaje con el objetivo de conservar redes de hábitat interconectadas.

En la jerarquización producida hay casos en los que los valores del índice agregado son iguales para dos o más corredores. En estos casos debe tenerse en mente el objetivo de conservar redes de hábitat interconectadas para determinar la prioridad de conservación de cada corredor. El contexto espacial de los corredores es de extrema importancia para resolver estos “empates”, por lo que los escenarios construidos para los criterios de área de los parches conectados y arreglo espacial son de gran utilidad.

El análisis presentado en este capítulo se basa únicamente en criterios relacionados con la conectividad del paisaje. Sin embargo, es factible estructurar un análisis similar que incorpore otros criterios ecológicos (e. g. biodiversidad), y considere costos económicos (monetarios y de oportunidad), así como distintos factores sociales y culturales vinculados a la conservación de los corredores. Los MMC permiten modelar las preferencias de distintos grupos de interés y actores sociales, y explorar los posibles conflictos entre estos grupos y entre los criterios de evaluación (Lahdelma 2000). La ampliación del presente análisis en el sentido señalado sería deseable para la planeación de un programa de conservación de corredores de vegetación nativa en la zona de estudio.

3. CONCLUSIONES GENERALES

La Selva Lacandona mantiene un alto grado de conectividad estructural de la vegetación nativa. Incluso en Marqués de Comillas, que es una de las zonas más perturbadas de la región, la vegetación nativa remanente se encuentra en dos grandes redes interconectadas.

El método elaborado en este trabajo permite la identificación de corredores biológicos adaptados a las necesidades de una especie particular, a partir de un mínimo de insumos cartográficos. Por otro lado, el método requiere de información biológica básica de la especie focal, referente a sus preferencias de hábitat, requerimientos espaciales y hábitos de movimiento.

El proceso de identificación de corredores permite focalizar los esfuerzos de conservación. En las zonas estudiadas, manejando intensivamente un porcentaje mínimo de la superficie puede mantenerse la conectividad estructural de un alto porcentaje de la vegetación nativa, protegiendo a una buena parte de la biota nativa y manteniendo la funcionalidad de muchos procesos ecológicos. El objetivo del manejo debe ser mantener redes interconectadas de vegetación nativa, por lo que debe procurarse la conservación de los parches que las conforman.

La caracterización de los corredores identificados permite estimar su funcionalidad. Dada la importancia de las características topológicas para la funcionalidad de los corredores, esta estimación es posible aún con una base cartográfica limitada. Sin embargo, la funcionalidad de estos corredores para el tapir debe ser corroborada en el campo. Por otro lado, la caracterización de los corredores permite identificar medidas de manejo pertinentes para la conservación de estos elementos del paisaje.

Durante el proceso de caracterización se generó una categorización de los corredores basada en su situación espacial respecto a la red de hábitat en la que

se encuentran. Esta categorización es una innovación del presente trabajo, y expone la necesidad de investigar el papel que este factor juega en la funcionalidad de los corredores biológicos.

LITERATURA CITADA.

- Andreassen, H. P., S. Halle y R. A. Ims. 1996. Optimal width of movement corridors for root voles: not too narrow, not too wide. *Journal of Applied Ecology* 33:63-70.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:355-366.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Baskin, Y. 2002. A plague of rats and rubbervines. The growing threat of species invasions. Island Press, Washington.
- Beier, P. y R. F. Noss. 1998. Do habitat corridors provide connectivity?. *Conservation Biology* 12:1241-1252.
- Bodmer, R. E. 1990. Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *Journal of Tropical Ecology* 6:191-201
- Brooks, D. M. y J. F. Eisenberg. 1999. Estado y biología de los tapires neotropicales: perspectiva general. Págs 409-414 en: Manejo y conservación de fauna silvestre en América Latina. Fang, T. G., O. L. Montenegro y R. E. Bodmer (eds). Wildlife Conservation Society, University of Florida, Florida.
- Brown, J.H. y A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58:445- 449.
- Carrillo, E., G. Wong y A. D. Cuarón. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology* 14:1580-1591.
- Cuarón, A. D. 1991. Conservación de los primates y sus hábitats en en el sur de México. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia.
- Cuarón, A. D. 1997a. Land-cover changes and mammal conservation in Mesoamérica. Tesis doctoral. Universidad de Cambridge.
- Cuarón, A. D. 1997b. Conspecific aggression and predation: costs for a solitary mantled howler monkey. *Folia Primatológica* 68:100-105.
- Cuarón, A. D. 2000. Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical region: A modeling approach. *Conservation Biology* 14:1676-1692.
- Ditt, E. H. 2002. Fragmentos florestais no Pontal do Paranapanema. Annablume/ Instituto de Pesquisas Ecológicas/ Instituto Internacional de Educação do Brasil, São Paulo.

- Fahrig, L. y G. Merriam. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66:1762-1768.
- Fahrig, L. y G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50-59.
- Fischer, J., D. B. Lindenmayer y I. Fazey. 2004. Appreciating ecological complexity: Habitat contours as a conceptual landscape model. *Conservation Biology* 18:1245-1253.
- Flesher, K. M. y E. Ley. 1996. A frontier model for landscape ecology: the tapir in Honduras. *Environmental and Ecological Statistics* 3:119-125.
- Forman, R. T. T. y L. E. Alexander. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review on Ecology and Systematics* 29:207-231.
- Forman, R. T. T. y M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, USA.
- Fragoso, J. M. 1987. Habitat preferences and social structure of tapir. M. Sc. Thesis. University of Ontario, Canada.
- Fuller, T., M. Munguía, M. Mayfield, V. Sánchez-Cordero y S. Sarkar. 2005. Using connectivity to integrate conservation and restoration planning: A case study from central México. Inédito.
- Galván, Y. M. 2004. Métodos multicriterio en la evaluación de sustentabilidad de sistemas de manejo de recursos naturales: el caso de las estufas eficientes de leña. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Glavac, V., C. Grillenberg, W. Hakes y H. Ziezold. 1992. On the nature of vegetation boundaries, undisturbed floodplain forest communities as an example: a contribution to the continuum/ discontinuum controversy. *Vegetatio* 101:123-144.
- Global Environment Facility. 2000. Corredor Biológico Mesoamericano- México. Documento con la descripción detallada del proyecto. Disponible en: <http://www.cbmm.gob.mx/archivos/PAD-espanol.pdf>
- Gurd D. B., T. D. Nudds y D. H. Rivard. 2001. Conservation of mammals in eastern North American wildlife reserves: how small is too small?. *Conservation Biology* 15:1355-1363.
- Haddad, N. M. 1999. Corridor use predicted from behaviors at habitat boundaries. *The American Naturalist* 153:215-227.
- Haddad, N. M. 2000. Corridor length and patch colonization by a butterfly, *Junonia coenia*. *Conservation Biology* 14:738-745.
- Haddad, N. M., D. K. Rosenberg y B. R. Noon. 2000. On experimentation and the study of corridors: response to Beier and Noss. *Conservation Biology* 14:1543-1545.

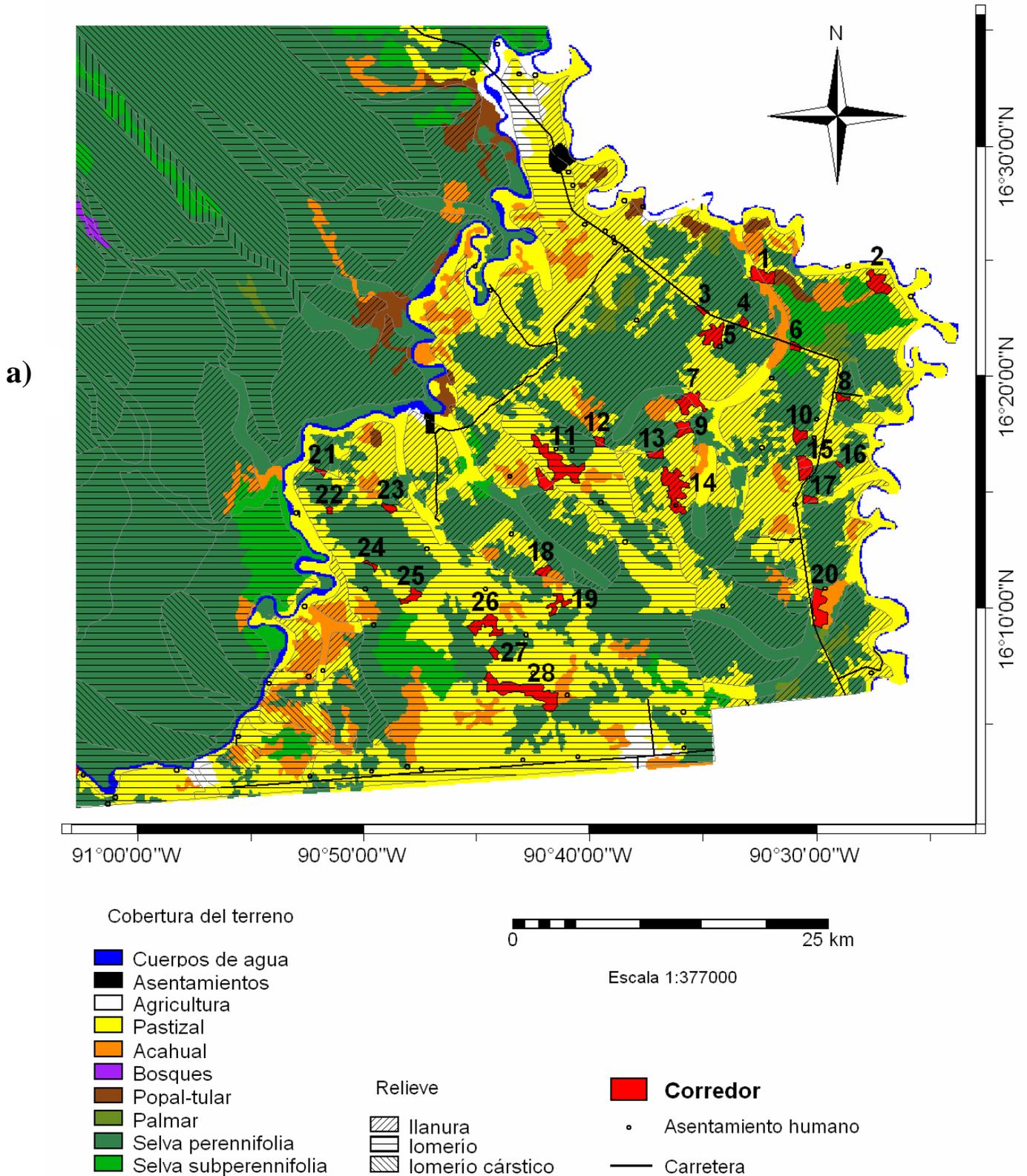
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12:321-334.
- Harris, L.D. 1984. *The fragmented forest*. University of Chicago Press, Chicago.
- Harris, L. D. y J. Scheck. 1991. From implications to applications: the dispersal corridor principle applied to the conservation of biological diversity. Págs. 189-220 en: *Nature conservation 2: The role of corridors*. Saunders, D. A. y R. J. Hobbs (eds). Surrey Beatty & Sons. Australia.
- Harrison, R. H. 1992. Toward a theory of inter-refuge corridor design. *Conservation Biology* 6:293-295.
- Hobbs, R. J. 1992. The role of corridors in conservation: solution or bandwagon?. *Tree* 7:389-392.
- Inventario Nacional Forestal 2000. *Vegetación y Uso del Suelo-2000*. Disponible en: <http://Infoteca.semarnat.gob.mx/Metadatos/inventario2000.html>
- IUCN. 2003. *The 2003 IUCN Red list of threatened species*. IUCN. Gland, Switzerland. Disponible en: <http://www.redlist.org>
- Kershaw, M., G. M. Mace y P. H. Williams. 1995. Threatened status, rarity, and diversity as alternative selection measures for protected areas: a test using Afrotropical antelopes. *Conservation Biology* 9:324-334.
- Kinnaird, M. F., E. W. Sanderson, T. G. O'Brien, H. T. Wibisono, y G. Woolmer. 2003. Deforestation trends in a tropical landscape and implications for endangered large mammals. *Conservation Biology* 17:245-257.
- Lahdelma, R., P. Salminen y J. Hokkanen. 2000. Using multicriteria methods in environmental planning and management. *Environmental Management* 26:595-605.
- Lambeck, R. J. 1997. Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology* 11:849-856.
- Laurance, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57:205-219.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance y E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16 :605-618.
- Levins, R. A. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237-240.
- Lidicker, W. Z. Jr. (Ed.) 1995. *Landscape approaches in mammalian ecology and conservation*. University of Minnesota Press, USA.

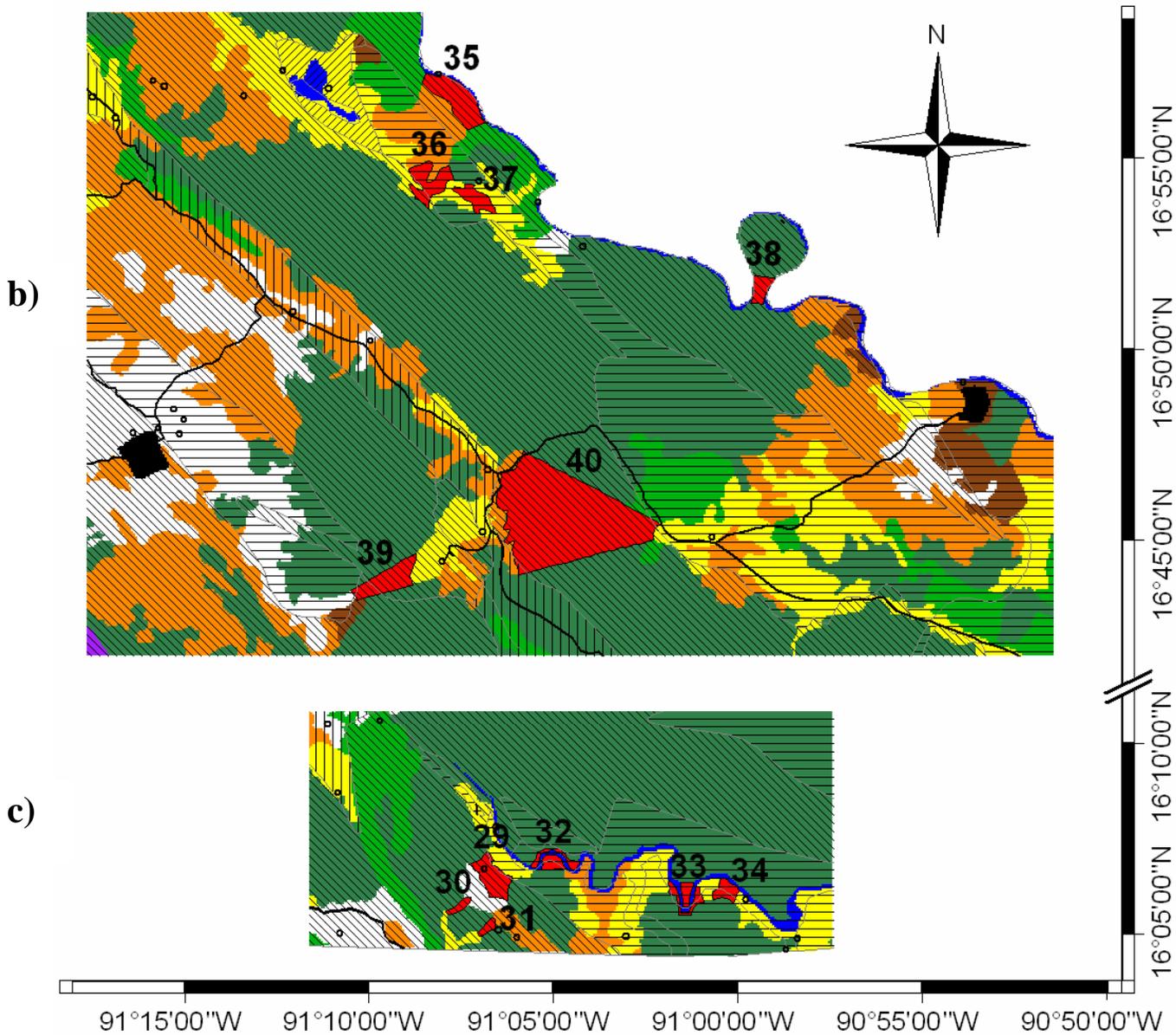
- Lindenmayer, D. B. y H. A. Nix. 1993. Ecological principles for the design of wildlife corridors. *Conservation Biology* 7:627-630.
- March, I. J. 1994. Situación actual del tapir en México. Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste, Serie monográfica no. 1. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Margules, C. R., A. O. Nicholls y R. L. Pressey. 1988. Selecting networks of reserves to maximise biological diversity. *Biological Conservation* 43:63-76.
- Matola, S., A. D. Cuarón y H. Rubio-Torgler. 1997. Status and action plan of Baird's tapir (*Tapirus bairdii*). Págs 29-45 en: Tapirs- Status survey and conservation action plan. Brooks, D. M., R. E. Bodmer y S. Matola (eds). IUCN/SSC Tapir Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland y Cambridge.
- McArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- McIntyre, S. y G. W. Barrett. 1992. Habitat variegation, an alternative to fragmentation. *Conservation Biology* 6:146-147.
- Merriam, G. 1984. Connectivity: A fundamental ecological characteristic of landscape pattern. Págs 5-15 en: Proceedings First International Seminar on Methodology in Landscape Ecological Research and Planning. Theme I. Brandt J. y P. Agger (eds). International Association for Landscape Ecology. Roskilde University. Roskilde.
- Merriam, G. 1991. Corridors and connectivity: animal populations in heterogeneous environments. Págs. 133-142 en: Nature conservation 2: The role of corridors. Saunders, D. A. y R. J. Hobbs (eds). Surrey Beatty & Sons. Australia.
- Muench, C. E. 2001. Patrones de uso del hábitat del tapir (*Tapirus bairdii*) en dos localidades de la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Naranjo, E. J. 1995. Abundancia y uso de hábitat del tapir (*Tapirus bairdii*) en un bosque tropical húmedo de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical* 4:20-31.
- Naranjo, E. J. 2002. Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon Forest, México. Tesis doctoral, Florida University, USA.
- Naranjo, E. J. y E. Cruz. 1998. Ecología del tapir (*Tapirus bairdii*) en la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 73:111-125.
- Naveh, Z. 1982. Landscape ecology as an emerging branch of human ecosystem science. *Advanced Ecological Research* 12:189-237.
- Naveh, Z. y A. S. Lieberman. 1984. Landscape Ecology: Theory and Application. Springer-Verlag, New York, USA.

- Nicholls, A. O. y C. R. Margules. 1991. The design of studies to demonstrate the biological importance of corridors. Págs. 49-61 en: Nature conservation 2: The role of corridors. Saunders, D. A. y R. J. Hobbs (eds). Surrey Beatty & Sons. Australia.
- Noss, R. F. y P. Beier. 2000. Arguing over little things: response to Haddad et. al. Conservation Biology 14:1546-1548.
- Pressey, R. L., C. J. Humphries, C. R. Margules, R. I. Vane-Wright y P. H. Williams. 1993. Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. Trends in Ecology and Evolution 8:124-128.
- Pressey, R. L., H. P. Possingham y C. R. Margules. 1996. Optimality in reserve selection algorithms: When does it matter and how much?. Biological Conservation 76:259-267.
- Rosenberg, D. K., B. R. Noon y E. C. Meslow. 1997. Biological corridors: form, function and efficacy. Bioscience 47:677-687.
- Rothley, K. D. 1999. Designing bioreserve networks to satisfy multiple, conflicting demands. Ecological Applications 9:741-750.
- Roy, B. 1996. Multicriteria methodology for decision aiding. Kluwer Academic Publishers, London.
- Saunders, D. A. y C. P. de Rebeira. 1991. Values of corridors to avian populations in a fragmented landscape. Págs. 221-240 en: Nature conservation 2: The role of corridors. Saunders, D. A. y R. J. Hobbs (eds). Surrey Beatty & Sons. Australia.
- Saunders, D. A. y R. J. Hobbs. 1991. The role of corridors in conservation: what do we know and where do we go? Págs. 421-427 en: Nature conservation 2: The role of corridors. Saunders, D. A. y R. J. Hobbs (eds). Surrey Beatty & Sons. Australia.
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.
Disponible en: <http://conabio.gob.mx/conocimiento/ise/doctos/NOM-059-ECOL-2001.pdf>
- Simberloff, D. y J. Cox. 1987. Consequences and costs of conservation corridors. Conservation Biology 1:63-71.
- Soulé, M. E. 1987. Viable populations for conservation. Cambridge University Press, London.
- Soulé, M. E. 1991. Theory and strategy. Págs. 91-104 en: Landscape linkages and biodiversity. Hudson, W. E. (ed). Island Press. Washington.
- Soulé, M. E. y M. E. Gilpin. 1991. The theory of wildlife corridor capability. Págs. 3-8 en: Nature conservation 2: The role of corridors. Saunders, D. A. y R. J. Hobbs (eds). Surrey Beatty & Sons. Australia.

- Terwilliger, V. J. 1978. Natural history of Baird's tapir on Barro Colorado Island, Panama Canal zone. *Biotropica* 10:211-220.
- Tischendorf, L. y C. Wissel. 1997. Corridors as conduits for small animals: attainable distances depending on movement pattern, boundary reaction and corridor width. *Oikos* 79:603-611.
- Trombulak, S. C. y C. A. Frissell. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14:18-30.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries y P. H. Williams. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55:235-254.
- Velázquez, A., J. F. Mas, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, P. C. Alcantara, R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra y J. L. Palacios. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso de suelo en México. *Gaceta Ecológica Nueva Época* No. 62. Instituto Nacional de Ecología y Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México D. F., México.
- Westphal, M. I. y H. P. Possingham. 2003. Applying a decision-theory framework to landscape planning for biodiversity: Follow-up to Watson et al. *Conservation Biology* 17:327-329.
- Wilcox, B. A. y D. D. Murphy. 1985. Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* 125:879-887.
- Williams, K. 1984. The Central American tapir (*Tapirus bairdii* Gill) in northwestern Costa Rica. Ph. D. dissertation. Michigan State University.

Anexo 1. Mapas de las zonas de estudio indicando los corredores de vegetación identificados. Los números identifican cada corredor particular. a) Marqués de Comillas. b) La Cojolita c) El Ixcán.





Cobertura del terreno

- Cuerpos de agua
- Asentamientos
- Agricultura
- Pastizal
- Acahual
- Bosques
- Popal-tular
- Palmar
- Selva perennifolia
- Selva subperennifolia

Relieve

- llanura
- lomerío
- lomerío cárstico

■ **Corredor**

- Asentamiento humano
- Carretera



Escala 1:300000

Anexo 2. Coordenadas geográficas de los corredores de vegetación identificados.

Corredor	Coordenadas extremas				Coordenadas centrales	
	N	W	S	E	Latitud	Longitud
1	16° 25' 29.03''	90° 31' 16.19''	16° 24' 42.57''	90° 30' 19.85''	16° 25' 02.41''	90° 30' 44.01''
2	16° 24' 48.69''	90° 26' 09.36''	16° 23' 57.30''	90° 25' 17.45''	16° 24' 19.04''	90° 25' 45.52''
3	16° 23' 58.66''	90° 33' 46.86''	16° 23' 37.91''	90° 33' 26.68''	16° 23' 48.64''	90° 33' 33.50''
4	16° 23' 22.34''	90° 32' 04.00''	16° 22' 55.17''	90° 31' 34.03''	16° 23' 07.20''	90° 31' 50.63''
5	16° 23' 01.36''	90° 33' 38.17''	16° 22' 11.52''	90° 32' 51.00''	16° 22' 40.97''	90° 33' 13.50''
6	16° 22' 08.87''	90° 29' 50.22''	16° 21' 41.31''	90° 29' 21.56''	16° 21' 51.37''	90° 29' 38.18''
7	16° 20' 19.22''	90° 34' 55.20''	16° 19' 29.20''	90° 33' 45.41''	16° 19' 56.47''	90° 34' 16.61''
8	16° 19' 45.56''	90° 27' 58.21''	16° 19' 27.33''	90° 27' 23.17''	16° 19' 31.03''	90° 27' 41.16''
9	16° 19' 05.43''	90° 35' 08.57''	16° 18' 30.97''	90° 34' 27.56''	16° 18' 49.95''	90° 34' 46.40''
10	16° 18' 20.82''	90° 29' 59.27''	16° 17' 50.79''	90° 29' 24.97''	16° 18' 07.27''	90° 29' 43.41''
11	16° 17' 53.65''	90° 41' 27.00''	16° 16' 30.51''	90° 39' 16.90''	16° 17' 18.86''	90° 40' 22.88''
12	16° 18' 46.22''	90° 38' 48.50''	16° 18' 16.87''	90° 38' 20.78''	16° 18' 32.53''	90° 38' 36.23''
13	16° 17' 54.96''	90° 36' 32.14''	16° 17' 38.15''	90° 35' 46.15''	16° 17' 46.55''	90° 36' 08.78''
14	16° 17' 12.48''	90° 35' 51.71''	16° 15' 10.40''	90° 34' 57.48''	16° 16' 16.94''	90° 35' 25.26''
15	16° 17' 12.42''	90° 29' 55.43''	16° 16' 13.47''	90° 29' 14.49''	16° 16' 44.33''	90° 29' 37.35''
16	16° 16' 50.40''	90° 28' 14.37''	16° 16' 36.63''	90° 27' 55.90''	16° 16' 44.46''	90° 28' 03.42''
17	16° 15' 31.03''	90° 29' 48.64	16° 15' 07.29''	90° 29' 05.26''	16° 15' 18.78''	90° 29' 27.96''
18	16° 13' 22.97''	90° 41' 52.41''	16° 12' 54.79''	90° 41' 07.25''	16° 13' 09.94''	90° 41' 29.12''
19	16° 12' 07.11''	90° 41' 16.37''	16° 11' 05.79''	90° 40' 28.20''	16° 11' 54.83''	90° 40' 50.87''
20	16° 11' 29.03''	90° 29' 42.35''	16° 09' 41.90''	90° 29' 18.86''	16° 10' 41.76''	90° 29' 39.34''
21	16° 18' 23.26''	90° 51' 12.40''	16° 17' 52.32''	90° 50' 39.05''	16° 18' 07.82''	90° 50' 58.33''
22	16° 16' 39.52''	90° 50' 50.41''	16° 16' 18.61''	90° 50' 31.39''	16° 16' 29.54''	90° 50' 40.29''
23	16° 16' 37.59''	90° 48' 23.47''	16° 16' 07.18''	90° 47' 45.12''	16° 16' 24.63''	90° 48' 05.77''
24	16° 14' 16.88''	90° 49' 22.12''	16° 13' 42.42''	90° 48' 45.22''	16° 14' 02.35''	90° 49' 03.04''
25	16° 12' 50.43''	90° 47' 55.56''	16° 12' 08.35''	90° 46' 53.11''	16° 12' 26.06''	90° 47' 20.77''
26	16° 11' 31.11''	90° 45' 03.61''	16° 10' 27.98''	90° 43' 26.85''	16° 11' 10.59''	90° 44' 01.75''
27	16° 10' 06.12''	90° 44' 10.22''	16° 09' 25.76''	90° 43' 43.64''	16° 09' 46.24''	90° 43' 57.43''
28	16° 08' 56.96''	90° 44' 28.34''	16° 07' 02.61''	90° 41' 16.56''	16° 08' 10.26''	90° 42' 54.33''
29	16° 07' 32.91''	91° 09' 41.06''	16° 06' 20.42''	91° 08' 34.02''	16° 06' 59.07''	91° 09' 08.32''
30	16° 06' 29.98''	91° 10' 27.32''	16° 06' 03.11''	91° 10' 24.59''	16° 06' 16.93''	91° 10' 09.64''
31	16° 05' 57.34''	91° 09' 39.62''	16° 05' 26.13''	91° 09' 32.48''	16° 05' 40.76''	91° 09' 21.93''
32	16° 07' 33.60''	91° 08' 00.72''	16° 07' 01.33''	91° 07' 07.43''	16° 07' 12.29''	91° 07' 30.56''
33	16° 06' 27.40''	91° 04' 21.42''	16° 05' 33.98''	91° 03' 35.45''	16° 06' 09.58''	91° 03' 57.97''
34	16° 06' 26.84''	91° 03' 10.94''	16° 05' 48.26''	91° 02' 30.85''	16° 06' 08.23''	91° 02' 54.29''
35	16° 58' 17.57''	91° 07' 18.40''	16° 56' 48.44''	91° 05' 48.35''	16° 57' 32.10''	91° 06' 18.90''
36	16° 55' 53.11''	91° 07' 54.18''	16° 54' 49.92''	91° 06' 46.77''	16° 55' 25.06''	91° 07' 15.81''
37	16° 55' 23.55''	91° 06' 26.75''	16° 54' 33.36''	91° 06' 01.50''	16° 55' 02.14''	91° 06' 15.29''
38	16° 52' 17.75''	90° 58' 51.68''	16° 51' 36.13''	90° 58' 34.03''	16° 51' 54.46''	90° 58' 46.70''
39	16° 45' 39.51''	91° 10' 16.77''	16° 44' 48.40''	91° 08' 29.75''	16° 45' 07.43''	91° 09' 22.81''
40	16° 48' 20.69''	91° 06' 14.91''	16° 45' 09.58''	91° 02' 01.51''	16° 46' 39.43''	91° 04' 22.64''

Anexo 3. Características físicas de los corredores de vegetación identificados. Pt= Popal-
tular; SS= Selva subperennifolia; SP= Selva perennifolia; Ila= Llanura; lom=
Lomerío; lomcars= Lomerío cárstico.

Corredor	No. unidades ambientales	Unidad dominante	Cobertura del terreno matriz	Dist. Min. Caminos (m)	Dist. Min. Pueblos (m)
1	2	Pt en Ila	pastizal/akahual	3814	5769
2	1	SS en Ila	pastizal/akahual	6273	1646
3	1	SP en Ila	pastizal	0	2885
4	1	SP en Ila	pastizal	0	2265
5	1	SP en Ila	pastizal	271	136
6	1	SS en Ila	pastizal/akahual	0	2769
7	1	SP en Ila	pastizal/akahual	6253	4143
8	1	SP en Ila	pastizal	0	2168
9	1	SP en Ila	pastizal	8886	5227
10	1	SP en Ila	pastizal	1258	581
11	2	SP en lom	pastizal	3620	271
12	2	SP en Ila	pastizal	6602	1955
13	1	SP en Ila	pastizal	9990	4066
14	1	SP en Ila	pastizal	7337	0
15	1	SP en Ila	pastizal	97	1626
16	1	SP en Ila	pastizal	1355	2497
17	1	SP en Ila	pastizal	465	716
18	1	SP en Ila	pastizal/akahual	8944	3504
19	1	SP en lom	pastizal	9583	2323
20	1	SP en Ila	pastizal/akahual	0	232
21	2	SP en Ila	pastizal	3446	3659
22	1	SP en lom	pastizal	2130	2420
23	1	SP en lom	pastizal	3098	3853
24	1	SP en lom	pastizal	5924	1626
25	1	SP en lom	pastizal	6079	2788
26	1	SP en lom	pastizal	8731	1878
27	1	SP en lom	pastizal	8228	2710
28	1	SP en lom	pastizal/akahual	3969	774
29	2	SP en lomcars	pastizal/agricultura	1936	0
30	1	SP en lomcars	pastizal/agricultura	2691	1626
31	1	SP en lomcars	pastizal/akahual	3756	232
32	1	SP en lom	pastizal/akahual	3504	2265
33	1	SP en lom	pastizal	10203	2033
34	1	SP en lom	pastizal	11345	542
35	2	SS en lomcars	rio/akahual	11887	97
36	2	SP en lom	pastizal/akahual	7492	1200
37	1	SP en lom	pastizal	8189	271
38	1	SP en lomcars	rio	2807	8615
39	3	SP en lomcars	pastizal/agricultura	1336	1336
40	4	SP en lomcars	pastizal/akahual	0	755

Anexo 4. Características topológicas de los corredores de vegetación identificados.

Corredor	Área (ha)	Longitud de borde (m)	Área /borde	Largo (m)	Ancho promedio (m)	Ancho mínimo (m)	Área parche 1 (ha)	Área parche 2 (ha)
1	182	5491	332	1771	924	362	3288	5416
2	231	6356	363	1199	1241	699	5416	296
3	37	974	380	491	781	761	3288	9814
4	48	1473	326	718	622	566	3288	1112
5	214	7827	273	1798	1006	402	9814	1112
6	52	1275	408	427	985	855	5416	2308
7	225	7635	295	2140	800	131	9814	1242
8	45	1302	346	300	1068	1002	5416	683
9	116	3134	370	928	987	799	9814	1242
10	94	2499	376	704	1059	1001	2308	353
11	622	18940	328	3359	1333	141	1482	23183
12	52	1588	327	706	722	700	9814	1482
13	69	1139	606	521	1271	1197	9814	227
14	429	14780	290	3987	861	300	23183	227
15	173	4196	412	1513	976	607	353	630
16	17	597	285	316	916	446	630	477
17	63	1210	521	502	1166	1097	630	2132
18	67	2354	285	1140	553	362	23183	1164
19	122	8227	148	1647	443	145	1164	439
20	268	8662	309	2885	862	463	23183	2132
21	29	915	317	198	954	853	890	773
22	22	1058	208	498	434	399	773	3415
23	56	1219	459	438	1160	1005	3415	715
24	32	1092	293	202	1077	986	3415	8375
25	99	4190	236	1452	524	284	3415	8375
26	230	9692	237	2321	740	203	8375	444
27	48	1484	324	422	847	706	8375	444
28	593	16809	353	6097	908	490	8375	863
29	221	5528	400	1959	1052	677	886	385456
30	39	971	402	341	991	944	385456	212
31	37	685	540	391	921	854	212	195
32	119	1601	743	1025	1609	1609	886	385456
33	110	2378	463	1504	1725	2604	385456	1442
34	83	1996	416	728	1011	822	385456	1442
35	351	7677	457	3330	967	497	2819	1242
36	235	9074	259	2053	866	447	1242	28261
37	134	5779	232	1436	701	302	1242	28261
38	92	2871	321	1232	664	506	28261	755
39	287	2127	1350	899	2817	2699	385456	7304
40	2573	9609	2678	3399	7121	6700	385456	28261