



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DISPONIBILIDAD Y CONECTIVIDAD DE
HÁBITAT, Y VIABILIDAD POBLACIONAL
PARA LOS FELINOS SILVESTRES DE LA
SELVA LACANDONA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA

ELVA DOMÍNGUEZ TORRES

TUTOR:

DR. ALFREDO DAVID CUARÓN OROZCO





Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno
Domínguez
Torres
Elva
elvadt@yahoo.com.mx
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
094390625
2. Datos del tutor
Dr.
Alfredo David
Cuarón
Orozco
3. Datos del sinodal 1
Dr.
José Jaime
Zúñiga
Vega
4. Datos del sinodal 2
Dra.
Ella
Vázquez
Domínguez
5. Datos del sinodal 3
Dr.
David
Valenzuela
Galván
6. Datos del sinodal 4
M. en C.
Carlos Erik
Muench
Spitzer
7. Datos del trabajo escrito
Disponibilidad y conectividad de hábitat,
y viabilidad poblacional para los felinos
silvestres de la Selva Lacandona
61 p.
2011



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Disponibilidad y conectividad de hábitat, y viabilidad poblacional para los felinos silvestres de la Selva Lacandona

realizado por **Domínguez Torres Elva** con número de cuenta **0-94390625** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dr. José Jaime Zúñiga Vega

Propietario Dra. Ella Vázquez Domínguez

Propietario Tutor Dr. Alfredo David Cuarón Orozco

Suplente Dr. David Valenzuela Galván

Suplente M. en C. Carlos Erik Muench Spitzer

Atentamente,

“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”

Ciudad Universitaria, D. F., a 08 de febrero de 2011

EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

MAG/CZS/cigs

Dedico esta tesis, mis esfuerzos por ser mejor cada día y todas las cosas buenas que soy a Rosa Elia Torres Varela y a Samuel Domínguez Montellano, mi mamá y mi papá. Gracias por la vida. Gracias por cada día de trabajo que me han dedicado, por todo lo que me han dado, que espero poder compensar. Gracias por su amor y fe en mí. Los amo y estoy muy orgullosa de los dos.

RECONOCIMIENTOS

Agradezco enormemente a los directamente implicados en el desarrollo de este trabajo:

A mi tutor Alfredo Cuarón por compartir tus conocimientos y por tus sabios consejos y comentarios durante todo el proyecto.

A mis sinodales. A Carlos Muench, por tu gran interés en este proyecto, desde sus inicios y por tu gran disposición para apoyarnos durante todo el tiempo que duró este trabajo. A Ella Vázquez, José Jaime Zúñiga y David Valenzuela, por su disposición y sus acertados comentarios que sirvieron enormemente para mejorar este trabajo.

A todos muchas gracias por ayudarme a terminar este trabajo y así terminar por fin mi carrera.

También agradezco a otras personas que también contribuyeron a este trabajo: A Emilio, por apoyarme durante este proceso de hacer una tesis que hemos compartido. A Adriana que le diste una revisada a uno de los primeros borradores y me hiciste observaciones importantes. A Enrique Martínez que me resolvió muy amablemente algunas dudas del programa que usé.

Aprovecho aquí para agradecer a los que me apoyaron en algún momento de la carrera. A mis maestros y compañeros. A Patricia Escalante, Vero Néquiz, Nohemí Chávez y Marco Gurrola, implicados en la realización de mi servicio social.

AGRADECIMIENTOS

Ya que terminar esta tesis significa que terminé mi carrera, etapa importante en la vida, aprovecho para dar las gracias por su compañía a las personas con las que he pasado los momentos más importantes de mi vida y que ya son parte de mí... Quienes son el agua fresca para la flor (o la hierba) que soy, sin la que no habría echado ninguna de estas hojas...

Más o menos en orden de aparición en mi vida, gracias a:

A mi mamá y mi papá, gracias por la vida. Los amo.

A mis Abuelitos Salustia, Bartolo, Amelia, y Tomás, gracias por que por ustedes la historia de mi vida empezó en mi Huilango querido.

A mis tíos Blanca e Hinmler, Elvia y Alejandro, Silvia y Guillermo y Froylán y Rogelia. A mis prim@s y sus espos@s: Carolina y Juan, Alejandro y Bárbarba, Vicky y Fede, Vero y Jorge, Karina y Carlos, Alejandro y Maribel, y a Elisa, Alma, Norma, Magdalena, Martha, Armando y Yesenia, por todos los momentos que hemos pasado juntos desde que la sangre nos reunió. A sus hij@s (mis sobrinos) por ampliar a estas familias, especialmente a Perlita, Sheila, Alberto y Angélica por los momentos que hemos compartido desde que ustedes nacieron.

A Sandra, casi hermana, con quien he compartido tantas cosas desde que te conocí en la prepa. También a tu familia.

A los animaniacs Emilio, Margarita (y a tu hija Celic) y Olga, y a Eduardo por todo lo que hemos compartido, por identificarme tanto con ustedes, lo que nos ha hermanado desde la facultad. También a sus familias.

A todos los locos; Edgardo, Aldo, Leonardo, Hugo, Arturo, César, Daniel, Ezequiel, Juan, Lucy, Hiram, Anidia, Edgar, Otero, Mario, Sergio, Rodrigo, Jorge, Alfredo, Erick, etc. por sus locuras con las que me divertí muchísimo sobre todo cuando estuvimos todos juntos en la facultad.

A otros amigos de la facultad. Rodrigo Tzunun, Isabel Cajero, Iskra, Noé Pacheco, Noé Becerra, José León, Alejandro Hunab y David Pérez.

A Vero y Rosalba con quienes he compartido muchas cosas desde que estuvimos juntas en el Instituto.

A mi comadre honoraria Isabel por las cosas que hemos compartido desde que nos conocimos en el Instituto. A tu familia. A las demás Wonder Girls Perla, Lidia, Liliana, Pilar, Sofia.

A Edi y a mi comadre oficial Rosa María y por todo lo que hemos compartido desde que mis papás y yo nos mudamos a San Martín (cuando íbamos en la primaria). A sus esposos, Alejandro y mi compadre Alberto. A sus hijos Itzel, Jorge Merari y Cristina; a los que son mis ahijados Ana, Israel y Andrés, por los momentos que hemos compartido desde que ustedes nacieron.

A Carlos y Adriana por todo lo que hemos vivido desde que la Lacandona nos hizo coincidir. A Alfredo por tus consejos desde que te buscamos pa dirigir nuestras tesis.

A mis bichas (que no son personas y no saben leer, pero que si son parte de mí) Talata, Pollera, Pelos, Zopilota, y Píldora por ser mis angelitos peludos. A mis otros angelitos peludos (que sí ya son angelitos) que me acompañaron en algún momento, Volcán, Capulín, Cariñosa, Niebla, Lalo, Pocho, Yuma, Escar y Sombra, los recordaré siempre.

¡A todos gracias por su compañía! Gracias a los que han compartido su familia conmigo y a los que han recibido a mi mamá y mi papá. ¡A todos los quiero! Recuerdo con cariño todos los momentos que hemos pasado juntos: partidos de fut y/o jaqui, clases, conciertos, viajes, películas y programas de tv, acampadas, acampadas en la azotea, salidas y prácticas de campo, mojadas en la lluvia, ríos, lagos o charcos, caminatas, maratones de juegos de mesa y videojuegos, risas, chistes, llanto, platicas, desveladas, sueños, baile, conciertos, canciones, preocupaciones, comidas, reflexiones... etc. Y si algún día me falla la memoria espero que estemos juntos para recordar estos momentos... o mejor aún, espero compartir nuevos momentos con todos ustedes... espero seguir compartiendo la vida con ustedes. ¡Que cada que estemos juntos sea una fiesta solo por estar vivos y juntos!

A la vida, el destino, las casualidades, las circunstancias, el tiempo, Dios o a lo qué/quién haya que agradecerle, le agradezco estar viva, tenerlos a ustedes: mi mamá, mi papá, amig@s y familia, que han hecho mi vida muy feliz... Y de paso le pido que todos los mencionados en estas tres páginas tengamos salud y una vida larga y dichosa.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	3
2. MARCO TEÓRICO	
2.1 Hábitat.....	5
2.2 Conectividad y corredores	
2.2.1 Conectividad.....	5
2.2.2 Corredores.....	7
2.3 Población mínima viable.....	9
3. OBJETIVOS.....	11
4. HIPOTESIS.....	11
5. ÁREA DE ESTUDIO.....	12
5.1 Selva Lacandona.....	12
5.2 Marqués de Comillas.....	13
6. ESPECIES DE ESTUDIO.....	15
6.1 Ocelote (<i>Leopardus pardalis</i>).....	16
6.2 Tigrillo (<i>Leopardus wiedii</i>).....	17
6.3 Puma (<i>Puma concolor</i>).....	19
6.4 Leoncillo (<i>Puma yagouaroundi</i>).....	20
6.5 Jaguar (<i>Panthera onca</i>).....	21
6.6 Comparación de las preferencias de hábitat de los felinos en selvas húmedas.....	22
7. MÉTODOS	
7.1 Caracterización del paisaje.....	24
7.2 Disponibilidad de hábitat.....	26
7.3 Identificación de corredores.....	26
7.4 Número potencial de individuos.....	29

8. RESULTADOS	
8.1 Caracterización del paisaje.....	31
8.2 Disponibilidad de hábitat.....	36
8.3 Identificación de corredores.....	36
8.4 Número potencial de individuos.....	40
9. DISCUSIÓN	
9.1 Caracterización del paisaje.....	41
9.2 Disponibilidad de hábitat.....	42
9.3 Identificación de corredores.....	44
9.4 Número potencial de individuos y población mínima viable.....	47
10. CONCLUSIONES.....	50
11. LITERATURA CITADA.....	52

RESUMEN

La destrucción del hábitat y la fragmentación son las principales amenazas a la conservación de la biodiversidad. La fragmentación no solo reduce la cantidad total de hábitat disponible si no que al mismo tiempo separa los remanentes de hábitat, evitando cada vez más el movimiento de los organismos en un paisaje previamente continuo. La conectividad es una medida de la habilidad de los organismos para moverse entre parches de hábitat a través de los elementos del paisaje. La pérdida de conectividad del hábitat puede traer efectos sobre la fauna como la extirpación local o la extinción de las especies. Una manera de contrarrestar la pérdida de conectividad es estableciendo o manteniendo corredores de hábitat.

Los efectos de los factores que provocan que las poblaciones se extingan se agudizan cuando la población es pequeña. Por esto el tamaño poblacional es un factor importante para su permanencia. Se ha querido definir cual es el número de individuos suficiente para que las poblaciones tengan mayores probabilidades de ser mantenerse en un determinado lapso de tiempo. De acuerdo con Soulé (1980) y Franklin (1980), respectivamente, son necesarios 50 individuos de población efectiva (reproductiva), para que una población sea viable a corto plazo y 500 individuos de población efectiva para asegurar su sobrevivencia a largo plazo (más de 100 años). De acuerdo con Nunney y Campbell (1993) y Frankham (1995), para que exista cierto número de población efectiva de alguna especie se requiere un tamaño poblacional total 5 a 10 veces más grande. De acuerdo con lo anterior es necesaria una población total de 250 a 500 individuos para la sobrevivencia a corto plazo (menos de 100 años) de una población y de 2,500 a 5,000 individuos para una sobrevivencia a largo plazo (más de 100 años).

Los felinos silvestres están entre los mamíferos con mayores requerimientos espaciales, y a menudo son incapaces de sobrevivir en áreas perturbadas, por estas razones son particularmente vulnerables a la pérdida de hábitat, lo hace a estas especies más vulnerables a que los tamaños de sus poblaciones se vean reducidos.

Evalué la disponibilidad de hábitat para los felinos silvestres, ocelote (*Leopardus pardalis*), tigrillo (*Leopardus wiedii*), puma (*Puma concolor*), leoncillo (*Puma yagouaroundi*) y jaguar (*Panthera onca*) en la parte oeste de Marqués de Comillas, que pertenece al remanente de selva alta perennifolia más importante en México: la Selva Lacandona. Identifiqué, los corredores de vegetación que mantienen la conectividad en el hábitat de cada especie dependiendo de sus requerimientos de hábitat y espaciales. Para identificar corredores usé una modificación del método de Muench (2006) que maneja criterios objetivos y sistemáticos. Por último, con base en las densidades encontradas a lo largo de su distribución, calculé el número de individuos de cada especie que potencialmente podrían albergar el área estudiada.

La disponibilidad de hábitat para los felinos silvestres de la zona de estudio fue, en orden creciente: jaguar (59% del área total analizada), tigrillo (67%), puma (67%), ocelote (68%) y leoncillo (98%). Se debe considerar que la preferencia por algún hábitat podría ser representada por gradientes más que por límites abruptos, con lo que podría modificarse área real ocupada por estas especies.

Por su amplia disponibilidad de hábitat excluí al leoncillo del análisis de identificación de corredores. Para las demás especies si analicé la presencia/ausencia de corredores. Dentro de la cobertura de hábitat del ocelote identifiqué 30 corredores, que conectan a siete parches. Dentro de la cobertura de hábitat del tigrillo identifiqué 36 corredores, que conectan a nueve parches. Dentro de la cobertura de hábitat del jaguar identifiqué 14 corredores que conectan a cinco parches. Algunas zonas conexión (corredores que conectan a los mismos parches) coinciden entre especies. Dentro de la cobertura de hábitat del puma no identifiqué corredores debido a sus amplios requerimientos espaciales y a la definición de corredor que usé. Sin embargo, dado que los corredores promueven el movimiento de fauna a varias escalas espaciales, podrían definirse corredores a otras escalas. En una escala más amplia toda la región Marqués de Comillas puede funcionar como corredor que permita el flujo genético a las poblaciones de felinos de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y a las poblaciones que viven en los refugios de Guatemala, sobretodo del norte de Quiché y Alta Verapaz, el sureste del Petén y las Montañas Maya (Cuarón 1997).

El método usado en el presente trabajo para identificar corredores es, con respecto al de Muench (2006), más efectivo al identificar todos los corredores entre parches del tamaño requerido por la especie, tomando en cuenta corredores de todos los tamaños. Por otro lado, el formato vectorial de las imágenes usadas en el presente trabajo para identificar corredores no fue el adecuado, ya que resultaron, en *buffers* amplios, corredores excepcionalmente amplios a los que tuve que reducir de forma arbitraria, lo cual reduce la cualidad sistemática del método.

En el área analizada solo es posible tener poblaciones viables a corto plazo de ocelote y leoncillo. En cuanto al número de individuos es necesario considerar que las poblaciones no están aisladas. Seguramente existe flujo de individuos entre las poblaciones de felinos del área estudiada en el presente trabajo y las poblaciones de las áreas aledañas como Montes Azules o la parte este de Marqués de Comillas. Este flujo alimenta a éstas poblaciones, lo que ayuda a su sobrevivencia. Este flujo se da solo si existe la conectividad suficiente entre estas áreas. Dado que difícilmente existe una región que pueda sostener una población aislada de felinos silvestres, la conectividad de hábitat a varias escalas es necesaria para lograr una permanencia de las poblaciones de felinos a largo plazo.

1. INTRODUCCIÓN

La crisis ambiental global que se vive actualmente ha sido causada por fenómenos como la destrucción de hábitat, la sobreexplotación de recursos, la introducción de especies y la contaminación. Además, los efectos negativos se han visto magnificados con el exagerado crecimiento poblacional humano. A causa de esto existe una grave degradación del medio ambiente, pérdida de hábitat y el lapso de extinción masiva más acelerado en la escala geológica que haya sido ocasionado por las acciones de una sola especie (Wilson 2002).

La deforestación, que es quizás la forma más contundente de cambios en la cobertura del terreno, es originada principalmente por el incremento extensivo de tierras agrícolas o ganaderas y la extracción ilícita de madera (Morán y Galletti 2002). Los bosques tropicales enfrentan en la actualidad un gran riesgo de desaparecer a nivel mundial debido principalmente a la expansión agropecuaria (Terborgh 1992, Laurance 1999). Los bosques tropicales húmedos mexicanos presentan las más altas tasas de deforestación entre los bosques cerrados existentes en el país (Velásquez *et al.* 2002). Se calcula que el 90% de los bosques tropicales húmedos en México han sido convertidos a tierras agrícolas o estructuras urbanas (Challenger 1998).

Los cambios en la cobertura del terreno, naturales e inducidos por actividades humanas, se traducen en cambios en la disponibilidad de hábitat, lo que puede tener efectos sobre la diversidad biológica (Cuarón 2000a y b). La reducción en la disponibilidad de hábitat trae consigo la pérdida de conectividad entre remanentes de hábitat, lo cual puede causar la extinción local o regional de especies nativas (Terborgh 1992). Por esto es importante mantener o, en el mejor de los casos, extender la disponibilidad y conectividad del hábitat de especies nativas (Crooks y Sanjayan 2006), con el fin de que el hábitat disponible soporte poblaciones de especies nativas que se mantengan en un largo plazo (Kumar 2003).

La pérdida de biodiversidad es un problema de alta prioridad en contra del que se han adoptado estrategias como el establecimiento de áreas naturales protegidas. Sin embargo, esta estrategia no es suficiente para lograr la conservación de una parte importante de la biodiversidad. Es por ello que se necesitan medidas adicionales, como la protección de remanentes de vegetación natural, la protección de especies en ecosistemas perturbados (Williams-Linera *et al.* 1992) y el mantenimiento de la conectividad de hábitat mediante corredores de vegetación (Beier 1995, Swenor *et al.* 2000, Maehr *et al.* 2002, Noss 1987).

Con el presente trabajo apporto información acerca de la disponibilidad y conectividad de hábitat para los felinos silvestres en un paisaje transformado, dentro del remanente de selva alta

perennifolia más importante en México: la Selva Lacandona, en Chiapas. Primero caracterizo el área de estudio identificando la superficie de cada tipo de vegetación existente en la zona. De acuerdo con los resultados de esta caracterización y con las preferencias de hábitat de cada especie, estimo la disponibilidad de hábitat para los felinos presentes en la zona. Después, por medio de un método objetivo y sistemático, identifiqué los corredores que mantienen la conectividad del hábitat de cada especie de felino. Por último, evalué si en la zona caracterizada es posible tener una población viable de las especies estudiadas. Los resultados de este trabajo son útiles para planear el manejo del paisaje mostrando las estructuras que deben conservarse prioritariamente y muestra que para que existan poblaciones de felinos viables a largo plazo es importante mantener la conectividad de su hábitat a varias escalas espaciales.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Hábitat

Para que una especie sea conservada efectivamente es útil determinar sus requerimientos espaciales y preferencias de hábitat, particularmente en áreas donde a causa de la pérdida de hábitat las poblaciones de especies nativas se ven disminuidas (Cuarón 2000a y b). Block y Brenan (1993) definen al hábitat como las condiciones y recursos presentes en un área que producen ocurrencia, que incluye sobrevivencia y reproducción, por parte de un organismo. Normalmente, la vegetación y su estructura se asumen como el factor primario que define el hábitat de un organismo (Luck 2002). Más que esto, el hábitat al ser un atributo organismo-específico, relaciona la presencia de una especie, población o individuo a las características tanto biológicas como físicas de un área (Luck 2002).

La explotación de los recursos naturales puede causar cambios en la disponibilidad del hábitat (Cuarón 2000a y b). La pérdida de hábitat es considerada la principal amenaza a la conservación de la biodiversidad (Terborgh 1992), la cual a menudo trae consigo la alteración de la estructura del paisaje: la pérdida de conectividad del hábitat, el cambio (reducción o incremento) en el número de fragmentos de hábitat, la disminución de su tamaño, un incremento del borde y la separación cada vez mayor de éstos fragmentos (Santos y Tellería 2006) que quedan inmersos en una matriz de terreno transformado (Kattan 2002). Estos fenómenos ocasionan efectos físicos y bióticos tanto a nivel de microhábitat, como local y regionalmente, ya que alteran el ambiente físico, el patrón de ciclos bioquímicos y consecuentemente la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Kattan 2002).

2.2 Conectividad y corredores

2.2.1 Conectividad

Existen dos definiciones de conectividad. Conectividad estructural se refiere a las relaciones físicas entre los elementos del paisaje. Se centra en atributos del paisaje como el arreglo espacial de los elementos o la existencia de parches unidos del mismo tipo de vegetación. Estos atributos pueden ser analizados usando mapas, como los empleados en los Sistemas de Información Geográfica. La conectividad estructural es fácil de analizar ya que no requiere una referencia del movimiento de los organismos. (Crooks y Sanjayan 2006, Taylor et al. 2006).

Conectividad funcional se refiere al grado al cual el paisaje facilita o impide el movimiento de los organismos (Taylor *et al.* 1993). En este sentido la conectividad es una medida de la habilidad de los organismos para moverse entre parches de vegetación a través del paisaje (Tischendorf y Fahrig 2000). En torno a esta definición pueden identificarse dos componentes primarios de la conectividad. 1. El componente estructural (o físico): el arreglo espacial de diferentes tipos de hábitat u otros elementos en el paisaje. 2. El componente funcional (o del comportamiento): la respuesta de los individuos o las especies a la estructura física del paisaje (Crooks y Sanjayan 2006). Para analizar la conectividad funcional se requiere información espacial acerca de los elementos del paisaje y además alguna información sobre los movimientos de los organismos a través de éste (Crooks y Sanjayan 2006). Con base en la cantidad de información acerca del movimiento de la fauna disponibles, Fagan y Calabrese (2006) distinguen dos tipos de conectividad funcional. 1. Conectividad potencial: incorpora alguna habilidad básica o conocimiento indirecto acerca de la habilidad de dispersión de un organismo 2. Conectividad real: cuantifica el movimiento real de los individuos a través del paisaje y así provee un estimado directo de conectividad.

La conectividad funcional es un atributo de los paisajes que varía entre especies, dado que la percepción que los individuos tengan hacia la estructura del paisaje depende principalmente de su grado de especialización al hábitat, y su escala de desplazamiento cotidiano. En general los organismos pequeños tendrán una radio de detección de heterogeneidad del paisaje menor que animales de mayor tamaño (Bruel y Baudry 2002). La pérdida de conectividad a una escala amplia afectará en mayor medida a especies de gran tamaño, con grandes ámbitos hogareños y con bajas densidades poblacionales, como son los grandes vertebrados (Beier y Noss 1998).

Distinguir entre conectividad estructural y funcional es importante a causa de que la conectividad estructural no implica conectividad funcional. El paisaje no necesita estar conectado estructuralmente para estar conectado funcionalmente. Algunos organismos son capaces de cruzar matrices parcialmente inhabitables. Por otro lado, que exista conectividad estructural no necesariamente indica que exista conectividad funcional si la conectividad estructural no es adecuada para las especies (Crooks y Sanjayan 2006, Taylor *et al.* 2006).

La destrucción del hábitat y la fragmentación son las principales amenazas a la conservación de la biodiversidad (Wilcove *et al.* 1998). La fragmentación no solo reduce la cantidad total de hábitat disponible si no que al mismo tiempo separa los remanentes de hábitat, evitando cada vez más el movimiento de los organismos en un paisaje previamente conectado funcionalmente. Existen varias maneras a menudo sinérgicas mediante las cuales el aislamiento puede llevar a la extirpación de poblaciones y a la extinción de especies. 1. La disminución o

imposibilidad de realizar movimientos (temporales o diarios) necesarios para la vida de los organismos. Por ejemplo movimientos para alimentarse, reproducirse, migraciones, u otros comportamientos. 2. La disminución de la inmigración, lo que puede disminuir el tamaño poblacional. La reducción poblacional puede llevar a la endogamia, es decir una disminución de la variación genética en las poblaciones, que puede provocar la extinción de las especies. 3. Las poblaciones pequeñas y aisladas no pueden recibir inmigrantes que aumenten el tamaño poblacional y disminuyan las probabilidades de extinción de la población. 4. No se puede recolonizar las poblaciones localmente extintas. 5. Las poblaciones o individuos no pueden viajar a refugios para escapar de grandes disturbios como los incendios. 6. Las poblaciones no pueden adecuar sus distribuciones naturales a lo cambios en el ambiente como el calentamiento global (Crooks y Sanjayan 2006). Estos efectos pueden ser prevenidos evitando la fragmentación y el aislamiento. Para esto idealmente deben mantenerse grandes poblaciones en grandes bloques continuos de hábitat con un buen nivel de conservación. Sin embargo a menudo debemos mantener la conectividad protegiendo o restaurando enlaces en aéreas donde la fragmentación ya ha ocurrido. Aunque la conectividad entre reservas podría no ser considerada una manera ideal para conservar grandes áreas continuas, podría ser una manera efectiva y algunas veces la última opción para incrementar el área efectiva de algunas reservas y el tamaño poblacional de especies en crisis (Crooks y Sanjayan 2006).

2.2.2 Corredores

Con el fin de incrementar la conectividad en paisajes perturbados, se ha sugerido el establecimiento de corredores (Rosenberg *et al.* 1997). Un corredor se define como un elemento lineal de vegetación que conecta al menos a dos parches que estuvieron conectados en el tiempo histórico (Hobbs 1992). Al hablar de poblaciones animales la importancia de los corredores radica en que permiten su movimiento entre los parches a los que conecta (Rosenberg *et al.* 1997).

El uso de corredores dentro de planes de conservación se ha cuestionado y se ha discutido durante tres décadas (Haddad *et al.* 1997), principalmente debido a que existe poca evidencia empírica que documente su efectividad (Simberloff y Cox 1987, Hobbs 1992, Simberloff *et al.* 1992). Quienes apoyan el valor de los corredores suponen que en una metapoblación [una población formada por poblaciones (Levins 1969)] los corredores facilitan el movimiento de individuos dispersores de un parche a otro (Bruel y Baudry 2002). Beier y Noss (1998) analizan una serie de estudios sobre conectividad y ninguno de ellos demostró impactos negativos para la fauna nativa. Noss (1987) enfatiza las ventajas de los corredores: 1) el incremento de la

migración, que contribuye a incrementar o mantener la diversidad y riqueza de especies; 2) el incremento en tamaños poblacionales; 3) la preservación de la diversidad genética; 4) el incremento del área de alimentación; y 5) la provisión de refugios alternativos y rutas de escape de predadores. Noss además plantea que las posibles desventajas biológicas de los corredores se pueden evitar o mitigar ensanchando el corredor o estableciendo reglas de zonificación basadas en principios ecológicos, y concibe a los corredores como un intento de mantener o restaurar la conectividad natural del paisaje, sin sugerir que se construyan corredores entre hábitat originalmente separados. Ante la carencia de datos que respalden que la fauna usa los corredores, Hobbs (1992) sugiere se suponga que en efecto los usan para moverse en el paisaje, debido a que es más fácil mantener la conectividad existente que restaurarla en un futuro. Noss (1987) indica que el mejor argumento a favor de los corredores es que originalmente el hábitat estaba conectado. De acuerdo con esta perspectiva, la importancia de los corredores se ve acentuada cuando las especies nativas de algún lugar viven asociadas a un hábitat constituido únicamente de vegetación nativa, incapaces de sobrevivir la transformación de la cobertura del terreno.

De manera importante para el presente trabajo, se ha podido documentar a pumas (*Puma concolor*) usando corredores de vegetación (Mock *et al.* 1992, Beier 1995) y corredores riparios (Hilty y Merenlender 2004). Además distintos especialistas en la vida silvestre del puma (*e.g.* Beier 1995, Sweanor *et al.* 2000, Maehr *et al.* 2002) sostienen que el establecimiento o mantenimiento de corredores ayudaría a la sobrevivencia a largo plazo de las poblaciones. Ello considerando situaciones en las que las inmigraciones son fundamentales. Por ejemplo situaciones, como la dispersión de individuos subadultos o poblaciones viviendo en hábitat fragmentados, en las que los pumas pueden exhibir una estructura metapoblacional.

Partiendo de que los organismos con grandes ámbitos hogareños perciben la heterogeneidad de las estructuras espaciales a diferente escala que los organismos con pequeños ámbitos hogareños (Kolasa y Pickett 1991), Beier y Noss (1998) recomiendan a investigadores interesados en el funcionamiento de los corredores, usar como especies focales de estudio a grandes mamíferos con grandes ámbitos hogareños debido a que estas especies son más sensibles a la fragmentación a gran escala. También aceptan la dificultad de realizar en el paisaje real un diseño experimental al azar, con repeticiones, y plantean que tales requerimientos experimentales no son necesarios y que se puede demostrar el valor de los corredores empleando análisis observacionales de parámetros poblacionales de especies de interés o movimientos individuales de animales.

La funcionalidad de un corredor de vegetación, como parte del paisaje, está dada por su tamaño, su forma, la calidad del hábitat, el tipo de borde, la matriz en la que está embebido y la posición que ocupa en la red de elementos lineares (Bruel y Baudry 2002). Los corredores promueven el movimiento de animales a varias escalas espaciales (Dawson 1994, Luck 2002). Por ejemplo, para recolonizar o dispersarse se moverán en una escala más amplia que para viajar dentro de su propio ámbito hogareño entre fragmentos conectados para reunir el mínimo de área necesario para sobrevivir (Dawson 1994). Por ello es esencial realizar investigaciones multi-escala de uso de hábitat, debido a que podrían operar diferentes procesos de selección a diferentes escalas. A pesar de saber de la influencia de la variación espacial en el comportamiento de las especies y de reconocer que no existe una sola escala correcta a la cual realizar investigaciones, es necesario tomar decisiones acerca de la escala más adecuada con base en atributos ecológicos relevantes de la especie de interés como son el tamaño del ámbito hogareño y la capacidad de dispersión (Luck 2002). Muench (2006) propone un método para detectar la escala geográfica adecuada para identificar los corredores que mantienen la conectividad en un paisaje dado para una especie determinada, utilizando criterios objetivos y sistemáticos. Para ilustrar su método, analizó paisajes fragmentados y continuos en la Selva Lacandona, incluyendo la región Marqués de Comillas. Usa como especie objetivo al tapir mesoamericano (*Tapirus bairdii*), que posee características que lo hacen una especie sensible a la fragmentación como son: presentar densidades poblacionales naturalmente bajas, requerimientos espaciales extensos y tamaño corporal grande.

2.3 Población mínima viable

Aún en ambientes no perturbados las poblaciones pueden extinguirse como resultado de fenómenos azarosos ambientales, demográficos o genéticos y catástrofes naturales (Shaffer 1981, Nunney y Campbell 1993). Los efectos de estos factores se agudizan cuando la población es pequeña. Por ello las poblaciones pequeñas tienen más riesgo de desaparecer que las poblaciones grandes (Thomas 1990). Debido a que el tamaño de la población es un factor importante para su permanencia, se ha querido definir cual es el número de individuos suficiente para que las poblaciones tengan mayores probabilidades de mantenerse en un determinado lapso de tiempo (Kumar 2003).

No existe un tamaño poblacional que garantice la persistencia de las poblaciones animales (Thomas 1990). Y no existe una sola respuesta al problema de cual es el tamaño de población mínimo para que una especie sea viable (Boyce 1992, Nunney y Campbell 1993). La población mínima viable será diferente para cada población, para cada especie, para cada

característica demográfica, ambiental o genética (Thomas 1990, Nunney y Campbell 1993, Kumar 2003). De hecho, la simple persistencia de una población efectiva no garantiza la persistencia a largo plazo de su variabilidad genética, debido a la influencia de los factores azarosos y sus efectos en el tamaño y la genética poblacional (Kumar 2003). A pesar de estos argumentos, es necesario realizar cálculos de población mínima viable para aproximarnos a definir el estado y las probabilidades de sobrevivencia de las poblaciones de fauna silvestre.

Algunos autores intentan dar un número de población mínima viable universal aplicable a todas las especies. Considerando trabajos realizados con invertebrados, peces, insectos, plantas, roedores y mamíferos domésticos, Soulé (1980) analiza los efectos de la disminución de las poblaciones sobre su variabilidad genética. Soulé (1980) concluye sugiriendo que una población efectiva (población que puede reproducirse para producir descendencia viable) de 50 individuos serían suficientes para asegurar la sobrevivencia a corto (menos de 100 años) plazo de una población silvestre. Franklin (1980) analiza estos efectos en un lapso de tiempo más amplio y concluye que una población efectiva de 500 individuos aseguraría la sobrevivencia a largo plazo (más de 100 años) de una población. Una población efectiva implica una población total de 5 a 10 veces más grande (Nunney y Campbell 1993, Frankham 1995). De esta manera, la población efectiva de 50 y 500 individuos calculados por Soulé (1980) y Franklin (1980) implican una población total de 250 a 500 individuos para una sobrevivencia a corto plazo (menos de 100 años) y de 2,500 a 5,000 individuos para una sobrevivencia a largo plazo (más de 100 años).

Datos posteriores apoyan los cálculos de Franklin (1980) en el sentido de que se necesitan algunos miles de individuos para asegurar la sobrevivencia a largo plazo de alguna población. Traill *et al.* (2007) analizan trabajos que calculan las poblaciones mínimas viables de distintas especies de vertebrados, insectos, invertebrados marinos y plantas y estandarizando los datos, Traill *et al.* (2007) obtienen una mediana para estas especies de 4,169 individuos (rango de 3,577 a 5,129 individuos) requeridos para conformar una población mínima viable. El trabajo de Traill *et al.* (2007) considera alrededor de 70 trabajos que calculan las poblaciones mínimas viables para 182 especies de vertebrados, entre peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Estandarizando los datos, Traill *et al.* (2007) obtienen una mediana para estos vertebrados de 4,102 individuos requeridos para conformar una población mínima viable en por lo menos 20 años. Para las 95 especies de mamíferos que consideran en su análisis obtienen una mediana de 3,876 individuos requeridos para tener una población mínima viable por lo menos en 20 años.

3. OBJETIVOS

General

Evaluar si el hábitat disponible para los felinos silvestres en la parte oeste de Marqués de Comillas es suficiente para albergar poblaciones mínimas viables de estas especies. Identificar los elementos del paisaje que mantienen la conectividad en el hábitat de cada especie.

Particulares

- Estimar la disponibilidad de hábitat para las especies de felinos silvestres en la parte oeste de Marqués de Comillas.
- Identificar los corredores que mantienen la conectividad del paisaje con base en las preferencias de hábitat y requerimientos espaciales de los felinos silvestres que habitan en la zona de estudio.
- Evaluar el número de individuos de cada especie de felino silvestre que potencialmente puede albergar la región estudiada.

4. HIPÓTESIS

El hábitat disponible para los felinos silvestres en el área analizada no será suficiente para albergar poblaciones viables a largo plazo de los felinos silvestres presentes en la zona.

5. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio del presente trabajo es la parte oeste (74,454 ha) de la región Marqués de Comillas, en la Selva Lacandona, Chiapas (Fig. 1). Esta área se delimita al oeste por el Río Lacantún y el Río Chajul que colindan con la Reserva de la Biosfera Montes Azules. El límite sur es la línea fronteriza entre México y Guatemala (Fig. 1). A continuación se detallan algunas características de la Selva Lacandona, en general, y de Marqués de Comillas, en particular.

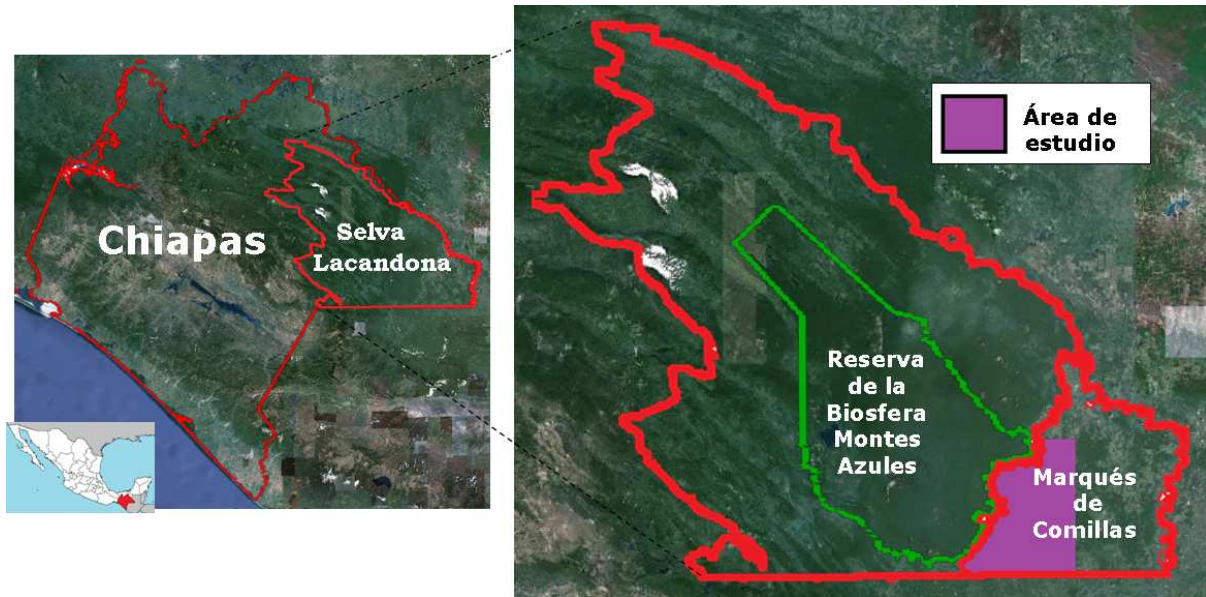


Figura 1. Área de estudio del presente trabajo.

5.1 Selva Lacandona

La Selva Lacandona, con una superficie de alrededor de 1,300,000 ha (Calleros y Brauer 1983 en Vásquez Sánchez *et al.* 1992) es uno de los sitios en México, junto con Calakmul, que aún conservan bosque tropical húmedo en buen estado de conservación (Castillo-Campos y Narave 1992). Además, es el más grande remanente de selva alta perennifolia en México y forma parte del mayor macizo de este tipo de vegetación en Mesoamérica (Cuarón 1991, 1997). Está ubicada al noreste del estado de Chiapas (Fig. 1) y comprende cuatro subregiones bien diferenciadas: Las Cañadas, La Zona Norte, Comunidad Lacandona y Marqués de Comillas (Vásquez-Sánchez 1992).

La Selva Lacandona es considerada la región con más biodiversidad de México (Carabias *et al.* 2000). Pese a constituir, aproximadamente, tan solo el 0.7% de la superficie del territorio nacional, alberga cerca del 24% de los vertebrados terrestres conocidos para México. De las 667 especies de vertebrados registradas, 21 solo se pueden encontrar, dentro de territorio mexicano,

en esta selva. Para algunas de éstas especies, la Selva Lacandona es el hábitat más importante y para otras constituye el último remanente de su hábitat en el país (PRODESIS 2008). Es una de las regiones de mayor diversidad de mamíferos del país (Medellín 1994, Naranjo *et al.* 2005). Aunque algunos estimados apuntan que en esta selva habitan 124 especies de mamíferos, existen reportadas 112 especies (March y Aranda 1992, Medellín 1994). Esto representa aproximadamente el 21% de las especies de mamíferos a nivel nacional (Ceballos y Oliva 2005), y el 55% de los registros para el estado de Chiapas (Naranjo *et al.* 2005). De éstas 112 especies, aproximadamente el 30% están incluidas en alguna categoría de riesgo según la normatividad mexicana (Semarnat 2010).

La zona ha estado sujeta a una progresiva deforestación. En 1875 la superficie arbolada en la Selva Lacandona abarcaba 95.7% de la zona. Para 1969 la cubierta forestal era de 89.6%, en 1975 permanecía conservado el 64.9% de la selva. En 1982 casi la mitad de la cubierta forestal había desaparecido con un 55.1% aún de pie (Calleros y Brauer 1983 en Vásquez-Sánchez *et al.* 1992). Para 1993 los bosques y selvas cubrían aproximadamente el 45.3% de la región (GTA 1994 en PRODESIS 2008).

5.2 Marqués de Comillas

La región Marqués de Comillas, con una superficie de aproximadamente 204,000 ha (Vásquez-Sánchez *et al.* 1992), constituye un 15.7% de la superficie total de la Selva Lacandona. Se localiza en la parte sureste de la Selva Lacandona, es vecina de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y está limitada por los ríos Lacantún y Chixoy y por la frontera con Guatemala (Fig. 1).

La región Marqués de Comillas comprende dos municipios donde existen alrededor de 85 comunidades establecidas que, hasta el 2005, reunían una población total de 23,751 habitantes (INEGI 2005). Las actividades productivas en la zona son principalmente el cultivo de maíz, frijol, arroz chile y cacao, café, cardamomo, hule y la ganadería extensiva (Vásquez-Sánchez *et al.* 1992). Hasta 1996 no existían permisos de aprovechamiento forestal. Para 1992, 17 ejidos habían declarado sus áreas forestales permanentes, cubriendo un área total del 23.8% del área total de Marqués de Comillas, utilizando la madera solo para cubrir necesidades de autosubsistencia. Sin embargo, en la mayor parte de los ejidos comercializan este recurso, por lo que en esta región se han establecido programas que promueven el cese de la tala comercial (Carabias *et al.* 2000).

Los tipos de vegetación dentro de esta región son principalmente selva alta perennifolia, áreas inundables o humedales, acahual, pastizal y cultivos (Rzedowski 1978, García-Gil y Lugo 1992, Saldivar 1998, INF 2000). Actualmente Marqués de Comillas es un mosaico de parcelas agrícolas pequeñas, potreros y bosques secundarios (de 1.5 a 17 años de edad sucesional en su mayoría) y relictos de bosques maduros (García-Gil y Lugo 1992, Cuarón 1997, Breugel *et al.* 2006).

A continuación los resultados del trabajo de Saldivar (1998) que describen el cambio en la cobertura vegetal en Marqués de Comillas de los años 1975 a 1993. En 1975 poco más del 95% de la superficie de Marqués de Comillas estaba cubierta de selva, un 4.6% por acahual y 0.2% era de uso agropecuario. Para 1988 había 92.5% de selva, 3.5% de acahual, cultivo y pastizal combinados, 1.8 de vegetación hidrófita de jimba y bajo (con el restante porcentaje sin poder identificar). En 1993 había 68.7% de selva, un 20.3% era acahual, un 3.6% tenía uso agrícola o de pastoreo y un 3% se identificó como suelo sin cubierta vegetal. De acuerdo con estas cifras, el periodo que comprende desde 1975 a 1988, las tasas de deforestación anuales resultaron muy bajas, cercanas al 0.3% anual. Para el periodo de 1988 hasta 1993 las tasas de deforestación fueron de entre 5 y 5.5% anuales (Saldivar 1998). Para el año 2000 las coberturas nativas ocupaban el 44% de la superficie de la región (Muench 2006).

Muench (2006) realizó un análisis de identificación de corredores en la Selva Lacandona. A partir de la reclasificación de los tipos de vegetación con base en el Inventario Forestal Nacional de México (INF) del 2000, identificó 40 corredores de selva alta perennifolia, que mantienen la conectividad del hábitat del tapir mesoamericano. De éstos 28 los encontró en la región de Marqués de Comillas.

El conocimiento que existe acerca del efecto de la deforestación y del establecimiento y expansión de tierras agropecuarias sobre las poblaciones de diversos mamíferos en la Selva Lacandona, nos indica que las poblaciones de mamíferos que prefieren coberturas vegetales nativas se ven afectadas sustancialmente en aquellas zonas sujetas a un alto nivel de perturbación (Cuarón 1991, 1997, 2000b, March y Aranda 1992, González-Baca 2002). En Marqués de Comillas, la deforestación de las últimas décadas ha modificado la estructura y funcionamiento del ecosistema, de manera que los pobladores han notado una disminución en las poblaciones de especies nativas de mamíferos (Saldivar 1998). De acuerdo con Cuarón (1991) en el sureste de México, incluida la Selva Lacandona, de mantenerse las tasas actuales de deforestación, mucho antes del año 2020 los remanentes habrán perdido prácticamente su valor como hábitat para la fauna de la región.

6. ESPECIES DE ESTUDIO

En el presente trabajo analizo los requerimientos de hábitat de cinco especies de felinos silvestres que pertenecen al grupo de los carnívoros. En la presente sección señalo características generales de estos taxa, y las características de la historia de vida de las cinco especies de felinos con distribución en la Selva Lacandona.

Los carnívoros en general, incluidos los felinos silvestres, son piezas clave dentro de los ecosistemas que habitan (Noss *et al.* 1996). Fungen como reguladores directos de las poblaciones de las especies que les sirven de alimento, lo que tiene efectos a lo largo de la red trófica, afectando así la dinámica y estructura del ecosistema en el que viven (Noss *et al.* 1996, Miller y Rabinowitz 2002). Son en general especies que tienen áreas de distribución y ámbitos hogareños amplios son especies sombrilla, ya que la protección de su hábitat protege a su vez al hábitat de las especies que comparten su distribución (Noss *et al.* 1996, Miller y Rabinowitz 2002). Algunas especies de felinos, como el jaguar, son especies sensibles a los cambios de la cobertura del terreno, la disponibilidad de hábitat, y a las presiones de cacería, que a su vez afectan las poblaciones de las especies de las que se alimenta. Debido a estas características son buenos indicadores de ecosistemas con buen estado de conservación y de que los procesos ecológicos se están llevando a cabo en esa región (Miller y Rabinowitz 2002).

Las principales amenazas que enfrentan los carnívoros son, la pérdida de hábitat y la cacería, ya sea con fines comerciales o por considerarlas especies dañinas (Weber y Rabinowitz 1996). Además, se ven especialmente afectadas por la fragmentación de su hábitat, debido a que, en general, presentan amplios ámbitos hogareños y por lo tanto requieren extensas áreas para lograr la viabilidad de sus poblaciones a largo plazo (Noss *et al.* 1996, Valenzuela-Galván y Vázquez 2008). A esto se suma que los carnívoros en general (especialmente los carnívoros mayores) a menudo son incapaces de vivir en las áreas más accesibles para los humanos (Noss *et al.* 1996). Dentro de este grupo, las especies de la familia Felidae son particularmente vulnerables a la pérdida de hábitat y a la cacería (Reid 1997, Wainwright 2002).

Las 36 especies que constituyen la familia Felidae están distribuidas en cuatro continentes, sólo ausentes en Oceanía y la Antártica (Nowell y Jackson 1996, Sunquist y Sunquist 2002). En México se distribuyen seis especies de felinos silvestres. Con excepción del gato montés (*Lynx rufus*), que tiene como límite sur de su distribución el estado de Oaxaca (Aranda 2000), en la Selva Lacandona se han registrado el ocelote (*Leopardus pardalis*), el tigrillo (*Leopardus wiedii*), el puma (*Puma concolor*), el leoncillo (*Puma yagouaroundi*) y el jaguar (*Panthera onca*) (March 1987, March y Aranda 1992, Medellín 1994, Cuarón 2000b).

6.1 Ocelote (*Leopardus pardalis*)

El rango de distribución del ocelote va desde el extremo sur de Estados Unidos, hasta el norte de Argentina y Uruguay (Sunquist y Sunquist 2002, Grigione *et al.* 2007). La lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN 2011a) clasifica al ocelote como una especie de Preocupación Menor (*Least Concern*), mientras que la normatividad mexicana incluye al ocelote como una especie En Peligro de Extinción (SEMARNAT 2010). La destrucción de su hábitat y la caza son sus mayores amenazas (Aranda 2005a).

El ocelote ocupa un amplio espectro de hábitat, principalmente habita en ambientes tropicales y subtropicales, como bosque tropical perennifolio, subcaducifolio, caducifolio y manglares. También habita en bosque mesófilo de montaña, en bosque espinoso y matorral xerófilo (Tewes 1986, Ludlow y Sunquist 1987, Crawshaw 1995, Cuarón 2000b, Sunquist y Sunquist 2002, Aranda 2005a, Dillon 2005, Haines *et al.* 2005). Sin embargo, habita siempre en áreas con cobertura vegetal densa o zonas boscosas, por lo que su hábitat real se reduce a parches dentro de su amplio rango de distribución (Ludlow y Sunquist 1987, Emmons 1988, Caso 1994). Puede sobrevivir en hábitat alterados, sin embargo en estos lugares se vuelve vulnerable a la cacería (Wainwright 2002).

En la selva alta perennifolia de Belice, Konecny (1989) estudió los patrones de movimiento de dos ocelotes que vivían en áreas de crecimiento secundario con pocos parches de vegetación secundaria madura. La hembra usó todo los tipos de hábitat disponibles independientemente de la vegetación y el macho permaneció en bosques primarios y en hábitat transicionales tempranos. Cuarón (2000b) identificó al ocelote entre los mamíferos con una disponibilidad de hábitat originalmente moderada pero declinante en su área de estudio en el sur de México y norte de Guatemala. A partir de la revisión de preferencias de hábitat de los mamíferos que realiza Cuarón (2000b), se puede concluir que de las asociaciones vegetales existentes en Marqués de Comillas, el ocelote prefiere el bosque tropical propiamente, la vegetación secundaria y los humedales (Cuadro 1).

Los ámbitos hogareños y densidades de ocelotes referidos a continuación se obtuvieron mediante radiotelemedría a menos que se indique otro método. Los ámbitos hogareños de las hembras van de 63 ha (Laack 1991) hasta 1,603 ha (Crawshaw 1995). Los ámbitos hogareños de los machos van desde 252 ha (Navarro 1985) hasta 4,325 ha (Crawshaw 1995) (Fig. 2). En el bosque tropical húmedo de Belice, Konecny (1989) registró 3,121 ha de ámbito hogareño para un macho y 1,468 ha para una hembra.

Las densidades encontradas van desde 8.9 ocelotes/100 km², utilizando fototrampeo y radiotelemetría (Dillon y Kelly 2008) hasta 80 residentes/100 km² (Emmons 1988), usando radiotelemetría (Fig. 2). Para el bosque tropical húmedo de Belice Dillon y Kelly (2008) usando fototrampeo y radiotelemetría estimaron densidades de 8.9 a 25.8 ocelotes/100 km². En la Reserva de la Biosfera Montes Azules, en la Selva Lacandona, Azuara (2005), utilizando fototrampeo, calculó una densidad de 28.6 ocelotes/100 km².

6.2 Tigrillo (*Leopardus wiedii*)

La distribución actual del tigrillo va desde el norte de México hasta Uruguay y el norte de Argentina (Sunquist y Sunquist 2002, Wainwright 2002). La UICN (2011b) clasifica al tigrillo como una especie Casi Amenazada (*Near Threatened*). En la normatividad mexicana el tigrillo está incluido en la categoría de En Peligro de Extinción (SEMARNAT 2010). Es de los felinos silvestres más explotados comercialmente (Payan *et al.* 2008). Está fuertemente asociado a bosques primarios (Bisbal 1989, Cuarón 2000b), atributo que hace a este felino particularmente sensible a la pérdida del hábitat donde vive.

El tigrillo habita bosques tropicales perennifolio, subperennifolio y caducifolio, manglares y bosque mesófilo de montaña (Bisbal 1989, Nowell y Jackson 1996, Aranda 2000, Cuarón 2000b, Aranda 2005b). Aunque puede habitar en hábitat secundarios, parece buscar siempre zonas con alguna cobertura arbórea (Oliveira 1998). Parece ser menos tolerante a los establecimientos humanos, a la deforestación y los hábitat alterados que el ocelote (Payan *et al.* 2008).

De acuerdo con Cuarón (2000b), el tigrillo es felino que tiene la gama de hábitat más restringida ya que vive asociado únicamente a coberturas nativas. Sin embargo, en la selva alta perennifolia de Belice se le reporta pasando significativamente más tiempo en bosques de crecimiento secundario (Konecny 1989) (Cuadro 1).

Solo encontré dos trabajos que reportan el ámbito hogareño del tigrillo, ambos usando radiotelemetría. En la selva amazónica de Brasil se registró el ámbito hogareño de un macho de 1,590 ha (Crawshaw 1995). En el bosque tropical húmedo de Belice otro individuo ocupó un área de 1,090 ha (Konecny 1989) (Fig. 2). Las densidades de tigrillos van de 5 a 20 individuos /100 km² (Payan *et al.* 2008).

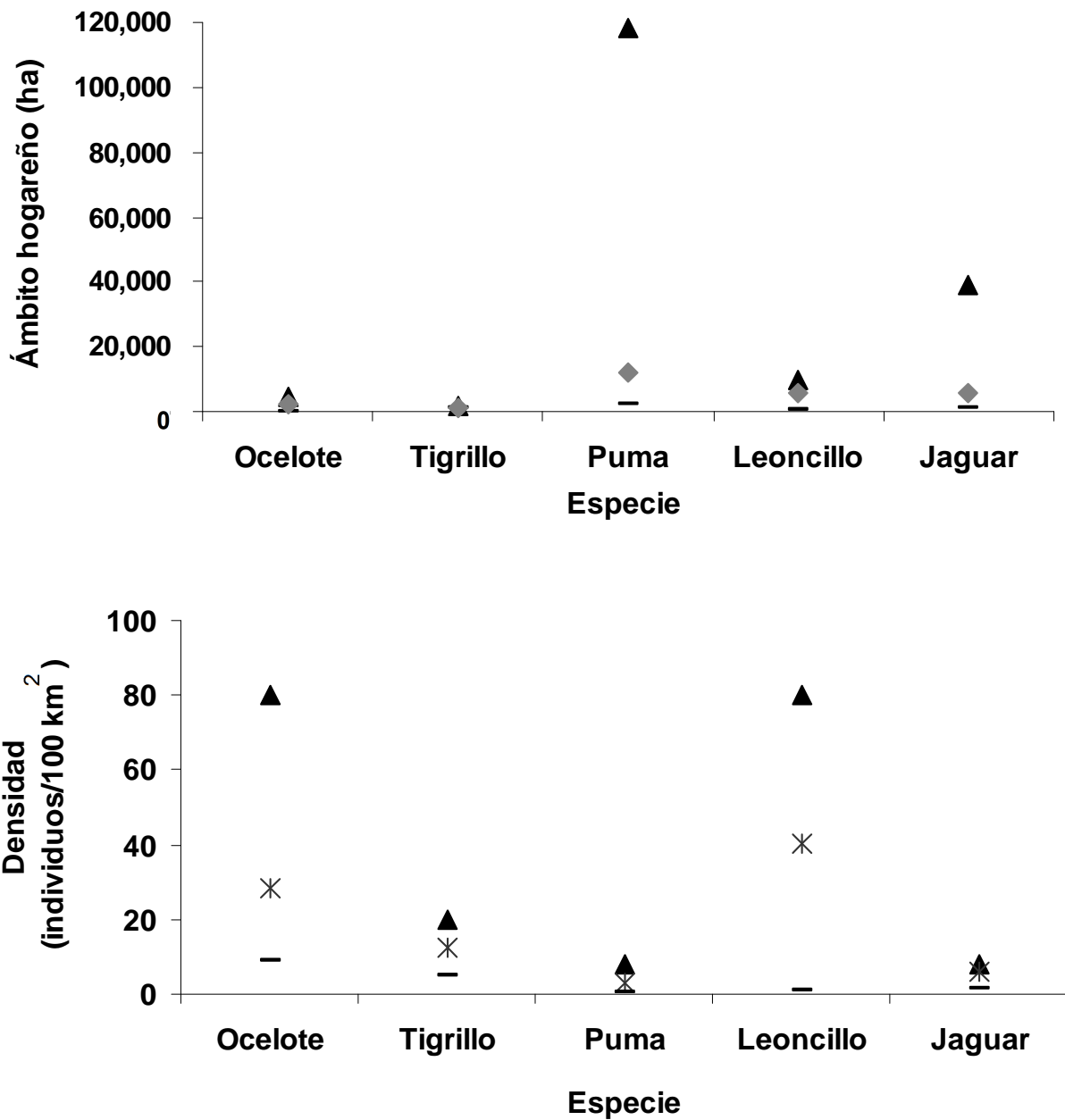


Figura 2. Ámbitos hogareños y densidades que han sido reportadas para los felinos silvestres que habitan en la Selva Lacandona. Indico el valor mínimo (—), el valor máximo (▲) reportados a lo largo de su distribución de acuerdo con la revisión bibliográfica (Apéndices I y II). Para calcular el valor medio de los ámbitos hogareños reportados en selvas húmedas (◆) usé los valores reportados por Konecny (1989) para el ocelote, el tigrillo y el leoncillo y Chávez (2006) para el puma y el jaguar. Para representar la densidad reportada en selvas (✖) utilizo los valores reportados por Azuara (2005) para el ocelote y Chávez (2006) para el puma y el jaguar. En el caso del tigrillo y el leoncillo indico el centro de amplitud $[(\text{Valor máximo} + \text{valor mínimo})/2]$ de todos los valores de densidades reportados a lo largo de su distribución.

6.3 Puma (*Puma concolor*)

El rango de distribución del puma va desde el centro de Canadá hasta el sur de Argentina y Chile (Wainwright 2002, Aranda 2000). El puma es visto como una amenaza para el ganado, por lo que es cazado a menudo. La UICN (2011c) clasifica al puma como una especie de Preocupación Menor (*Least concern*). La normatividad mexicana no incluye al puma en alguna categoría de riesgo (SEMARNAT 2010).

El puma se encuentra prácticamente en todos los hábitat: en todos los tipos de bosque, en tierras bajas y desiertos montañosos (Nowell y Jackson 1996), excepto tal vez hábitat inundables como manglares (Aranda 2000). Dentro de territorio mexicano igualmente está asociado a casi todos los tipos de hábitat excepto el desierto bajo de Sonora (López-González y González-Romero 1998). Usan preferentemente áreas con cobertura boscosa, y áreas cercanas a arroyos. En cambio, evitan claros amplios y usan en desproporcionada baja frecuencia, áreas urbanas, cultivos, pastizales, y humedales costeros, laderas pronunciadas y áreas que bordean a asentamientos humanos (Seidensticker *et al.* 1973, Maehr *et al.* 1992, Beier 1995, Maehr y Cox 1995, Núñez *et al.* 2002, Kautza *et al.* 2006). En selvas fragmentadas los pumas usan parches aún conservados (Mazzolli 1993).

Cuarón (2000b) identificó al puma entre los mamíferos que tienen una disponibilidad de hábitat originalmente moderada pero declinante en el sur de México y Guatemala. A partir de la revisión de preferencias de hábitat de los mamíferos que realiza Cuarón (2000b) se puede concluir que de las asociaciones vegetales presentes en Marqués de Comillas el puma usa preferentemente bosque tropical húmedo y la vegetación secundaria (Cuadro 1).

Los ámbitos hogareños y densidades de pumas referidos a continuación se obtuvieron mediante radiotelemetría. Se reportan ámbitos hogareños para los machos desde 4,180 ha (Núñez 2006), hasta las 118,200 ha (Maehr *et al.* 1992). Para las hembras los ámbitos hogareños van de 2,500 ha (Núñez *et al.* 2002) hasta 68,500 ha (Hemker *et al.* 1984) (Fig. 2). Para el bosque tropical húmedo de Belice se reportan para la especie ámbitos hogareños de 7,500 ha (citado en Wainwright 2002). Para la selva mediana subperennifolia de Calakmul los ámbitos fueron de 13,500 ha para un macho y 10,800 ha para una hembra (Chávez 2006).

Las densidades de los pumas van desde 0.3 pumas/100 km² (Hemker *et al.* 1984) hasta 7.8 pumas/100 km² (Steger 1988) (Fig. 2) (Apéndice II). En la selva mediana subperennifolia de Calakmul se registró una densidad de 3 pumas/100 km² (Chávez 2006). En el bosque tropical húmedo de Belice Kelly *et al.* (2008) reportaron una densidad de 3.42 pumas/100 km².

6.4 Leoncillo (*Puma yagouaroundi*)

El rango de distribución del leoncillo va desde Texas, en el suroeste de Estados Unidos, hacia el norte de Argentina (Sunquist y Sunquist 2002, Wainwright 2002). El leoncillo generalmente no es explotado para comercializar. La UICN (2011d) lo clasifica como una especie de Preocupación Menor (*Least Concern*). En la normatividad mexicana está incluido en la categoría de especie Amenazada (SEMARNAT 2010).

El leoncillo es frecuente en una amplia variedad de hábitat abiertos y cerrados, desde matorrales hasta zonas inundables y bosques primarios (Nowell y Jackson 1996). En México habita en manglar, bosque mesófilo de montaña, matorral xerófilo y ocasionalmente los bosques de coníferas, aunque habita preferentemente en bosque tropical perennifolio, subcaducifolio y caducifolio (Aranda 2000, Cuarón 2000b, Aranda 2005c). El acceso a vegetación que le permita resguardarse parece ser importante, pero de todos los felinos silvestres de América parece ser el más flexible en cuanto al uso de hábitat (Caso 1994). En hábitat más secos, como bosque espinoso, usa de igual manera áreas abiertas y bosques maduros (Caso 1994). El leoncillo incluso puede habitar en áreas transformadas, si en estas hay vegetación densa que le sirva para resguardarse (Aranda 2000, Aranda 2005c).

En la selva alta perennifolia de Belice, Konecny (1989), capturó tres leoncillos, que fueron encontrados en áreas de crecimiento secundario cercanos a cuerpos de agua, pero después se movieron en bosque maduro y permanecieron en estos bosques durante el seguimiento. Cuarón (2000b) encontró que el leoncillo es el felino silvestre menos amenazado por la disponibilidad de hábitat en el sur de México y Guatemala, ya que es una especie oportunista y altamente adaptable que tiene una disponibilidad de hábitat estable y moderada. A partir de la revisión de preferencias de hábitat de los mamíferos que realiza Cuarón (2000b) se puede concluir que de entre las asociaciones vegetales presentes en Marqués de Comillas, el leoncillo prefiere el bosque tropical, el acahual y el pastizal (Cuadro 1).

Encontré pocos trabajos sobre datos del ámbito hogareño del leoncillo, todos usando radiotelemetría. Se reportan a ámbitos hogareños para las hembras de 680 ha (Crawshaw 1995) hasta 2,111 ha (Konecny 1989). Para los machos se reportan ámbitos de 890 ha (Caso y Tewes 1996) hasta 9,998 ha (Konecny 1989). En el bosque subtropical de Brasil se reporta 680 ha para una hembra y 1,760 ha para un macho (Crawshaw 1995). En el bosque tropical húmedo de Belice los ámbitos hogareños de dos machos fueron de 8,830 y 9,998 ha y el de una hembra fue de 2,111 ha (Konecny 1989) (Fig. 2). La densidad reportada para el leoncillo va de 1 y 5

individuos/100 km² (Caso *et al.* 2008a) hasta 25 a 80 individuos/100 km² (Vaughan 1983 citado en Tewes y Schmidly 1987).

6.5 Jaguar (*Panthera onca*)

El rango de distribución del jaguar va desde el norte de México hasta el norte de Argentina y Uruguay (Wainwright 2002). La transformación de su hábitat y la cacería, especialmente la cacería como control de depredadores, son los factores de riesgo más importantes en la declinación de las poblaciones de jaguar (Chávez *et al.* 2005, Caso *et al.* 2008b). La UICN (2011e) clasifica al jaguar como una especie Casi Amenazada (*Near Threatened*). En la normatividad mexicana el jaguar está incluido como especie En peligro de extinción (SEMARNAT 2010).

El jaguar es una especie muy flexible, capaz de vivir en una gran diversidad de ambientes, contrario a lo que se creía a finales del siglo XX cuando se asociaba al jaguar exclusivamente a bosques tropicales (López-González 2005). En México habita principalmente en bosque tropical húmedo, bosque tropical seco, bosque mesófilo de montaña, matorral xerófilo y en menor medida en pastizales, desiertos, manglares, humedales, bosques de coníferas, bosque de encinos, matorral no xérico, bosque abierto y bosque de galería (Aranda 2000, Cuarón 2000b, Chávez *et al.* 2005). Se encuentra al jaguar en casi cualquier hábitat natural, pero especialmente en grandes áreas continuas con buen nivel de conservación en bosques húmedos, siempre asociado a cuerpos de agua (Redford y Eisenberg 1992, Wainwright 2002). Vive en áreas con cobertura arbórea densa y con suficiente abundancia de presas (Salom 2005). En zonas áridas escoge las áreas más densas de matorral xerófilo, como el chaparral (Aranda 2000).

Cuarón (2000b) identificó al jaguar entre los mamíferos con una disponibilidad de hábitat reducida y marcadamente declinante en el sur de México y Guatemala, siendo esta la categoría más afectada por el cambio de cobertura del terreno en la región. De la revisión de preferencias de hábitat de los mamíferos que realiza Cuarón (2000b) se puede concluir que de entre las asociaciones vegetales presentes en Marqués de Comillas, el jaguar prefiere el bosque tropical húmedo y el humedal (Cuadro 1).

Los ámbitos hogareños y densidades de jaguares referidos a continuación se obtuvieron mediante radiotelemetría a menos que se indique otro método. Los ámbitos hogareños de jaguares machos van desde 2,750 ha (Chávez 2006), hasta los 39,000 ha (Doughty y Myers

1971). Para las hembras los ámbitos hogareños van desde 1,000 ha, usando registro de huellas (Rabinowitz y Nottingham 1986), hasta 16,840 ha (Crawshaw y Quigley 1991) (Fig. 2) (Apéndice I). Para el bosque tropical húmedo de Belice se reportan para dos hembras ámbitos hogareños de 1,000 y 1,100 ha, mediante registro de huellas (Rabinowitz y Nottingham 1986) y para cuatro machos de 2,800 a 4,000 ha mediante radiotelemetría. En la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Chávez (2006), calcula ámbitos hogareños para los machos de 2,750, 3,300 y 7,760 ha y para las hembras de 3,170, 5,990 y 8,490 ha (Chávez 2006); por su parte Aranda (1998) calculó, mediante registro de huellas, ámbitos hogareños de 6,300 a 7,900 para los machos y 2,000 a 2,600 para las hembras.

Las densidades van desde 1.4 jaguares/100 km² (López-González 2005) hasta 8 jaguares/100 km² (Schaller y Crawshaw 1980) (Fig. 2) (Apéndice II). Para la selva mediana subperennifolia de Calakmul, Aranda (1998) calculó, mediante registro de huellas, 3.7 jaguares/100 km² tomando en cuenta solo los individuos residentes y 4.1 jaguares/100 km² incluyendo a los transeúntes; Ceballos *et al.* (2002) y Chávez (2006) estiman densidades de 4.54 a 6 jaguares/100 km²; Rabinowitz y Nottingham (1986) calcularon para el bosque tropical húmedo de Belice una densidad de 6.25 a 7.7 jaguares/100 km². Con base en registro de huellas en el Monumento Natural Bonampak, Aranda (1996) calculó para la Selva Lacandona, una densidad de 2.8 a 4 jaguares/100 km².

6.6 Comparación de las preferencias de hábitat de los felinos en selvas húmedas

De acuerdo con los resultados de los trabajos de Konecny (1989) y Cuarón (2000b), referentes a las preferencias de hábitat en selvas húmedas de los felinos silvestres con distribución en la Selva Lacandona, tenemos que el puma y el tigrillo prefieren las asociaciones vegetales arboladas ya sea selva alta perennifolia o acahual arbolado, el jaguar usa preferentemente la vegetación nativa, el ocelote solo evita el pastizal, el leoncillo parece no presentarse solamente en los humedales y puede habitar en los tipos de vegetación perturbada (Cuadro 1) .

Cuadro 1. Tipos vegetación que los felinos silvestres de la Selva Lacandona usan preferentemente (✓) de entre las asociaciones vegetales existentes en Marqués de Comillas, de acuerdo con Konecny (1989) y Cuarón (2000b).

	Selva	Humedal	Acahual	Vegetación agropecuaria
Ocelote	✓	✓	✓	
Tigrillo	✓		✓	
Puma	✓		✓	
Leoncillo	✓		✓	✓
Jaguar	✓	✓		

7. MÉTODOS

7.1 Caracterización del paisaje

Realicé la fointerpretación de la cobertura del terreno de la parte oeste de la región Marqués de Comillas. Usé el borde de las fotos digitales correspondientes para definir el límite este del área de estudio. Hice esta caracterización con base en fotografías aéreas, en formato digital, con resolución de 1:75,000, tomadas en marzo del 2002 (E15d77e, E15d77f, E15d87b, E15d87a, E15d87c, E15d87d, E15d87e y E15d87f; INEGI 2002) (Fig. 3). Me apoyé del Sistema de Información Geográfica (SIG) Arc View 3.2 para realizar la fointerpretación. Usé la función *Draw Poligon*, ampliando en pantalla la imagen a un equivalente a una escala 1:2,500 (pudiendo distinguirse la copa de árboles individuales).

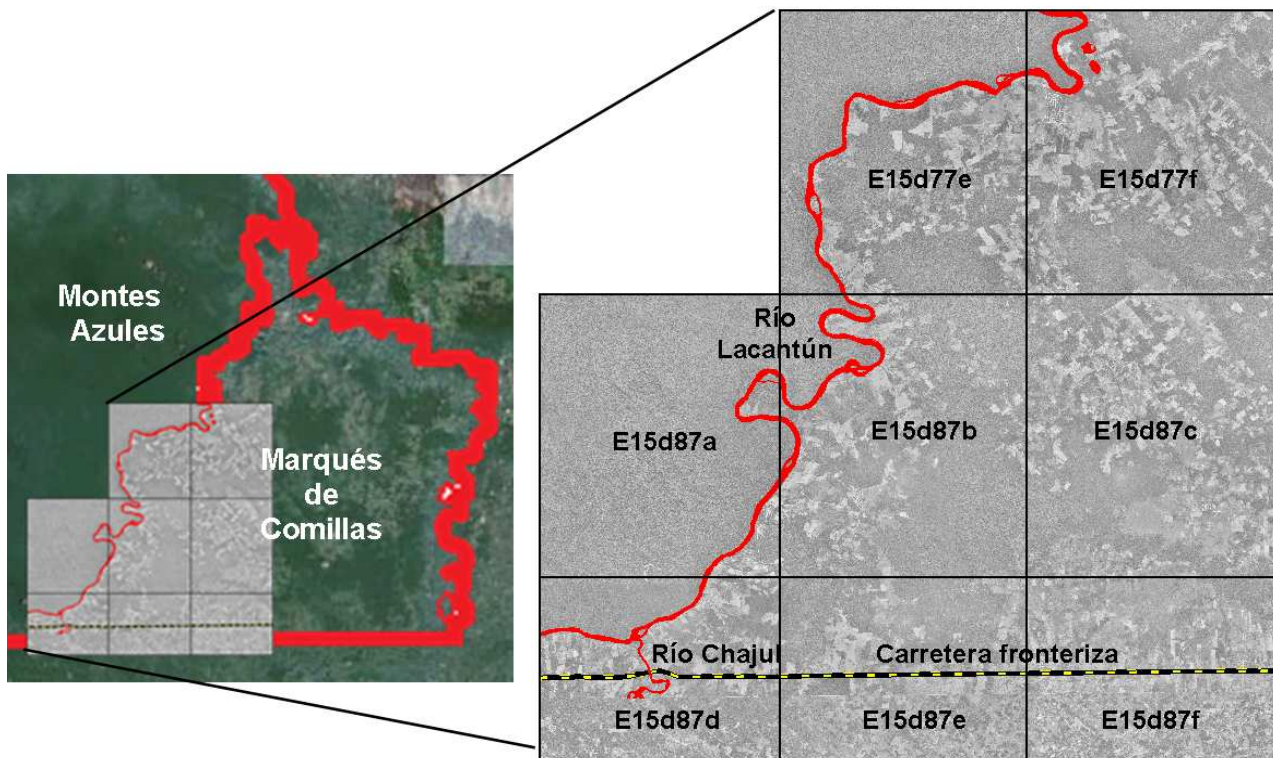


Figura 3. Fotos digitales utilizadas para caracterizar el área de estudio. Usé como límite oeste de mi zona de estudio el Río Lacantún y el Río Chajul y como límite sur la línea fronteriza con Guatemala. Usé el borde de las fotos digitales correspondientes para definir el límite este del área de estudio.

Caractericé las coberturas naturales delimitando áreas que aún conservan vegetación nativa (selva alta perennifolia y humedal), igualmente las áreas con acahual arbolado y las que han sido modificadas a pastizal con fines agropecuarios. Además marqué el cauce del Río

Lacantún. Asimismo identifiqué las estructuras urbanas, las carreteras ribereña y fronteriza y los poblados. De esta caracterización se originó un mapa en formato vectorial.

Caractericé los distintos tipos de vegetación en el paisaje mediante interpretación visual, tomando en cuenta las características descritas a continuación. La selva alta perennifolia tiene una masa forestal dominante y presenta árboles emergentes mayores a 50m (García-Gil y Lugo 1992), cuyas copas no se tocan por lo general en todo su contorno, ya que sus troncos se encuentran bastante separados unos de otros (Miranda 1998). Con base en lo anterior identifiqué a la selva alta perennifolia en las fotos digitales como una masa forestal con copas de árboles grandes que conservan relativa individualidad dentro de la masa forestal. La vegetación inundable se conforma de siba o saiba (*Cladium jamaicense*), jimbales (*Bambusa longifolia*), que tiene aspecto de bambú, llega a alcanzar hasta 20 m de alto y puede estar asociada con selvas bajas y medianas o con otras especies como el carrizo (*Rbieldocladum raceriflorum*), o el tule (*Thypa aogustifolia*), entre otras (García-Gil y Lugo 1992). Identifiqué en las fotos digitales a los humedales como una cobertura vegetal de una textura densa, estructura no arbórea, sin copas identificables. El acahual es una cobertura secundaria en diferentes etapas de regeneración (de 1.5 a 17 años de edad sucesional en su mayoría) (Cuarón 1997, Breugel *et al.* 2006). Distinguí al acahual en las fotos digitales como una masa arbórea sin copas grandes identificables. El pastizal dedicado a la ganadería extensiva y las tierras dedicadas al cultivo, son ambos suelos sin cubierta arbórea. Los coloqué en la misma categoría, vegetación agropecuaria, porque es difícil diferenciarlos desde la perspectiva de la foto digital.

Para cada tipo de vegetación obtuve medidas básicas: el área total de cada cobertura y el número de fragmentos en los que se encuentra fraccionada. Posteriormente, calculé el índice de fragmentación (IF) de cada tipo de vegetación, mediante la siguiente fórmula (Metzger 2004):

$$IF = \frac{FCV}{\sqrt{AT * ACV}}$$

En la que AT es el área total analizada, ACV es el área cubierta por cada tipo de vegetación, y FCV es el número de fragmentos en los que se encuentra racionada cada cobertura. Los resultados más altos indican una mayor fragmentación.

7.2 Disponibilidad de hábitat

De acuerdo con la revisión de las preferencias de hábitat y la caracterización del paisaje realizados en el presente trabajo, agrupé en el SIG las coberturas del terreno que representan hábitat para cada una de las especies estudiadas. Tomé en cuenta principalmente dos trabajos, Cuarón (2000b) y Konecny (1989). Estos trabajos describen las preferencias de hábitat de los felinos en áreas que presentan selva alta perennifolia y consideran las coberturas secundarias en sus análisis, al igual que el presente trabajo. El área de estudio de Cuarón (2000b) incluye el área de estudio del presente trabajo. El área de estudio de Konecny (1989) forma parte del mismo macizo de selva alta perennifolia al que pertenece el área que analicé en el presente trabajo. Resumo las preferencias de hábitat obtenidas de estos dos trabajos en el Cuadro 1.

Para cada especie obtuve un mapa en formato vectorial donde se agrupan los tipos de vegetación que usan preferentemente. Para cada uno de estos mapas calculé el área total y el número de fragmentos en los que se encuentra fraccionada.

7.3 Identificación de corredores

Identifiqué corredores de acuerdo con las preferencias de hábitat y requerimientos espaciales de cada especie. Usé para cada especie el mapa en formato vectorial originado del análisis de disponibilidad de hábitat de la sección anterior. Tomé en cuenta sólo los fragmentos mayores de 1,500 ha. Definí los corredores como elementos dentro del hábitat de cada especie que conectan a dos o más parches de hábitat continuos de igual o mayor tamaño que el ámbito hogareño mínimo reportado para cada especie en selvas húmedas, tomando en cuenta los datos de los trabajos de Konecny (1989) y Chávez (2006) Los ámbitos hogareños mínimos son: tigrillo: 1,090 ha; ocelote: 1,468 ha; leoncillo: 2,011 ha (Konecny 1989); jaguar: 2,750 ha; puma: 10,800 ha (Chávez 2006)].

Dentro de la zona analizada están presentes la carretera ribereña (que corre aledaña al Río Lacantún) y la carretera en el interior de la zona. Ya que los felinos son organismos muy móviles, supuse que pueden atravesar la carretera existente en la zona, a reserva de conocer las tasas de cruce y de mortalidad particulares a esta carretera. Para el análisis de identificación de corredores, eliminé la separación que forma la carretera entre los fragmentos de hábitat. Así, para cada especie obtuve un mapa de disponibilidad de hábitat en el que eliminé la separación entre parches que forma la carretera. A estos mapas apliqué los procedimientos descritos a continuación para identificar corredores.

Identifiqué corredores para cada especie aplicando el procedimiento descrito a continuación que está basado en el método de Muench (2006). Tomé el mapa de disponibilidad de hábitat y generé *buffers* (distancia de amortiguamiento) de 50m a 2,000m en intervalos de 50m, hacia el interior de la cobertura de hábitat. A cada una de estas distancias de *buffer* aplicadas llamaré tratamientos. Identifiqué corredores para cada tratamiento aplicando el siguiente procedimiento que ilustro usando el *buffer* de 50m (Fig. 4). Resté la cobertura originada del la creación del *buffer* de 50m (c) a la cobertura de hábitat inicial (a). Llamaré hábitat de interior a la cobertura resultante (e). A partir de esta cobertura de hábitat de interior generé un segundo *buffer* de la misma longitud que el primero (50m) pero ahora hacia el exterior de la cobertura de hábitat de interior. Sumé la cobertura resultante de la creación de este segundo *buffer* (g) y la cobertura de hábitat de interior (a) De esta suma obtuve una cobertura que llamaré parches preliminares (i). Restando la cobertura de estos parches preliminares a la cobertura de hábitat inicial resultan dos tipos de elementos que llamaré segmentos (j). Sumé los segmentos que no unen parches a la cobertura de parches preliminares (i). Esta suma de los segmentos que no unen parches y los parches preliminares conforma los parches finales (k). Los segmentos que sí unen parches son los corredores en el hábitat analizado. De esta manera quedan identificados parches y corredores para el tratamiento con el *buffer* de 50m (k). A cada uno de los tratamientos (de 50m a 2,000m en intervalos de 50m) apliqué este procedimiento, de manera que obtuve corredores para cada tratamiento. Para obtener los corredores finales para cada especie elegí, de entre corredores que coincidieran entre tratamientos, los corredores originados del tratamiento más pequeño.

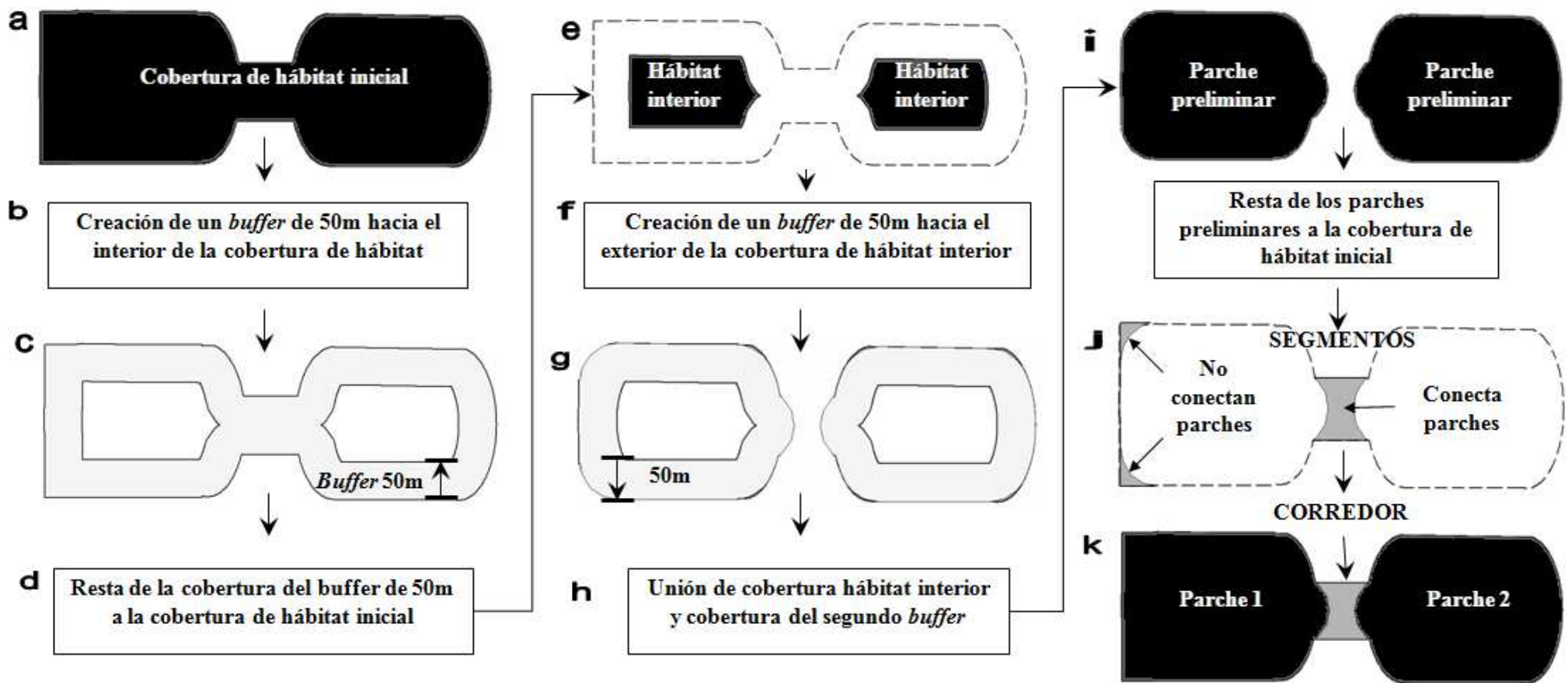


Figura 4. Identificación de corredores para el tratamiento con el *buffer* de 50m. Tomé el mapa de disponibilidad de hábitat (a) y generé un *buffer* de 50m hacia el interior de la cobertura de hábitat. Resté la cobertura originada del la creación del *buffer* de 50m (c) a la cobertura de hábitat inicial (a). Llamaré hábitat de interior a la cobertura resultante (e). A partir de esta cobertura de hábitat de interior generé un segundo *buffer* de la misma longitud que el primero (50m) pero ahora hacia el exterior de la cobertura de hábitat de interior. Sumé la cobertura resultante de la creación de este segundo *buffer* (g) y la cobertura de hábitat de interior (a) De esta suma obtuve una cobertura que llamaré parches preliminares (i). Restando la cobertura de estos parches preliminares a la cobertura de hábitat inicial resultan dos tipos de elementos que llamaré segmentos (j). Sumé los segmentos que no unen parches a la cobertura de parches preliminares. Esta suma de segmentos que no unen parches y parches preliminares conforma los parches finales. Los segmentos que sí unen parches son los corredores en el hábitat analizado. De esta manera quedan identificados parches y corredores para el tratamiento con el *buffer* de 50m (k).

El proceso anteriormente descrito detecta para cada especie todos los corredores sin importar el tamaño de los parches a los que conectan. En los resultados solo presento los corredores que conectan a parches de igual o mayor tamaño que el mínimo ámbito hogareño reportado en selvas húmedas para cada especie. A los parches pequeños los fusioné con otros parches o con corredores dependiendo del lugar que ocuparon en la red de hábitat. A los parches pequeños que quedaran entre dos parches que si cumplieran con el tamaño requerido, los fusioné con los corredores adyacentes creando un solo corredor (Fig. 5a). A los parches pequeños colocados en extremos de parches que cumplen el tamaño los fusioné con este parche (Fig. 5b). Con esto, finalmente obtengo para cada especie un paisaje conformado de corredores que conectan a parches que cumplen con el tamaño requerido por cada especie.

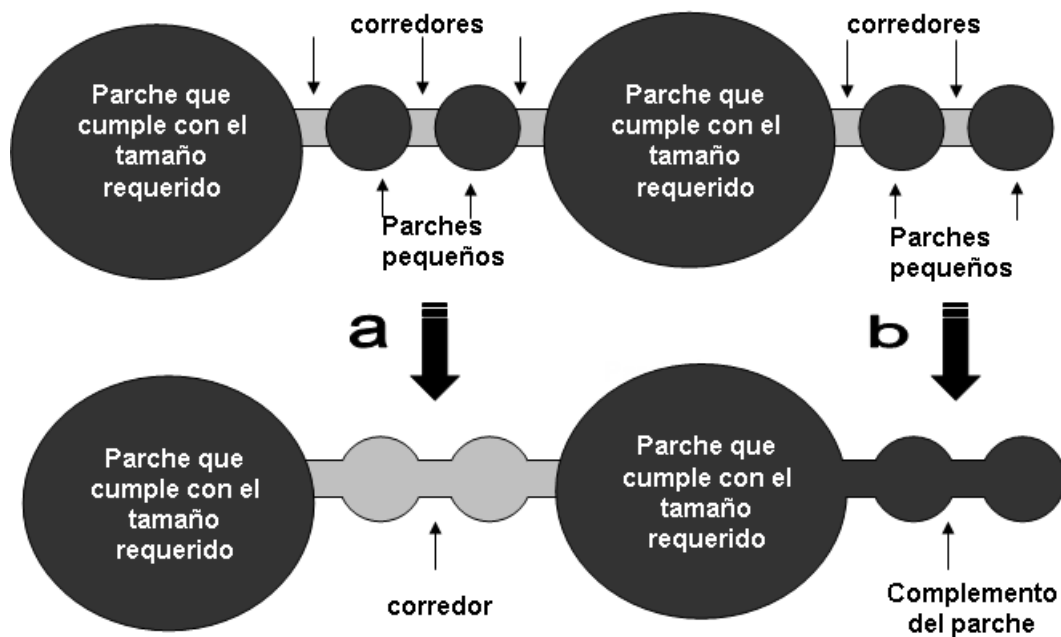


Figura 5. Procedimiento que usé para tener para cada especie solo parches de igual o mayor tamaño que el mínimo ámbito hogareño en selvas. Fusioné a los parches pequeños con otros parches o con corredores dependiendo del lugar que ocuparon en la red de hábitat. a) A los parches pequeños que quedaran entre dos parches que si cumplieran con el tamaño requerido, los fusioné con los corredores adyacentes creando un solo corredor. b) A los parches pequeños colocados en extremos de parches que cumplen el tamaño los fusioné con este parche.

7.4 Número potencial de individuos

Con el fin de apreciar la importancia de que el paisaje mantenga su grado de conectividad, evalué el número de individuos que potencialmente alberga la totalidad del hábitat disponible para cada especie, y por otra parte evalué el número de individuos que potencialmente

albergarían los parches y corredores identificados en el hábitat de cada especie considerándolos como unidades aisladas. Finalmente, calculé el número de individuos que potencialmente albergarían las áreas totales de Marqués de Comillas, la Reserva de la Biosfera Montes Azules y la Selva Lacandona, sin tomar en cuenta el cambio de cobertura del terreno ocurrido en la región.

Para calcular el número potencial de individuos tomé una propiedad del paisaje: el área de hábitat disponible; y un atributo de la historia natural de cada especie: la densidad, de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$\text{Número de individuos } spi = \text{Área de hábitat disponible} \times \text{Densidad}$$

En la que usé el centro de amplitud de todos los valores $[(\text{Valor máximo} + \text{valor mínimo})/2]$ de las densidades reportadas a lo largo de su distribución, de acuerdo con la revisión bibliográfica. Presento los valores que usé para este ejercicio en el Cuadro 2.

Cuadro 2.- Densidades que han sido reportadas para los felinos silvestres que habitan en la Selva Lacandona. Reporto el valor mínimo y el valor máximo reportados para cada especie a lo largo de su distribución. Con estos valores calculé el centro de amplitud $[(\text{Valor máximo} + \text{valor mínimo})/2]$, que usé en el análisis de número de individuos del presente trabajo.

	Densidad (individuos/100 km²)		
	Mínimo	Máximo	Centro de Amplitud
Ocelote	8.9 ^(a)	80 ^(b)	44.5
Tigrillo	5 ^(c)	20 ^(c)	12.5
Puma	0.3 ^(d)	7.8 ^(e)	4.05
Leoncillo	1 ^(f)	80 ^(g)	40.5
Jaguar	1.4 ^(h)	8 ⁽ⁱ⁾	4.7

^a Dillon y Kelly (2008). ^b Emmons (1988). ^c Payan *et al.* (2008). ^d Hemker *et al.* (1984), ^e Steger (1988). ^f Caso *et al.* (2008a). ^g Vaughan 1983 citado en Tewes y Schmidly 1987). ^h López-González (2005). ⁱ Schaller y Crawshaw (1980).

8. RESULTADOS

8.1 Caracterización del paisaje

El área total del territorio caracterizado para el análisis fue de 74,454 ha, de la cual 921 ha (1%), correspondió a áreas ocupadas por carreteras y poblados. Encontré dentro del área de estudio 23 poblados con un total de 641 ha. En el área analizada están presentes la carretera ribereña (que corre aledaña al Río Lacantún), la carretera en el interior de la zona y la carretera fronteriza (que corre en el sur del área analizada, paralela a la línea fronteriza entre México y Guatemala). Este complejo de carreteras suma dentro de la zona analizada un total de 172.4 km de longitud y presenta en sus diferentes secciones de 8 a 15 m de ancho. Fueron entonces 73,533 ha las que pudieron ser clasificadas en los distintos tipos de vegetación existentes en la zona. La vegetación nativa (selva y humedal) ocupó el 59% del área total de análisis, mientras que la vegetación perturbada (acahual en diferentes grados de regeneración y la vegetación agropecuaria) ocupó el 40% del total del área caracterizada (Fig. 6).

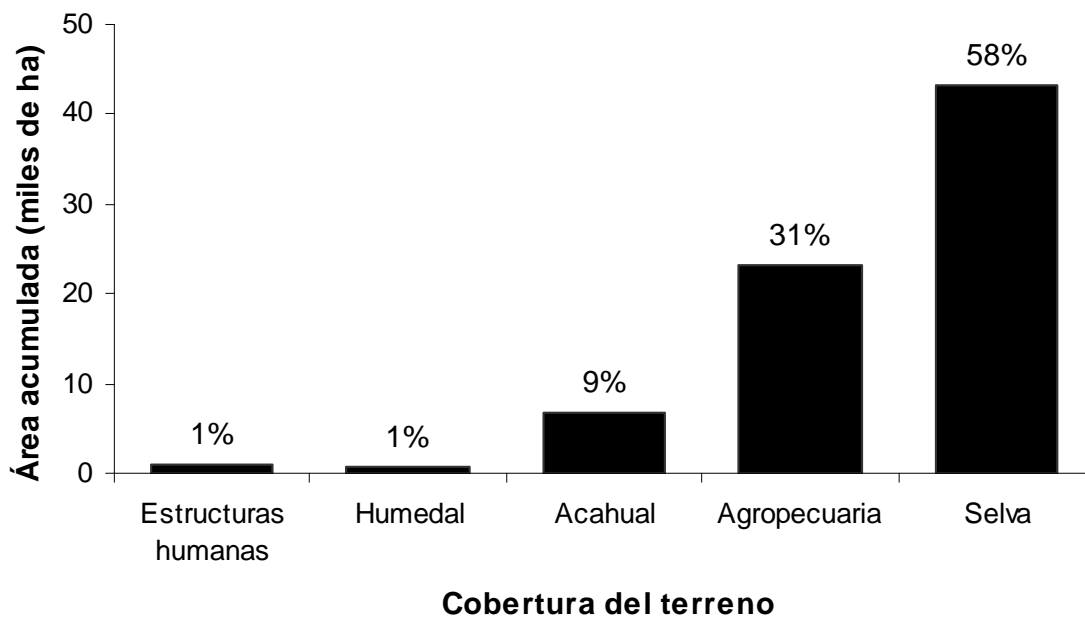


Figura 6. Porcentaje que ocupan los tipos de cobertura del terreno dentro del área total analizada.

De entre las asociaciones vegetales dentro del área caracterizada, el humedal tuvo el área menos extensa comprendida en un solo macizo; es decir, no presenta fragmentación. La

selva posee la superficie más extensa y su cobertura está contenida en menos fragmentos que el acahual y la vegetación agropecuaria. Por el contrario, la vegetación agropecuaria ocupa mucho menos área que la selva y su cobertura está repartida en muchos más fragmentos (Cuadro 3).

Cuadro 3. Superficie de los diferentes tipos de cobertura del terreno y la cantidad de fragmentos en que se encuentran racionados.

Cobertura del terreno	Área		Cantidad	Fragmentos		
	Ha	%		Área (ha)		
				Mínima	Mediana	Máxima
Selva	43,147	58	369	0.2	3.5	22,588
Humedal	643	1	1	---	---	---
Acahual	6,652	9	685	0.2	4.5	212
Vegetación agropecuaria	23,092	31	1,211	0.02	2.2	3,005
Áreas urbanas	921	1	---	---	---	---
Total	74,454	100	---	---	---	---

De acuerdo con los índices de fragmentación obtenidos, las coberturas originadas por la transformación del terreno son las más fraccionadas (Fig. 7).

La selva alta perennifolia es el tipo de vegetación con mayor cobertura, ocupando el 58% (43,147 ha) del total del área caracterizada (Fig. 6, Cuadro 3), y presentó un índice de fragmentación mucho menor ($IF = 0.6$) que los tipos de vegetación perturbados (Fig. 7). Al agrupar los fragmentos de selva en categorías de tamaños, se observó que aunque los fragmentos de menos de 100 ha fueron los más numerosos (352; el 95% del número total de fragmentos de esta cobertura) el área acumulada de éstos representó sólo el 6.5% de la superficie total. En contraste, los cuatro fragmentos de mayor tamaño (de 22,588, 10,134, 2,566 y 1,986 ha) concentraron el 86% de esta cobertura vegetal (Fig. 8).

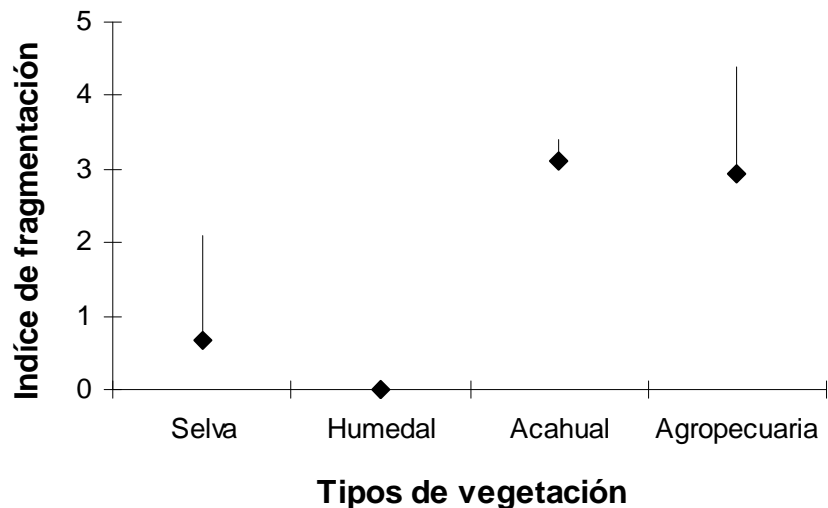


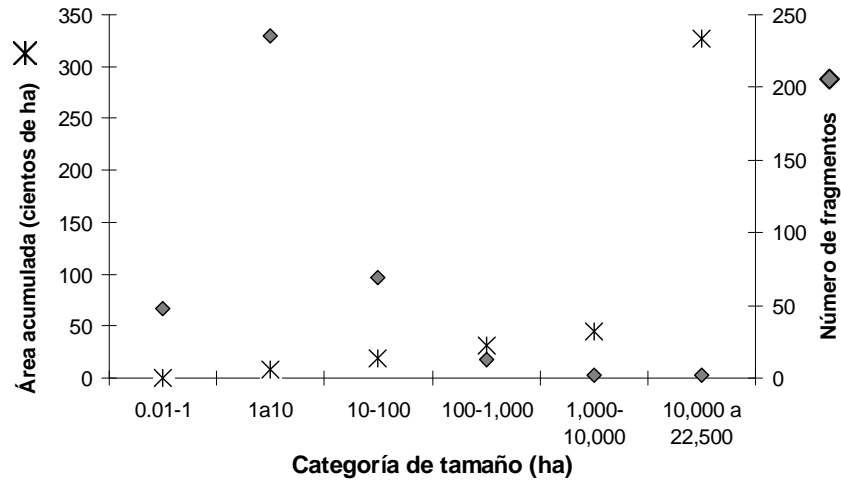
Figura 7. Índice de fragmentación para cada tipo de vegetación. Se presenta el índice de fragmentación multiplicado por 100. Se presenta el intervalo de confianza jackknife al 95%.

El humedal fue la cobertura vegetal con menos área (643 ha) y es la única que no presentó fragmentación. El único fragmento presente de vegetación hidrófila o humedal ocupó el 1% del total de la zona analizada (Cuadro 3) (Fig. 6), ubicado al centro-oeste de la zona analizada, aledaña al Río Lacantún (Fig. 9).

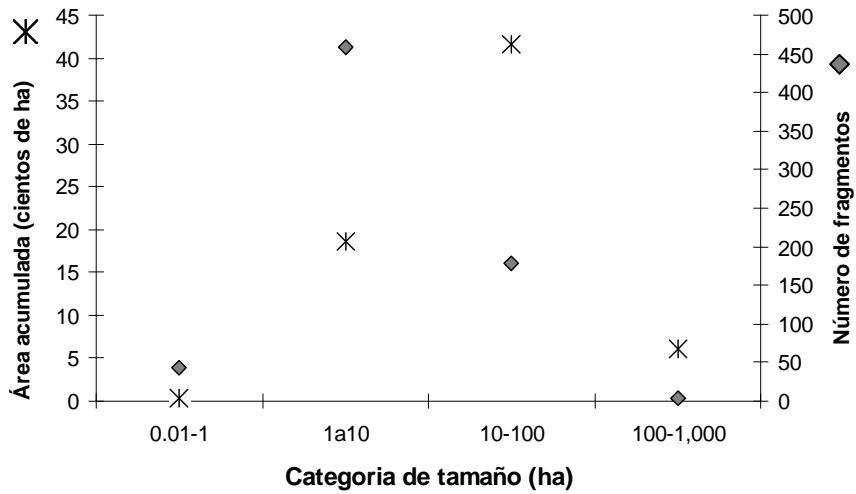
Los tipos de vegetación perturbada presentes en la zona de análisis fueron el acahual en diferentes etapas de regeneración, y la vegetación agropecuaria. El acahual ocupó el 9% del área total analizada (Fig. 6), con 6,652 ha, dividida en 685 fragmentos de menos de 212 ha (Fig. 8 y 9, Cuadro 3). El acahual fue así la vegetación que presentó el índice de fragmentación más alto (IF=3.1).

La cobertura agropecuaria tuvo el segundo lugar en cuanto a área (31% del total del área analizada; Fig. 6), tuvo el segundo valor más alto de índice de fragmentación (IF = 2.9) (Fig. 7), y representa en el paisaje claros de hasta 3,005 ha, que se concentraron alrededor de las estructuras humanas. Considerando los claros separados por las carreteras y poblados, dos de los tres claros de más de 1,000 ha (3,005 y 1,407 ha) se encuentran aledaños a la carretera fronteriza. El otro fragmento de más de 1,000 ha (1,130 ha) está aledaño al poblado Barrio San José (Fig. 9). Aunque los claros de menos de 100 ha fueron los más numerosos (1169) con 96.5% del número total de fragmentos, el área acumulada de estos fue sólo el 36% de la superficie total de esta cobertura. En contraste, los 42 fragmentos de más de 100 ha que representan el 3.5% del número total de fragmentos de este tipo de cobertura, acumularon un área de 14,818 (64%) (Fig. 8).

**Selva alta
perennifolia**



Acahual



**Vegetación
agropecuaria**

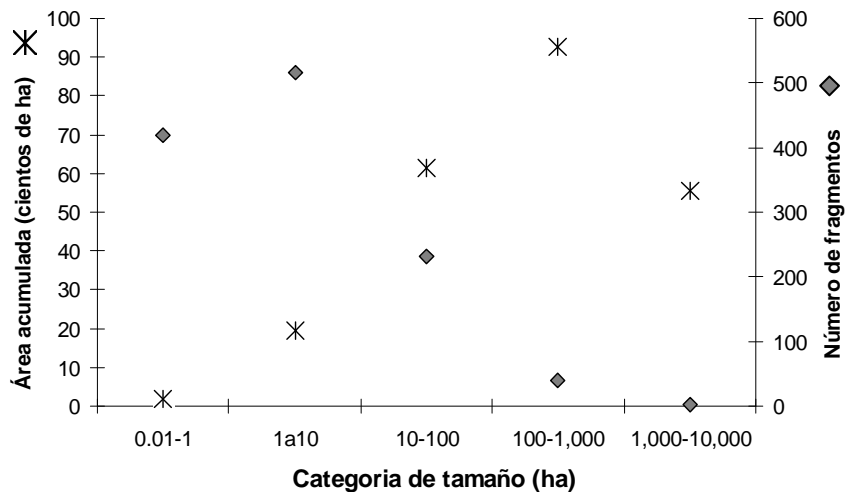
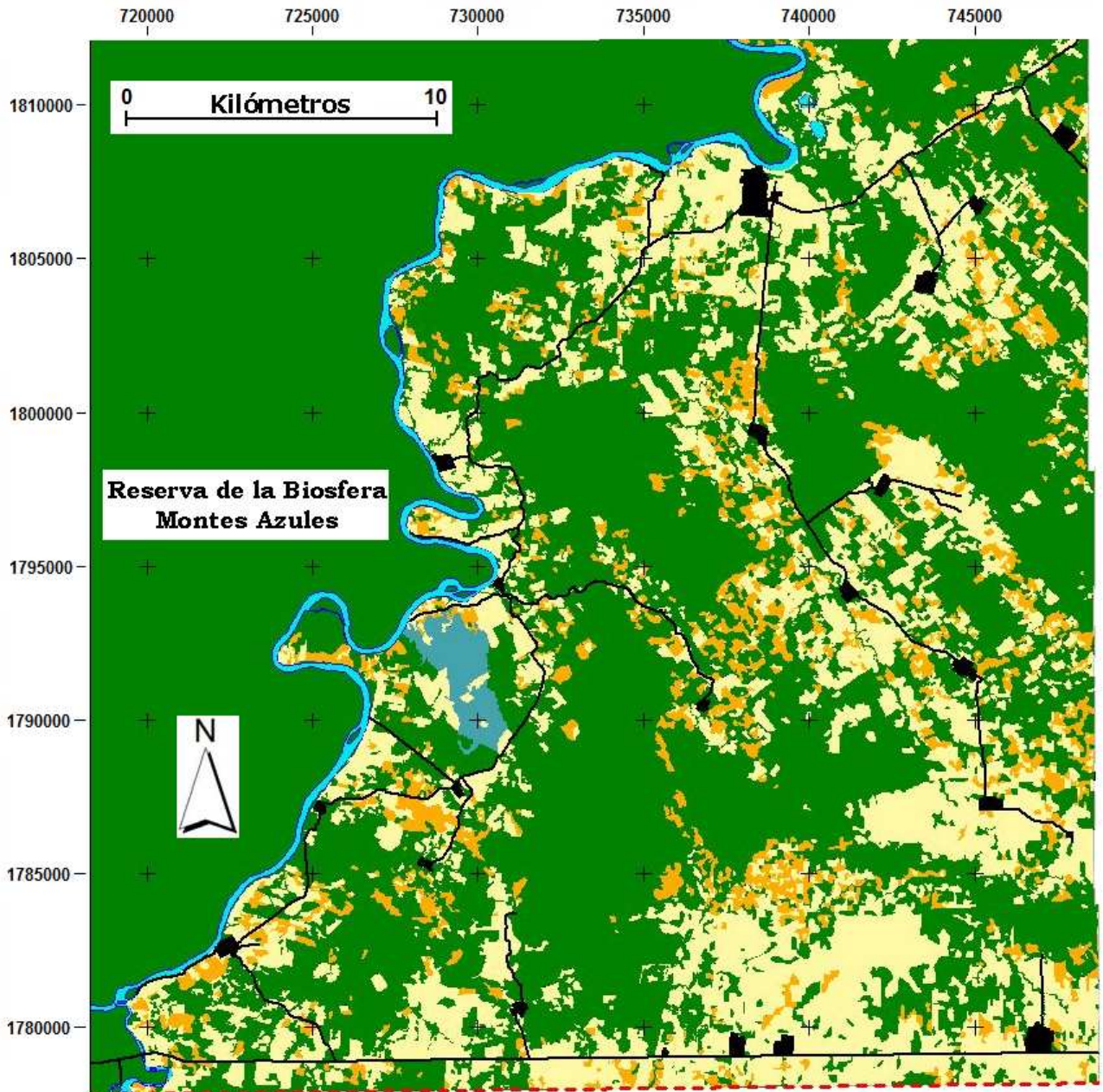


Figura 8. Número de fragmentos y área acumulada (ha) por categoría para cada cobertura vegetal.



SUROESTE DE LA REGION MARQUÉS DE COMILLAS Tipos de Vegetación



- | | | | |
|---|------------------------|---|-------------------------|
|  | Ríos principales |  | Selva alta perennifolia |
|  | Poblados |  | Humedal |
|  | Carreteras |  | Acahual |
|  | Frontera con Guatemala |  | Agropecuaria |

Figura 9. Mapa de la zona de estudio mostrando los tipos de vegetación y estructuras humanas. La vegetación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules fue generalizada como selva alta perennifolia.

8.2 Disponibilidad de hábitat

La superficie de hábitat disponible para el leoncillo (selva alta perennifolia, acahual, vegetación agropecuaria) fue de 72,891 ha, que representó el 98% del total del área analizada, por lo que es el felino con la superficie de hábitat disponible más extensa. El ocelote tuvo una superficie de hábitat disponible (selva alta perennifolia, humedal y acahual) de 50,440 ha (68% del total del área analizada), dividida en 283 fragmentos de 0.2 a 26,683 ha. La superficie de hábitat disponible para el tigrillo y el puma (selva alta perennifolia y acahual) fue de 49,798 ha (67%) dividida en 289 fragmentos de 0.2 a 26,683 ha. El jaguar fue el felino que contó con la menor superficie de hábitat disponible (selva alta perennifolia y humedal) con 43,789 ha (59%), dividida en 368 fragmentos de 0.2 a 22,588 ha (Fig. 10).

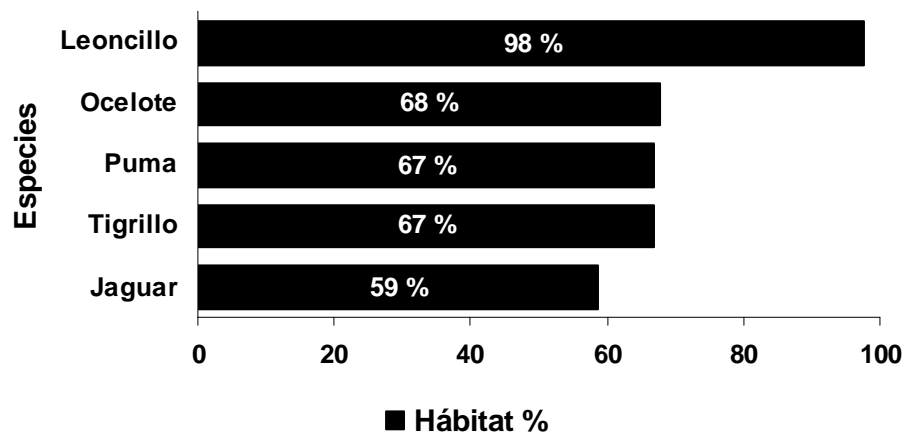


Figura 10. Porcentaje de hábitat disponible para cada felino silvestre, con relación al área total analizada.

8.3 Identificación de corredores

El leoncillo habita preferentemente en las coberturas transformadas y en la selva alta perennifolia (Cuadro 1), que constituyen el 98% del total del área analizada (Fig. 6), por lo que excluí a esta especie del análisis de identificación de corredores. Para las demás especies si analicé la presencia/ausencia de corredores. Encontré corredores para ocelote, tigrillo y jaguar. Para el puma no encontré corredores.

Es necesario señalar que para las tres especies para las que encontré corredores, resultó un corredor que presenta mucho más extensión que los parches a los que conecta, es decir, no está delimitado finamente (Fig. 11). A pesar de tener tales dimensiones, este corredor conecta a

parches del tamaño requerido, por lo que como caso excepcional, en los resultados presento este corredor reducido (B en figura 12) mediante cortes arbitrarios entre los dos parches a los que conecta.

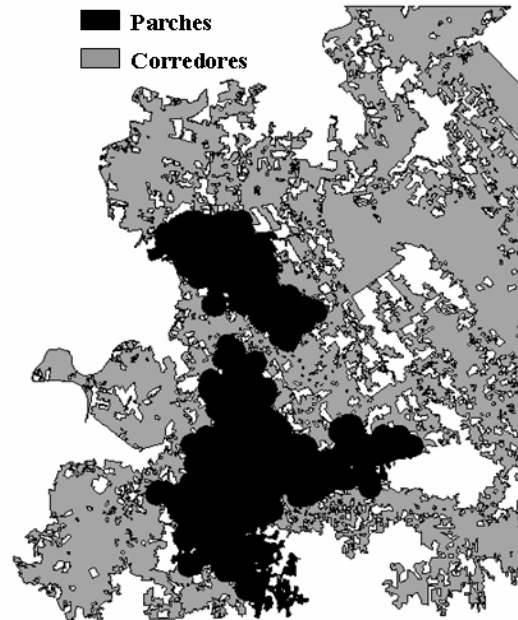


Figura 11. Corredor identificado en el *buffer* 550m del hábitat del ocelote (cobertura de selva alta perennifolia-humedal-acaahual). Este corredor es mucho más extenso que los parches a los que conecta.

Dentro de la cobertura de hábitat del tigrillo (selva alta perennifolia y acaahual) identifiqué 36 corredores, que conectan a nueve parches de 1,195 a 13,202 ha. Dentro de la cobertura de hábitat del ocelote (selva alta perennifolia, acaahual y humedal) identifiqué 30 corredores, que conectan a siete parches de 1,503 a 17,628 ha. Dentro de la cobertura de hábitat del jaguar (selva alta perennifolia y humedal) identifiqué 14 corredores que conectan a cinco parches de 2,646 a 14,605 ha (Cuadro 4, Fig. 12). Algunas zonas de conexión (o grupos de corredores redundantes, es decir que conectan a los mismos dos parches de hábitat) coinciden entre especies. En la figura 12 muestro los corredores identificados para cada especie agrupados en zonas de conexión.

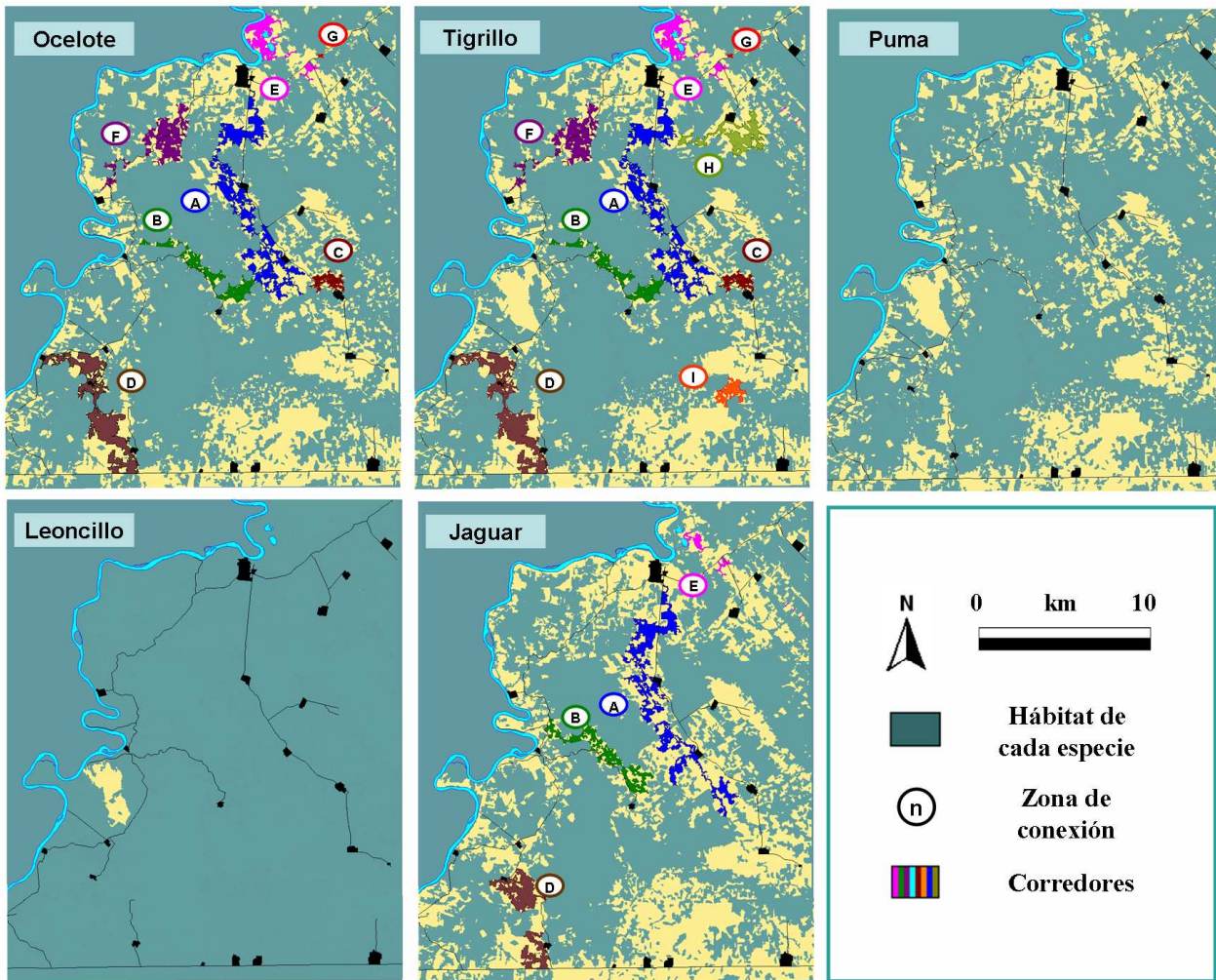


Figura 12. Hábitat disponible para cada especie de felino dentro del área analizada. Se muestran los corredores que conectan el hábitat de cada felino en parches de igual o mayor tamaño que el ámbito hogareño mínimo reportado en selvas húmedas para cada especie. Algunas zonas de conexión, es decir los grupos de corredores redundantes (que conectan a los mismos dos parches de hábitat) coinciden entre especies. Para el puma, por sus amplios requerimientos espaciales y por la definición de corredor que usé, no encontré corredores. Por otro lado cabe recordar que por su disponibilidad de hábitat (98%) excludí al leoncillo del análisis de identificación de corredores.

Cuadro 4.- Estadística básica de los corredores y parches identificados en el paisaje analizado para cada especie. Se muestra el número de individuos que potencialmente albergarían los corredores y parches para cada especie considerando la densidad reportada en selvas.

	Corredores				Parches				Área total (ha)*	Individuos
	Promedio de área (rango) (ha)	Individuos promedio (rango)	Área acumulada (ha)	Individuos	Promedio de área (rango) (ha)	Individuos promedio (rango)	Área acumulada (ha)	Individuos		
Ocelote	129 (n=30) (0.8 - 689)	0.6 (0 - 3)	3,873	17	5,982 (n=7) (1,503 - 17,628)	27 (7 - 78)	41,878	186	45,750	203
Tigrillo	124 (n=36) (0.8 - 689)	0.15 (0 - 0.9)	4,458	6	4,364 (n=9) (1,195 - 13,202)	5.5 (1.5 - 16.5)	39,279	49	43,736	55
Jaguar	172 (n=14) (0.7 - 747)	0.1 (0 - 0.35)	2,405	1	7,278 (n=5) (2,646 - 14,605)	3 (1 - 7)	36,390	17	38,795	18

*Área considerada para el análisis de identificación de corredores

8.4 Número potencial de individuos

Para el área total de hábitat en el área caracterizada, estimé 295 leoncillos, 224 ocelotes, 62 tigrillos, 21 jaguares y 20 pumas (Cuadro 5). Considerando los parches identificados en el hábitat de cada especie como entidades no conectadas, el número de individuos se fracciona de acuerdo con el tamaño de los parches. El número de ocelotes estimados para los siete parches identificados en su hábitat fue de 7 a 78 con un promedio de 27 individuos. El número de tigrillos calculados para los nueve parches identificados en su hábitat fue de 1.5 a 16.5 con un promedio de 5.5 individuos. El número de jaguares estimados para los 5 parches identificados fue de 1 a 7 individuos con un promedio de 3 individuos (Cuadro 4).

El número de individuos de las cinco especies de felinos analizadas, calculados para la totalidad del área de Marqués de Comillas fue de 83 pumas a 907 ocelotes. Para la totalidad del área de la Reserva de la Biosfera Montes Azules de 134 pumas a 1,472 ocelotes, y para la totalidad del área de la Selva Lacandona de 526 pumas a 5,778 ocelotes (Cuadro 5).

Cuadro 5. Número potencial calculado de individuos de las cinco especies de felinos silvestres que habitan la Selva Lacandona. *Estimaciones para el total del área.

	Individuos			
	Área de hábitat disponible en área analizada	Marqués de Comillas*	R. B. Montes Azules*	Selva Lacandona*
Ocelote	224	907	1,472	5,778
Tigrillo	62	255	414	1,625
Puma	20	83	134	526
Leoncillo	295	826	1,341	5,265
Jaguar	21	96	156	611

9. DISCUSIÓN

9.1 Caracterización del paisaje

La forma en que se dan las modificaciones del paisaje originadas por actividades humanas pueden variar entre regiones, por lo que el modelo de fragmentación puede no ser aplicable a todas las áreas (McIntyre y Barret 1992). El concepto de fragmentación implica que los remanentes de hábitat permanecen aislados, inmersos en ambientes hostiles para los organismos dentro de los remanentes (Kattan 2002, Santos y Tellería 2006). En estos paisajes la biota depende de corredores que conecten el hábitat o de la capacidad de los individuos para dispersarse grandes distancias para moverse entre fragmentos a través del hábitat hostil, o de otro modo la biota existente permanecerá varada en estos fragmentos (McIntyre y Barret 1992). En la parte de Marqués de Comillas analizada en el presente trabajo el tipo de vegetación dominante es la nativa (59%), cuatro continuos de este tipo de vegetación guardan el 86% de esta cobertura, sólo separados por la carretera. Esto nos indica que la conectividad estructural de la vegetación nativa en la región es amplia, por lo que probablemente muchas especies nativas pueden moverse en el paisaje. Puede concluirse que en el área analizada en el presente estudio, en realidad no existe una real fragmentación, sino un paisaje al que McIntyre y Barret (1992) y McIntyre y Hobbs (1999) denominan *variado* (*variegated*, en inglés), en el que el paisaje está dominado por los hábitat nativos, que han sido variadamente modificados y donde la fauna no está atrapada en remanentes aislados de hábitat.

En la totalidad de la región Marqués de Comillas las coberturas de origen antrópico ocupan un porcentaje mayoritario de la superficie de la región (56%), y es en los bordes externos de la región que ha ocurrido un proceso más acelerado de cambio de cobertura del terreno (Muench 2006). En la parte de Marqués de Comillas analizada en el presente trabajo el tipo de vegetación dominante es la nativa (59%), lo que indica que en esta porción el cambio de cobertura del terreno ha sido más moderado que en la totalidad de la región. Esto quizás es debido a factores como la relativa inaccesibilidad del área y la existencia de reservas ejidales, que contribuyen a que en esta zona el tipo de vegetación nativa siga siendo la de mayor extensión. Por ejemplo en Reforma Agraria y en San Isidro existen reservas ejidales de 1,200 y 800 ha, respectivamente, que han sido establecidas por las propias comunidades (Muench 2007).

En el área analizada en el presente trabajo encontré 921 ha (1%) ocupadas por poblados y carreteras (23 poblados y 172.4 km de carretera). Estas estructuras podrían influir

negativamente en la forma en que los felinos se mueven en el paisaje, como se ha demostrado en algunas zonas. Por ejemplo, en la Península de Yucatán el jaguar evitó áreas localizadas a menos de 1 km de los poblados, prefiriendo zonas a más de 6.5 km de éstos (Zarza 2008). Además, en la parte de Marqués de Comillas analizada en el presente estudio, es alrededor de estas estructuras de origen antrópico donde se agrupan las áreas más extensas de vegetación agropecuaria. Incluso en casos en los que el hábitat aledaño a poblados se mantenga en óptimas condiciones podría de todos modos ser rechazado por la fauna, como sucede con el jaguar que usa estas zonas en menor proporción a la esperada (Ceballos *et al.* 2005).

Es importante que no sigan retrocediendo los márgenes entre fragmentos de vegetación nativa, para conservar la capacidad de movimiento de la fauna en el paisaje y así evitar el aislamiento de poblaciones. Sin embargo, de acuerdo con la tendencia de desaparición de vegetación nativa aledaña a carreteras y de mantenerse las tasas actuales de deforestación, probablemente sigan retrocediendo los márgenes de fragmentos por la desaparición de cobertura vegetal nativa aledaña a estructuras humanas.

9.2 Disponibilidad de hábitat

La percepción que un organismo tiene hacia cierto paisaje se puede presentar más que como límites abruptos (Bruel y Baudry 2002) como gradientes de preferencia, con lo que las áreas ocupadas realmente por los felinos podrían modificarse de acuerdo con la presencia-ausencia otras especies, de estructuras naturales y de estructuras antropogénicas. Por ejemplo, el leoncillo usa la vegetación agropecuaria (Cuarón 2000b), por lo que en el área analizada su hábitat disponible fue 98%, por lo que al parecer el leoncillo no se ve afectado ante el incremento del área de esta cobertura. Sin embargo, se debe considerar que esta especie usa esta vegetación perturbada cuando se encuentra aledaña a vegetaciones boscosas (Mondolfi 1986, Wainwright 2002, Aranda 2005c). Es decir que, en cuanto al uso de la vegetación agropecuaria por parte del leoncillo podrían existir gradientes de preferencia, es decir, que probablemente el leoncillo no habite en zonas de vegetación agropecuaria más alejadas de los fragmentos de la vegetación arbórea, lo que reduciría el área real ocupada por el leoncillo en el área analizada. También debe tomarse en cuenta la diferencia que existe entre especies en cuanto a la calidad y cantidad de la información disponible acerca de cómo usan el paisaje. Mientras que para el puma existen decenas si no es que cientos de trabajos, realizados en muchos tipos de hábitat y métodos, publicados este año y desde varias décadas atrás, para el tigrillo y el leoncillo existen unos pocos trabajos publicados. Es importante hacer notar esto ya que los datos usados en el

presente trabajo tal vez se vean influenciadas por las diferencias en el esfuerzo que los investigadores han dedicado para estudiar estas especies.

En el presente trabajo, por simplificar, consideré las preferencias de hábitat como la preferencia por algún tipo de vegetación. No obstante las preferencias de hábitat puede incluir la preferencia o rechazo por atributos existentes dentro de la cobertura vegetal que habiten (Luck 2002). Atributos como la presencia de cuerpos de agua, la presencia de otras especies, la presencia de estructuras antropogénicas y el grado de perturbación del hábitat, determinan la calidad de hábitat para las especies y pueden conducir a diferencias en el uso del paisaje.

En general los felinos silvestres usan los cauces de ríos y arroyos ya sea como abastecedores de agua o como líneas de viaje (Leopold 1959, Ludlow y Sunquist 1987, Muench 2007). En Chamela y Calakmul, México y Belice, por ejemplo, se reporta al leoncillo, al puma, y al jaguar, respectivamente, utilizando preferentemente áreas cercanas a arroyos (Konecny 1989, Núñez *et al.* 1997, Chávez 2006). En el paisaje analizado en el presente trabajo el principal cuerpo de agua identificable en la escala de análisis es el Río Lacantún, localizado a lo largo del extremo oeste. Este río probablemente pueda ser usado por algunos felinos como línea de viaje y/o abastecedor de agua. Sin embargo también para los humanos cumple esas funciones, por lo que existen poblados aledaños al Río Lacantún. Estos poblados posiblemente causan que la vegetación aledaña a este río sea predominantemente vegetación perturbada. Por otro lado, desde la perspectiva de la foto digital que usé, no son distinguibles ríos de menores dimensiones y arroyos. Éstos seguramente se extienden en el área fuera y dentro de los fragmentos de hábitat, por lo que probablemente son los principales abastecedores de agua de la fauna en la región. Sería útil identificar estas estructuras para dar prioridad de conservación a fragmentos de hábitat que presenten cuerpos de agua.

Se debe considerar que la fragmentación de los hábitat agrava los efectos negativos de otros factores que afectan a las poblaciones de fauna silvestre. Por ejemplo el efecto de la cacería de subsistencia se agrava si además existe fragmentación de los hábitat. Esto por que los fragmentos son más accesibles a los cazadores, lo que impide o disminuye la recolonización desde poblaciones no cazadas (Peres 2001). En la zona de estudio los felinos cazados son, al menos, el leoncillo y el jaguar principalmente por considerarlas especies dañinas que llegan a alimentarse de aves de corral y ganado (Guerra 2001).

9.3 Identificación de corredores

Aunque cada especie usa el paisaje de diferente manera, los corredores de determinado hábitat y determinadas dimensiones pueden ser útiles para un grupo con requerimientos parecidos (Dawson 1994). En el presente trabajo identifiqué corredores con base en las preferencias de hábitat y requerimientos espaciales de los felinos silvestres, grupo que presenta los más amplios ámbitos hogareños entre los mamíferos (Sunquist y Sunquist 2001). Es posible que éstos corredores sean útiles para otras especies nativas con ámbitos hogareños más pequeños, ya sea que las usen como corredores o que alberguen poblaciones completas.

Encontré corredores para el ocelote, tigrillo y jaguar. De los corredores identificados, algunas zonas de conexión coinciden entre especies. Ello puede deberse a que las coberturas de hábitat son muy parecidas en tamaño entre los felinos analizados (59% al 68% del total del área caracterizada para el jaguar y el ocelote respectivamente) y a que sus hábitat presentan estructuras similares, esto debido principalmente a que la selva alta perennifolia, que es el tipo de vegetación con mayor cobertura (58% del total del área caracterizada) está dentro de las preferencias de hábitat de las tres especies.

No encontré corredores para el puma. Esto fue debido sus amplios requerimientos espaciales y a la definición de corredor que usé. Definí como corredores a elementos dentro del hábitat de cada especie que conectan a dos o más parches continuos de al menos el tamaño de un ámbito hogareño. Aún el fragmento más grandes del hábitat del puma (de 26,683 ha) era de tamaño insuficiente como para que reuniera el área de dos ámbitos hogareños de este felino. Sin embargo, dado que los corredores promueven el movimiento de fauna a varias escalas espaciales (Dawson 1994, Luck 2002), podrían definirse corredores en una escala más fina. Por ejemplo se podría definir como corredores a elementos que conectan a dos o más parches de hábitat continuos de medio ámbito hogareño. Con esta definición, habría encontrado varios corredores para el puma, muchos de éstos seguramente habrían coincidido con los corredores que encontré para el tigrillo, ya que usan preferentemente los mismos tipos de vegetación. Los corredores también podrían definirse como todos los elementos de cierta medida sin importar el tamaño de parches a los que conecten. Por ejemplo se podría definir como corredores todas las líneas de hábitat de 3.3 m de ancho, que de antemano sabemos que pueden ser usados por un puma (Beier 1995). En una escala más amplia, toda la región Marqués de Comillas puede funcionar como corredor que permita el flujo genético a las poblaciones de felinos de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y a las poblaciones que viven en los refugios de Guatemala, sobretodo del norte de Quiché y Alta Verapaz, el sureste del Petén y las Montañas Maya (Cuarón 1997).

A pesar de las diferencias en los métodos y las especies usadas, muchas zonas de conexión coinciden entre el trabajo de Muench (2006) y el presente trabajo (Fig. 13). Entre las diferencias están que él identificó corredores entre parches de al menos 200 ha, el ámbito hogareño mínimo reportado para el tapir mesoamericano (*Tapirus bairdii*), yo identifiqué corredores que conectan parches de al menos 1,090 ha, ámbito hogareño mínimo reportado para el tigrillo en selvas húmedas (que es el felino con los menores requerimientos espaciales en el presente trabajo). Existe una diferencia numérica entre los corredores encontrados para el tigrillo en el presente trabajo y los encontrados por Muench para el tapir. En la parte oeste de la región Marqués de Comillas identifiqué un número máximo de 36 corredores para el tigrillo, para el tapir Muench identificó 11 corredores dentro del área que corresponde a la zona analizada en el presente trabajo. Uno de los factores que dan la diferencia numérica entre los corredores identificados en ambos trabajos puede ser la diferencia en el detalle de la caracterización del paisaje.

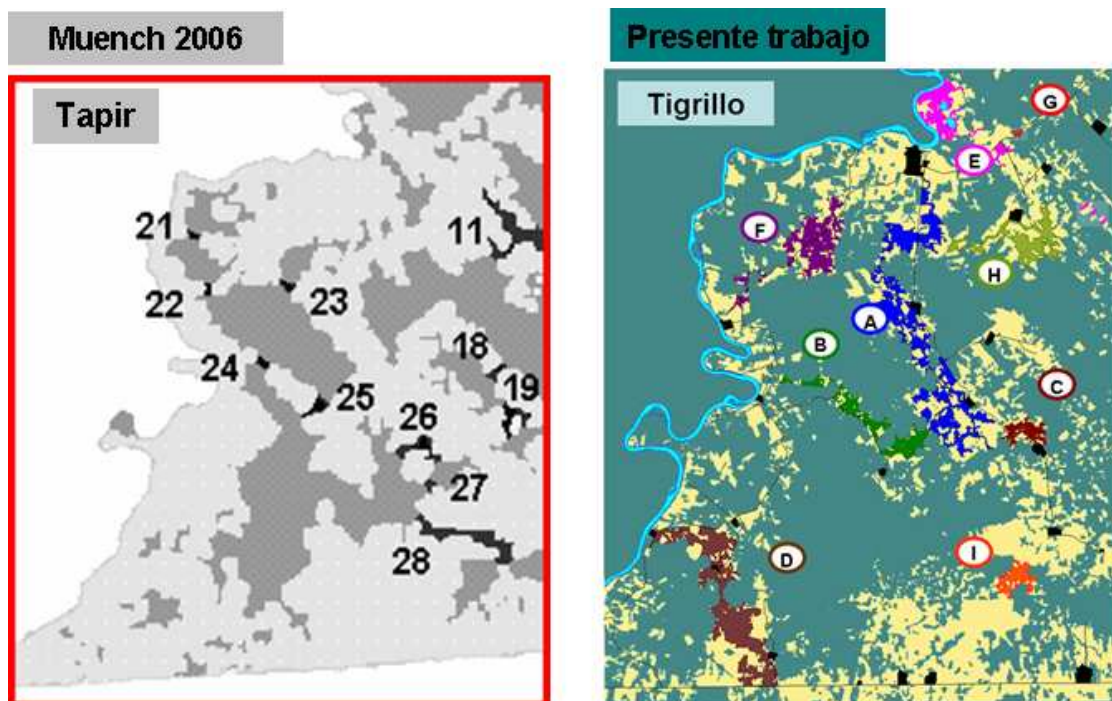


Figura 13. Comparación de los corredores obtenidos en el presente trabajo para el tigrillo (*Leopardus wiedii*) y los obtenidos por Muench (2006) para el tapir mesoamericano (*Tapirus bairdii*).

El método usado para identificar corredores en el presente trabajo es una variante del método usado por Muench (2006), el cual utiliza criterios objetivos y sistemáticos y permite la identificación de corredores biológicos de acuerdo con los requerimientos de hábitat de la especie estudiada. En el presente trabajo resultó en *buffers* amplios corredores

excepcionalmente más grandes que los parches a los que conectan. Resolví este problema reduciendo el área de éstos arbitrariamente, lo cual disminuye la cualidad sistemática del método. Muench no tuvo este problema. Este problema en el presente trabajo se originó seguramente por el formato de las imágenes procesadas para la identificación de corredores. Para identificar corredores Muench usó imágenes en formato raster, en el presente trabajo usé imágenes en formato vectorial. Los datos en formato vectorial usan coordenadas X,Y para definir la localización de puntos, líneas y áreas que corresponden a las características del mapa. Por otro lado los datos en formato raster usan una matriz de áreas cuadradas para definir en donde están localizadas las características. La manera en que estos formatos definen los límites es diferente (Bosque 1992). La forma en que el formato vectorial define los límites causó el problema que tuve en el presente trabajo identificando corredores en los *buffers* amplios.

Otra diferencia entre los métodos de estos trabajos es la manera de elegir los corredores. Muench eligió entre los tratamientos, el *buffer* que dividiera en más parches del área requerida por su especie. Seleccionar un *buffer* en el que se encuentran la mayoría de los parches del área requerida, restringe sus resultados a obtener corredores dentro de un rango de tamaño. Por ello, podrían quedar fuera de sus resultados corredores de tamaño particular. En el presente trabajo elegí de cada tratamiento (con *buffer* de 50m a 2,000m en intervalos de 50m) los corredores que conectarán a parches del área requerida por la especie. Dado que tomo en cuenta todos los tratamientos, tomé en cuenta los corredores de todos los tamaños. Por ello el procedimiento para elegir corredores del presente trabajo arroja como resultado todos los corredores entre parches del tamaño establecido al principio del trabajo.

Las variables que determinan el uso diferencial de los corredores incluyen factores que determinan las preferencias de hábitat; elementos dentro de los corredores como cuerpos de agua, la distancia a poblados y variables propias de la ecología de la especie (Block y Brenan 1993, Bruel y Baudry 2002, Luck 2002). Además existen limitantes que tienen que ver con los atributos del corredor en sí, como la forma, la superficie, el ancho y el largo del corredor y la localización dentro de la red de hábitat (Soulé y Gilpin 1991). Está claro que la funcionalidad de los corredores identificados debe verificarse en campo, principalmente para dar preferencia en los planes de manejo a conservar los corredores que sí son usados por las distintas especies de felinos silvestres. Por ejemplo sería útil hacer un análisis detallado de la distribución de los ríos en el hábitat de los felinos, ya que los corredores riparios pueden ser usados preferentemente por los felinos silvestres para moverse en el paisaje sobre corredores que no presenten estos cuerpos de agua (Leopold 1959, Ludlow y Sunquist 1987, Hilty y Merenlender 2004, Muench 2007).

Los fragmentos de la cobertura de hábitat de cada especie menores de 1,500 ha fueron excluidos del análisis de identificación de corredores. Estos fragmentos pueden facilitar el movimiento de los felinos a través del hábitat perturbado, mediante un efecto que en Biogeografía de islas se denomina Efecto de Escalones (stepping stones; en inglés) (Dawson 1994). Este efecto explica que el movimiento de la fauna a través de hábitat hostiles se facilita utilizando islas de hábitat. Si los felinos pueden viajar cierta distancia en hábitat perturbados, los fragmentos pequeños contribuirán en cierta medida a la movilidad de las especies. De acuerdo con esto, son útiles las caracterizaciones finas del paisaje para identificar fragmentos pequeños o remanentes de vegetación aislados para tomarlos en cuenta al elaborar planes de manejo, ya que probablemente los felinos silvestres, y la fauna en general, los usan en cierta medida para moverse en el paisaje.

9.4 Número potencial de individuos y población mínima viable

Para conservar efectivamente a la biodiversidad, se debe saber si las especies tienen una tendencia natural a ser raras, y evaluar de que tipo de rareza se trata (Yu y Dobson 2000). Arita *et al.* (1990) clasifican a los mamíferos neotropicales en cuatro categorías de rareza de acuerdo con las combinaciones de distribución (restringida o amplia) y densidad (baja o alta). Estos autores clasifican al puma, jaguar, ocelote y leoncillo (no consideran al tigrillo) en la misma categoría: D, Distribución amplia y densidad baja.

En la escala considerada en el presente trabajo, para saber la rareza de las especies no es relevante tomar en cuenta la distribución de la especie, es necesario tomar en cuenta la disponibilidad de hábitat y la densidad de las especies, factores que combinados determinan el número de individuos. En el presente trabajo los felinos que resultaron con menos individuos son el puma y el jaguar con 20 y 21 individuos respectivamente, esto debido a sus densidades relativamente bajas. El mayor número de individuos lo obtuvo el leoncillo (295) por que su hábitat disponible es el más amplio, y a que el centro de amplitud de sus densidades encontradas fue un valor alto. El tigrillo obtuvo más individuos (62) que el puma (20) a pesar de usar las mismas coberturas vegetales, ello debido a que presenta densidades más altas.

El número de individuos de cada especie de felino nos indica si las poblaciones pueden ser o no viables en cierto lapso de tiempo. Sin embargo, el que alguna especie de felino no alcance el número de individuos necesarios para ser viable a corto o a largo plazo en ciertas zonas debe interpretarse cuidadosamente. Ello porque este resultado puede deberse a que la perturbación de su hábitat en la zona estudiada influye negativamente en las poblaciones de esta

especie, o tal vez indica que simplemente el área analizada es demasiado pequeña y que inclusive en condiciones optimas de hábitat no alcanzaría estas cifras requeridas para su viabilidad, es decir, la escala tal vez es insuficiente para la especie estudiada.

De acuerdo con las proyecciones realizadas por Peres (2001) en la selva amazónica, un fragmento sujeto a poca o nula actividad cinegética aislado de 10,000 ha puede ser razonablemente resistente a la extinción de vertebrados, considerando reptiles, aves, mamíferos como xenartros, roedores, ungulados, primates y algunos carnívoros como martucha (*Potos flavus*), viejo de monte (*Eira barbara*) y coati (*Nasua nasua*). Sin embargo, de acuerdo con los cálculos realizados en el presente trabajo, un fragmento de este tamaño no es suficiente para conservar poblaciones de felinos viables ni siquiera a corto plazo. Esto reafirma la importancia de maximizar la cobertura de hábitat, lo cual se puede hacer estableciendo o manteniendo la conectividad entre fragmentos de hábitat.

De acuerdo con Soulé (1980) son necesarios 50 individuos de población efectiva (reproductiva), para que una población sea viable a corto plazo. Una población efectiva de 50 individuos requiere de 250 a 500 individuos como población total (Nunney y Campbell 1993, Frankham 1995). De acuerdo con esto, los resultados del presente trabajo indican que en el área analizada es posible tener una población viable a corto plazo de ocelote (considerando 224 como cercano a 250 individuos) y leoncillo (295 individuos). Al estar los felinos entre los mamíferos con mayores requerimientos espaciales (Reid 1997, Sunquist y Sunquist 2001), los resultados del presente trabajo indican que las especies que usen las mismas combinaciones de coberturas vegetales que el ocelote (selva alta perennifolia, acahual, humedal) y el leoncillo (selva alta perennifolia, acahual, vegetación agropecuaria) y con requerimientos espaciales iguales o más pequeños, posiblemente también sean viables a corto plazo. A nivel regional el área total de Marqués de Comillas (204,000 ha), sin considerar el cambio de cobertura del terreno, apenas es adecuado para albergar poblaciones viables a corto plazo de tigrillo y casi duplica los 500 individuos de ocelote y leoncillo. La Reserva de la Biosfera Montes Azules (331,200 ha) es apropiada para mantener poblaciones a corto plazo del tigrillo, leoncillo y ocelote. La totalidad del área de la Selva Lacandona (1,300,000 ha), sin considerar el cambio de cobertura del terreno ocurrido, puede albergar poblaciones viables a corto plazo de los cinco felinos silvestres.

De acuerdo con los cálculos de Franklin (1980) son necesarios como mínimo 500 individuos de población para asegurar la sobrevivencia a largo plazo (más de 100 años) de las poblaciones. Una población efectiva de 500 individuos requiere de 2,500 a 5,000 individuos como población total (Nunney y Campbell 1993, Frankham 1995). Una población de más de 2,500 individuos sólo los alcanzan el ocelote y leoncillo, considerando la totalidad del área de la Selva

Lacandona, pero sin considerar el cambio de cobertura del terreno ocurrido en la zona. El número de individuos de tigrillo calculados para la Selva Lacandona fue de 1,625 individuos, mientras que el número de individuos de puma y jaguar estuvieron muy por debajo de los miles necesarios. De acuerdo con otros trabajos, el número mínimo de individuos requeridos para que una población de mamíferos sea viable a largo plazo es de al menos 3,876 individuos (Traill *et al.* 2007). Considerando lo anterior, el área requerida para albergar poblaciones mínimas viables a largo plazo de las especies estudiadas podría ser mucho mayor.

Al considerar el número de individuos de las poblaciones de felinos, es necesario considerar que no permanecen cerradas. Los felinos realizan movimientos de emigración e inmigración, al menos en ciertas circunstancias lo que ayuda a la sobrevivencia de las poblaciones a corto y largo plazo. Por ejemplo, en hábitat fragmentados las poblaciones de pumas pueden exhibir una estructura metapoblacional, lo que se define como una red de poblaciones semi-separadas con un nivel, regular o intermitente, de migración entre ellas. Por ejemplo en Nuevo México las subpoblaciones de puma se encuentran separadas por áreas sin individuos y unidas por dispersores (Sweaner *et al.* 2000). En estas condiciones se reafirma el valor de los corredores de hábitat en una escala amplia, ya que el mantenimiento o establecimiento de estas estructuras entre regiones permiten que las poblaciones se abastezcan de individuos. El área analizada en el presente estudio está rodeada por lugares donde igualmente se presentan poblaciones de felinos. Está localizada dentro de Marqués de Comillas y colinda al oeste con la Reserva de la Biosfera Montes Azules. Si es que existe la conectividad suficiente entre estas áreas, seguramente los individuos se dispersan entre estas áreas alimentando sus poblaciones.

Es evidente que difícilmente existe una reserva que pueda sostener una población aislada de felinos silvestres que sea viable a largo plazo, especialmente de los que presentan mayores requerimientos espaciales, el jaguar y el puma. Esto reafirma la necesidad de establecer estrategias adecuadas para mantener o establecer estructuras que puedan servir para la movilización de felinos entre reservas, por ejemplo corredores de hábitat, corredores riparios, o islas de hábitat.

10. CONCLUSIONES

En la parte de Marqués de Comillas analizada en el presente trabajo el tipo de vegetación dominante es la nativa. En el área analizada la conectividad región es amplia. Es alrededor de poblados y carreteras donde se concentran las mayores extensiones de vegetación agropecuaria.

La disponibilidad de hábitat obtenida en el presente trabajo para las especies estudiadas, es en orden creciente: jaguar, tigrillo, puma, ocelote y leoncillo. Aparentemente el leoncillo es el que se ve menos afectado por el incremento áreas agropecuarias. Sin embargo es necesario tomar en cuenta que las preferencias de hábitat pueden representarse, más que como límites abruptos, como gradientes de preferencia, con lo que las áreas ocupadas realmente por los felinos podrían modificarse de acuerdo con la presencia-ausencia de otras especies, de estructuras naturales y de estructuras antropogénicas.

El método usado en el presente trabajo para identificar corredores es, con respecto a la Muench (2006), más efectiva al identificar todos los corredores entre parches del tamaño requerido por la especie, tomando en cuenta corredores de todos los tamaños. Por otro lado, el formato vectorial de las imágenes usadas en el presente trabajo para identificar corredores no fue el adecuado, ya que resultaron, en *buffers* amplios, corredores excepcionalmente amplios a los que tuve que reducir de forma arbitraria, lo cual reduce la calidad sistemática del método.

Encontré corredores para el ocelote, el tigrillo, y el jaguar. A pesar de tener distintos requerimientos espaciales y de hábitat, algunas zonas de conexión coinciden entre éstas especies. Los corredores de estas especies pueden servir a otras con requerimientos de hábitat similares ya sea que también les sirvan de corredores o que alberguen poblaciones completas.

Debido a sus amplios requerimientos espaciales y a la definición de corredores usada no encontré corredores para el puma. Sin embargo, dado que los corredores promueven el movimiento a varias escalas, los corredores identificados para el tigrillo, que usa preferentemente las mismos tipos de vegetación, seguramente le sirven al puma para moverse en el paisaje.

Los fragmentos no considerados en el análisis de identificación de corredores también podrían ser útiles para la movilidad de los felinos y de la fauna en general. Esto por el llamado efecto de escalones (Stepping Stones) en el que el movimiento de la fauna a través de hábitat hostiles puede facilitarse utilizando estas islas de hábitat.

En el área analizada es posible tener una población viable a corto plazo únicamente de ocelote y leoncillo. Posiblemente otras especies con requerimientos espaciales y preferencias de hábitat similares al ocelote y leoncillo, también sean viables a corto plazo. Sin embargo es necesario considerar que las poblaciones de felinos no permanecen cerradas. Los felinos realizan movimientos de emigración e inmigración, al menos en ciertas circunstancias lo que ayuda a la sobrevivencia de las poblaciones. Esto reafirma el valor de los corredores en una escala amplia ya que el mantenimiento o establecimiento de estas estructuras entre regiones permiten que las poblaciones se abastezcan de individuos. Si existe la conectividad de hábitat suficiente, seguramente existe un flujo de individuos entre las poblaciones del área analizada en el presente trabajo y las zonas aledañas como Montes Azules y la parte este de Marqués de Comillas.

Difícilmente existe una reserva que pueda sostener una población aislada de las especies estudiadas que sea viable a corto o largo plazo, especialmente de los felinos con mayores requerimientos espaciales, jaguar y puma. Por ello la importancia de mantener la conectividad dentro de los ámbitos hogareños de los individuos, entre regiones y entre reservas.

11. LITERATURA CITADA

- Aranda, M. 1996. Distribución y abundancia del jaguar en Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 68:45-52.
- Aranda, M. 1998. Densidad y estructura de una población del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana* 75:199-201.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad - Instituto Nacional de Ecología. México.
- Aranda, M. 2005a. Ocelote (*Leopardus pardalis*). Págs. 359-361 en: Los mamíferos silvestres de México. G. Ceballos y G. Oliva (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Aranda, M. 2005b. Tigrillo (*Leopardus wiedii*). Págs. 361-362 en: Los mamíferos silvestres de México. G. Ceballos y G. Oliva (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Aranda, M. 2005c. Leoncillo, jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*). Págs. 358 y 359 en: Los mamíferos silvestres de México. G. Ceballos y G. Oliva (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Arita, H. T., Robinson, J. G. y Redford, K. H. 1990. Rarity in Neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology* 4: 181-192.
- Azuara, D. 2005. Estimación de abundancia de mamíferos terrestres en un área de la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Beier P. y R. Noss. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12:1241-1252.
- Beier, P. 1995. Dispersal of juvenile cougars in fragmented habitat. *Journal of Wildlife Management* 59:228-237.
- Bisbal, F. 1989. Distribution and habitat association of the carnivores in Venezuela. Págs. 339-362 en: *Advances in neotropical mammalogy*. K. Redford y J. Eisenberg (eds.) Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida. EUA.
- Block W. y L. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology theory and applications. Págs. 35-91 en *Current Ornithology*. D. Power (ed.). Vol. 11. Plenum Press, Nueva York. EUA.
- Bosque, S. J. 1992. *Sistemas de Información Geográfica*. Ed. Rialp. España.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:481-506.
- Breugel, M. van, Martínez-Ramos, M., & Bongers, F. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22:663-674.
- Bruel I. y S. Baudry. 2002. *Ecología del paisaje. Conceptos, métodos y aplicaciones*. Ediciones Mundi - Prensa. España.

- Calleros, C. y F. G. Brauer. 1983. Problemática regional de la Selva Lacandona. Dirección General de Desarrollo Forestal, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México.
- Carabias, J., E. Provencio, J. de la Maza, D. Gutiérrez, M. Gómez, A. López. 2000. Programa de manejo. Reserva de la Biosfera Montes Azules, México. Instituto Nacional de Ecología. México.
- Caso, A. 1994. Home range and habitat use of three neotropical carnivores in northeast Mexico. Tesis de Maestría. Universidad de Kingville, Texas. EUA.
- Caso A. y E. Tewes. 1996. Home range and activity patterns of the ocelot, jaguarundi, and coatimundi in Tamaulipas, Mexico. Abstract, Southwestern Association of Naturalists 43rd Annual Meeting, McAllen, Texas. EUA.
- Caso, A., C. López-González, E. Payan, E. Eizirik, T. de Oliveira, R. Leite-Pitman, M. Kelly, y C. Valderrama. 2008a. *Puma yagouaroundi* en IUCN 2011. Red List of Threatened Species (www.iucnredlist.org).
- Caso, A., C. López-González, E. Payan, E. Eizirik, T. de Oliveira, R. Leite-Pitman, M. Kelly y C. Valderrama. 2008b. *Panthera onca* en IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species (www.iucnredlist.org).
- Castillo-Campos, G. y H. Narave F. 1992. Contribución al conocimiento de la Vegetación de la Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. Págs. 51-85 en: Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. M. Vásquez-Sánchez y M. Ramos (eds.). Publicaciones especiales Ecosfera No. 1 Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales A. C. México.
- Ceballos, G y G. Oliva (compiladores). 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Ceballos, G. C. Chávez, A. Rivera, C. Manterota y B. Wall. 2002. Tamaño poblacional y conservación del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. Págs. 403-417 en: El jaguar en el nuevo milenio. R. Medellín, A. Equihua, C. Chetkiewickz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber. (comps.). Fondo de Cultura Económica - Universidad Nacional Autónoma de México - Wildlife Conservation Society. México.
- Ceballos, G., C. Chávez, H. Zarza y C. Manterola. 2005. Ecología y conservación el jaguar en la región de Calakmul. *Biodiversitas* 62:2-7.
- Challenger, 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad - Instituto de Ecología - Universidad Nacional Autónoma de México - Sierra Madre S. C. México.
- Chávez, C. 2006. Áreas de actividad, uso de hábitat y tamaño poblacional del jaguar (*Panthera onca*) y del puma (*Puma concolor*) en Calakmul, Campeche, México. Capítulo III. Págs. 35-60 en: Ecología y conservación del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México.

- Chávez, C., M. Aranda y G. Ceballos. 2005. Jaguar, tigre (*Panthera onca*). Págs. 367-370 en: Los mamíferos silvestres de México. G. Ceballos y G. Oliva (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Crawshaw, P. 1995. Comparative ecology of ocelot (*Felis pardalis*) and jaguar (*Panthera onca*) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina. Tesis doctoral, Universidad de Florida, Gainesville, FL, EUA.
- Crawshaw, P. y H. Quigley. 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environmental in Brazil. *Journal of Zoology* 223:357-370.
- Crooks K. y M. Sanjayan. 2006. Capítulo 1. Connectivity conservation: maintaining connections for nature en *Connectivity Conservation*. K. Crooks y M.A. Sanjayan, eds. Cambridge University Press.
- Cuarón, A. D. 1991. Conservación de los primates y sus hábitats en el sur de México. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia.
- Cuarón, A. D. 1997. Land-cover changes and mammal conservation in Mesoamérica. Tesis doctoral. Universidad de Cambridge. Reino Unido.
- Cuarón, A.D. 2000a. A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforest mammals. *Conservation Biology* 14:1574-1579.
- Cuarón, A.D. 2000b. Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical region: a modelling approach. *Conservation Biology* 14:1676-1692.
- Dawson, D. 1994. Are habitat corridors conduits for animals and plants in a fragmented landscape? *English Nature Research Reports*. Núm. 94.
- Dillon A. 2005. Ocelot density and home range in Belize, Central America: camera trapping and radiotelemetry. Tesis de Maestría. Universidad de Virginia. EUA.
- Dillon A. y M. J. Kelly. 2008. Ocelot home range, overlap and density: comparing radiotelemetry whit camera traping. *Journal of Zoology* 275:391-398.
- Doughty, R y N. Myers. 1971. Notes of the amazon wildlife trade. *Biological Conservation* 3:293-297.
- Emmons, L. 1988. A field study of ocelots (*Felis pardalis*) in Peru. *Reve d'Ecologie (la Terre et la Vie)* 43:133-157.
- Fagan, W.F. y J.M. Calabrese. 2006. Capítulo 12. Quantifying connectivity: balancing metric performance with data requirements en *Connectivity Conservation*. K. Crooks y M.A. Sanjayan, eds. Cambridge University Press.
- Frankham, R. 1995. Effective population size/adult popualtion size ratios in wildlife: a review. *Genetical. Reserarch*. 66:75-107.
- Franklin, I., 1980. Evolutionary change in small populations. Págs. 135-150 en: *Conservation Biology: An Evolutionary- Ecological Perspective*. M. Soulé y B. Wilcox (eds.). Sinauer-Sunderland. Massachusetts. EUA.
- García-Gil, J. y J. Lugo. 1992. Las formas de relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. Págs. 39-49 en: *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su*

- conservación. M. Vásquez-Sánchez y M. Ramos (eds.). Publicaciones especiales Ecosfera No. 1 Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales A. C. México.
- González-Baca, C. 2002 Variación natural y antropogénica de la diversidad y abundancia de grandes mamíferos en la Selva Lacandona. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México.
- Grigione, M., A. Scoville, G. Scoville, y K. Crooks. 2007. Neotropical cats in southeast Arizona and surrounding areas: past and present status of jaguars, ocelots and jaguarundis. *Mastozoología Neotropical* 14:189-199.
- GTA (Grupo Técnico de Apoyo). 1994. Estudio para el Ordenamiento Ecológico de la Selva Lacandona. Informe Preliminar, Primera Fase. Secretaria de Desarrollo Social (SEDESOL). San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México.
- Guerra R. M. 2001. Cacería de subsistencia en dos localidades de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias - Universidad Nacional Autónoma de México.
- Haddad, N., D. Rosenberg y N. Noon. 1997. On experimentation and the study of corridors: Response to Beier and Noss. *Conservation Biology* 14:1543-1545.
- Haines A., M. Tewes, L. Laack, W. Grant y J. Young 2005. Evaluating recovery strategies for an ocelot (*Leopardus pardalis*) population in the United States. *Biological Conservation* 126:512-522.
- Hemker, T., F. Lindzey y B. Ackerman. 1984. Population characteristics and movement patterns of cougars in southern Utah. *Journal of Wildlife Management* 48:1275-1248.
- Hilty, J. y A. Merenlender. 2004. Use of riparian corridors and vineyards by mammalian predators in northern California. *Conservation Biology* 18:126-135
- Hobbs, R. 1992. The role of corridors in conservation: solution or bandwagon? *Trends in Ecology and Evolution* 7:389-392.
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática). 2002. Ortofotos digitales originadas de fotografías aéreas escala 1:75,000 de marzo de 2002.
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática). 2005. Censo de población y vivienda 2005. Localidades y su población por municipio según tamaño de localidad (www.inegi.gob.mx).
- INF (Inventario Nacional Forestal). 2000. Vegetación y Uso del Suelo-2000. Disponible en: <http://Infoteca.semarnat.gob.mx/Metadatos/inventario2000.html>
- Kattan, G. 2002. Fragmentación patrones y mecanismos de extinción de especies. Págs. 562-590 en: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Guariguata, M. y G. Kattan (Comps.). Libro Universitario regional. Costa Rica.
- Kautza, R., R. Kawulaa, T. Hootorb, J. Comiskeyc, D. Jansend, D. Jenningse, J. Kasbohm, F. Mazzottig, R. McBrideh, L. Richardsoni y K. Rootj. 2006. How much is enough? Landscape-scale conservation for the Florida panther. *Biological Conservation* 130:118-133.

- Kelly, M., A. Noss, M. di Bitetti, L. Maffei, R. Arispe, A. Paviolo, C. de Angelo, y Y. di Blanco. 2008. Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *Journal of Mammalogy* 89:408-418.
- Kolasa, J. y S. Pickett (editores). 1991. *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag Ecological Studies. Nueva York. EUA.
- Konecny, M. J. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. Págs. 243-264 en: *Advances in neotropical mammalogy*. K. Redford y J. Eisenberg (eds.) Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida. EUA.
- Kumar, U. 2003. Minimum Sizes for Viable Population and Conservation Biology. *Our Nature* 1:3-9
- Laack L. L. 1991. Ecology of the ocelot (*Felis pardalis*) in south Texas. Tesis de Maestría, Texas A&I University, Kingsville, Texas. EUA.
- Laurance, W. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91:109-117
- Leopold, A. S. 1959. *Wildlife of Mexico*. Berkeley: University of California Press. EUA.
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237-240
- Logan, K., L. Irwin, y R. Skinner. 1986. Characteristics of a Hunted Mountain Lion Population in Wyoming. *Journal of Wildlife Management* 50:648-654.
- López-González, C. 2005. El jaguar en México. *Especies* 14:10-16.
- López-González, C. y A. González-Romero. 1998. Literature and knowledge about the puma (*Puma concolor linnaeus*). *Acta Zoológica Mexicana*. (n. s.) 75:171-191.
- Luck, G. 2002. The habitat requirements of the rufous treecreeper (*Climacteris rufa*). 1. Preferential habitat use demonstrated at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 105:383-394.
- Ludlow, M. y M. Sunkist. 1987. Ecology and behavior of ocelots in Venezuela. *National Geographic Reserach* 3:447-461.
- Maehr, D. y J. Cox 1995. Landscape features and panthers in Florida. *Conservation Biology* 9:1008-1019.
- Maehr, D., E. Darrell, D. Shindle, O. Bass y T. Hctor. 2002. Florida panther dispersal and conservation. *Biological Conservation* 106:187-197.
- Maehr, D., J. Roof, E. Land, J. McCown, y R. McBride. 1992. Home Range Characteristics in a Florida Panther in South-central Florida. *Florida Field Naturalist*. 20:97-103.
- March, I. 1987. Los lacandones de México y su relación con los mamíferos terrestres: Un estudio etnozoológico. *Biotica* 12:43-56.
- March, I. y M. Aranda. 1992. Mamíferos de la Selva Lacandona, Chiapas. Págs. 201-220 en: *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. M. Vásquez-Sánchez y M. Ramos (eds). Publicaciones especiales Ecosfera No. 1 Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales A. C. México.

- Mazzolli, M. 1993. Ocorrência de *Puma concolor* (Linnaeus) (Felidae, Carnívora) em áreas de vegetação remanescente de Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 10:581-587.
- McIntyre, S. y G. Barret. 1992. Habitat variegation, an alternative to fragmentation. *Conservation Biology* 6:146-147.
- McIntyre S. y R. Hobbs. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevante to management and research models. *Conservation Biology* 13 1282-1292.
- Medellín, R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology* 8:780-799.
- Metzger, J. 2004. Estrutura da paisagem: o uso adequado de métricas. Págs. 423-453 en *Metodos de estudos em biología da conservação. Manejo da vida silvestre*. L. Cullen, R. Pudran, C. Valladares-Padua (eds.). UFPR, Smithsonian National, Fundação o boticario de protecao a natureza. Brasil.
- Miller, B. y A. Rabinowitz. 2002. ¿Por qué conservar al jaguar? Págs. 303-315 en: *El jaguar en el nuevo milenio*. R. Medellín, A. Equihua, C. Chetkiewickz, P. Crawshaw, A . Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber. (comps.). Fondo de Cultura Económica – Universidad Nacional Autónoma de México - Wildlife Conservation Society. México.
- Miranda, F. 1998. La vegetación de Chiapas. Gobierno del Estado - Consejo estatal para la cultura y las artes de Chiapas. México.
- Mock, P., M. Grishaver, D. King, B. Crother, D. Bolger y K. Preston. 1992. Baldwin Otay Ranch wildlife corridor studies. Ogden Environmental report. Otay Ranch Project Team. San Diego California. EUA.
- Mondolfi, E. 1986. Notes on the biology and status of the small wild cats in Venezuela. Págs. 125-146 en: *Cats of the world: biology, conservation and management*. S. Miller y D. Everett (eds.). National Wildlife Federation, Washington. EUA.
- Morán A. y K. Galletti. 2002. Deforestación en México: Causas económicas. Centro de estudios de derecho ambiental - Centro de estudios del sector privado para el desarrollo sostenible. México.
- Muench, C. 2006. Corredores de vegetación y conectividad de hábitat para el tapir (*Tapirus bairdii*) en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Muench, C. 2007. Evaluación de especies clave de mastofauna mayor como indicadores de la salud del ecosistema en Marqués de Comillas, región Selva Lacandona, Chiapas. Informe final. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Naranjo, E., C. Lorenzo y A. Horváth. 2005. Capítulo 6. La diversidad de mamíferos en Chiapas. Págs. 221-253 en: *Diversidad biológica en Chiapas*. M. González, N. Ramírez, L. Ruiz (coords.). Ecosur-Cocytech Plaza y Valdés. México.
- Navarro, D. 1985. Status and distribution of the ocelot (*Felis pardalis*) in south Texas. Tesis de Maestría. Texas A & I Universidad de Kingsville. Texas. EUA.
- Noss, R. 1987. Corridors in real landscapes: A reply to Simberloff and Cox. *Conservation Biology* 1:159-164.

- Noss, R., H. Quigley, M. Hornocker, T. Merrill y P. Paquet. 1996. Conservation Biology and Carnivore Conservation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology* 10:949-963.
- Nowell, K. y P. Jackson. 1996. Wild cats. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Cat Specialist Group. Gland. Suiza.
- Núñez, R. 2006. Área de actividad, patrones de actividad y movimiento del jaguar (*Panthera onca*) y del puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Núñez, R., B. Miller y F. Lindzey. 1997. Home range, activity and habitat use by jaguars and pumas in a neotropical dry forest of México. *Proceedings of the Seventh international Theriological Congress*, Acapulco, México.
- Núñez, R., B. Miller y F. Lindzey. 2002. Ecología del jaguar en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Págs. 107-125 en: *El jaguar en el nuevo milenio*. R. Medellín, A. Equihua, C. Chetkiewickz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (comps.). Fondo de Cultura Económica - Universidad Nacional Autónoma de México-Wildlife Conservation Society. México.
- Nunney, L. y K. Campbell. 1993. Assessing minimum viable population size-demography meets population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 8:234-239.
- Oliveira, T. 1998. *Leopardus wiedii*. *Mammalian Species* 579:1-6.
- Payan, E., E. Eizirik, T. de Oliveira, R. Leite-Pitman, M. Nelly, y C. Valderrama. 2008. *Leopardus wiedii*. En: IUCN 2011. Red List of Threatened Species (www.iucnredlist.org).
- Pennington, T. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México – Fondo de Cultura Económica.
- Peres, C. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490-1505.
- PRODESIS (Proyecto de Desarrollo Integrado y Sostenible). Libro Blanco de la Selva. 2008. EPYPSA-Unión Europea. México.
- Rabinowitz, A. y B. Nottingham. 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology*, London 210:149-159.
- Redford, K. y J. Eisenberg. 1992. Mammals of the neotropics. Volumen 2. University of Chicago Press. EUA.
- Reid F. 1997. A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico. Oxford University Press, New York. EUA.
- Robinson, J. G. 1996. Hunting wildlife in forest patches: an emperal resource. Págs. 329-344 patches in tropical landscapes. en: J. Schellas y R. Greenberg (eds.). *Forest Island press*. EUA.
- Rosenberg, D., B. Noon y E. Meslow. 1997. Biological corridors: Form, function, and efficacy. *BioScience*. 47:677-686.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México.

- Saldivar, L. 1998. Análisis de la deforestación en Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Salom, R. 2005. Ecología del jaguar (*Panthera onca*) y del manigordo (*Leopardus pardalis*) (Carnivora:Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Santos, T. y J. L. Tellería. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efectos sobre la conservación de la especies. *Ecosistemas* 15:3-12.
- Schaller, G. y P. Crawshaw. 1980. Movement patterns of jaguar. *Biotropica* 12:161-168.
- Seidensticker, J., Hornocker, M., Wiles, W. y J. Messick. 1973. Mountain lion social organization in the Idaho Primitive Area. *Wildlife Monographs* 35:1-61.
- SEMARNAT (Secretaría del medio ambiente y recursos naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. 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. México.
- Shaffer, M. 1981. Minimum population size for species conservation. *BioScience* 31:131-134.
- Simberloff, D. y J. Cox. 1987. Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology* 1:63-71.
- Simberloff, D., J. Farr, J. Cox y D. Mehlman. 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investment? *Conservation Biology* 6:493-504.
- Soulé, M. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. Págs. 151-169 en: *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. M. Soulé y B. Wilcox (eds.) Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. EUA.
- Soulé, M. y M. Gilpin. 1991. The theory of wildlife capability. 1991. Capítulo 1. Págs. 3-8 en: *Nature conservation 2. The role of corridors*. D. Saunders y R. Hobbs (eds.). Surrey Beatty & sons Pty. Limited. Australia.
- Steger, G. 1988. Movement and survival of 14 month old orphaned Mountain lion kittens, Pág. 73 en *Proceedings of the Third Mountain Lion workshop*. R. Smith (ed.). The Wildlife Society y Arizona Game and Fish Department, Prescott, Arizona. EUA.
- Sunquist M. y F. Sunquist 2001. Changing landscapes: Consequences for carnivores. 2001. Págs. 399-418 en: *Carnivore Conservation*. J.L. Gittleman, S. M. Funk, D. W. Macdonald, y R. K. Wayne. (eds.). Cambridge University Press. Reino Unido.
- Sunquist, M. y F. Sunquist. 2002. *Wild cats of the world*. University of Chicago Press. EUA.
- Sweanor, L., K. Logan y M. Hornocker. 2000. Cougar dispersal patterns, metapopulation dynamics and conservation. *Conservation Biology* 14:798-808.
- Taylor, P.D., Fahrig, L. Henein, K. y Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-572.
- Taylor, P., L. Fahrig y K. With 2006. Landscape connectivity: a return to the basics. Págs.29-43 en *Connectivity Conservation*. K. R. Crooks y M. Sanjayan. Cambridge University Press.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forest. *Biotropica* 24:283-292.

- Tewes, M. 1986. Ecological and behavioral correlates of ocelot spatial patterns. Tesis de doctorado. Universidad de Idaho. EUA.
- Tewes, M. y D. Schmidly. 1987. The neotropical felids: jaguar, ocelot, margay, and jaguarundi en: Wild Furbearer Management and Conservation in North America. M. Novak, J. Baker, M.E. Obbard y B. Malloch (eds.) Ministry of Natural Resources, Ontario. Canadá.
- Thomas, C. 1990. What do real populations dynamics tell us about minimum viable population sizes? *Conservation Biology* 4:324-327.
- Tischendorf, L. y L. Fahrig. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7-19.
- Traill, L., C. Bradshaw y B. Brook. 2007. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological conservation* 39:159-166.
- Turner, M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of evidence. *Journal of Applied Ecology* 33:200-209.
- UICN 2011a. Caso, A., Lopez-Gonzalez, C., Payan, E., Eizirik, E., de Oliveira, T., Leite-Pitman, R., Kelly, M. & Valderrama, C. 2008. *Leopardus pardalis*. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2011.1. (www.iucnredlist.org).
- UICN 2011b. Payan, E., Eizirik, E., de Oliveira, T., Leite-Pitman, R., Kelly, M. & Valderrama, C. 2008. *Leopardus wiedii*. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2011.1. (www.iucnredlist.org).
- UICN 2011c. Caso, A., López-González, C., Payan, E., Eizirik, E., de Oliveira, T., Leite-Pitman, R., Kelly, M., Valderrama, C. & Lucherini, M. 2008. *Puma concolor*. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2011.1. (www.iucnredlist.org).
- UICN 2011d. Caso, A., López-González, C., Payan, E., Eizirik, E., de Oliveira, T., Leite-Pitman, R., Kelly, M. & Valderrama, C. 2008. *Puma yagouaroundi*. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2011.1. (www.iucnredlist.org).
- UICN 2011e. Caso, A., López-González, C., Payan, E., Eizirik, E., de Oliveira, T., Leite-Pitman, R., Kelly, M. & Valderrama, C. 2008. *Panthera onca*. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2011.1. (www.iucnredlist.org).
- Valenzuela-Galván, D. y L. B Vázquez. 2008. Prioritizing areas for conservation of Mexican carnivores considering natural protected areas and human population density. *Animal Conservation* 11:215–223
- Vásquez-Sánchez M. 1992. La Reserva de la Biosfera Montes Azules: Antecedentes. Págs. 19-38. en: Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. M. Vásquez-Sánchez y M. Ramos (eds.). Publicaciones especiales Ecosfera No. 1 Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales A. C. México.
- Vásquez-Sánchez, M., I. March y M. Lazcano. 1992. Características socioeconómicas de Selva Lacandona. Págs. 287-324 en: Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. M. Vásquez-Sánchez y M. Ramos (eds.). Publicaciones

- especiales Ecosfera No. 1 Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales A. C. México.
- Vaughan, C. 1983. A report on dense forest habitat for endangered wildlife species in Costa Rica, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Velásquez, A., J. Mas, J. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, P. Alcántara, R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra y J. Palacio. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta* 62:21-37. Instituto Nacional de Ecología - Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- Wainwright, M. 2002. The natural history of Costa Rican Mammals. Ed. Zona Tropical. Costa Rica
- Weber W. y A. Rabinowitz. 1996. A Global Perspective on Large Carnivore Conservation. *Conservation Biology* 10:1046-1054.
- Wilcove, D.S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips, y E. Losos. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* 48:607-615.
- Williams-Linera, G., G. Halffter y E. Ezcurra. 1992. México/Estado de la biodiversidad. Págs. 285-311 en: La diversidad biológica de Iberoamérica. G. Halffter (comp.). CYTED-D. Acta Zoológica Mexicana. México.
- Wilson, E. 2002. El futuro de la vida. Galaxia Gutemberg Circulo de lectores. España.
- Yu J. y F. S. Dobson. 2000. Seven forms of rarity in mammals. *Journal of Biogeography* 27: 131-139.
- Zarza, H. 2008. Uso del hábitat y conservación del jaguar (*Panthera onca*) en un paisaje influenciado por actividades humanas en el sur de la Península de Yucatán. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México.