

Evaluación de la conectividad del paisaje en la región Puuc-Chenes, México, con base en los requerimientos de hábitat del jaguar (*Panthera onca*)

Assessment of the landscape connectivity of the Puuc-Chenes region, Mexico, based on the habitat requirements of jaguar (Panthera onca)

Eduardo Salazar*, Jorge Mendoza*, Susana Ochoa-Gaona**, Víctor Ku-Quej* y Mircea Hidalgo-Mihart***

Recibido: 7/09/2015. Aceptado: 9/05/2016. Publicado en línea (versión e-print): 27/09/2016.

Resumen. La región Puuc-Chenes está ubicada en el centro de la Península de Yucatán. Debido a que está rodeada por tres áreas naturales protegidas, constituye un importante eslabón para mantener la conectividad de la selva maya. Sin embargo, la expansión de la frontera agrícola en la región está favoreciendo la fragmentación del hábitat del jaguar (*Panthera onca*). En el presente estudio hemos analizado el grado de conectividad del paisaje para la región Puuc-Chenes con base en los requerimientos del hábitat de *P. onca*. Se usaron los programas ArcMap, FRAGSTATS e IDRISI para el análisis de la conectividad estructural y funcional del paisaje, el cual se basó en las diferencias conocidas de los requerimientos de hábitat para machos y para hembras. La selva fue la cobertura vegetal dominante al ocupar 49.8% del paisaje. El índice de contagio fue del 62.5% y el índice de contraste total de los bordes fue de 43.7%. De acuerdo con nuestros resultados, concluimos que la región Puuc-Chenes presenta una conectividad de paisaje estructural intermedia, ya que se identificó un corredor adecuado solo para machos y tres corredores para ambos sexos. Este estudio aporta elementos robustos basados en evidencias científicas que justifican la conservación de cuatro fragmentos de selva

en la región Puuc-Chenes para preservar la conectividad del paisaje para *Panthera onca* en esta región.

Palabras clave: Campeche, corredor biológico, fragmentación, métricas del paisaje, Península de Yucatán, SIG.

Abstract. The Yucatan Peninsula is included as part of the initiative for the Mesoamerican Biological Corridor. In its central area, are located three Protected Natural Areas (PNA): the Biocultural Puuc Reserve (RBP, by its Spanish acronym), the Bala'an K'aax flora and fauna protected area (APB, by its Spanish acronym), Quintana Roo, and the Calakmul Biosphere Reserve (RBC, by its Spanish acronym), Campeche. The Puuc-Chenes region is located in the center of the Yucatan Peninsula - among these PNAs - which included important fragments of vegetation that in the past formed a continuum through the forests of the Yucatan Peninsula, constituting an important link to keep the connectivity of the Mayan forest. However, the expansion of the agricultural frontier is causing the fragmentation of the habitat. In the present study, the

* Departamento de Agricultura, Sociedad y Ambiente, El Colegio de la Frontera Sur. Avenida Rancho Polígono 2-A, Colonia Ciudad Industrial, Lerma, Campeche, México, 01 981 1273720 ext. 2404. esalazar@ecosur.edu.mx, jmendoza@ecosur.mx, vmku@ecosur.mx

** Departamento de Ciencias de la Sustentabilidad, El Colegio de la Frontera Sur. Avenida Rancho Polígono 2-A, Colonia Ciudad Industrial, Lerma, Campeche, México, 01 981 1273720 ext. 2412. sochoa@ecosur.mx

*** División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Avenida Universidad s/n, Zona de la Cultura, Colonia Magisterial, Villahermosa, Tabasco, México, 01 993 358 1500. mhidalgo@yahoo.com

structural and functional connectivity of the Puuc-Chenes region is analyzed, based on habitat requirements of the *Panthera onca* (jaguar) by sex. Both, male and female, prefer tropical forest, however, *P. onca* males dare to transit in secondary vegetation and inclusively in agricultural areas. Males make inroads to villages more often than females, coming close to, and even crossing roads. *P. onca* males have a home range of 60 km². In the present study, the ArcMap, FRAGSTATS and IDRISI software were used to analyses the structural and functional connectivity of the landscape, based on the known differences of habitat requirements for *P. onca* males and females. A vegetation and land use map of the studied area was elaborated, based on Landsat 7 ETM+ images, with 30 m size pixels. The following cover classes were differentiated: tropical forest, secondary forest, agriculture, urban, and water polls, which were validated in the fields. The Puuc-Chenes has an extension of 972 578 ha. Tropical forest was the dominant vegetation cover (49.8%) with the largest patch index covering 19.7% of the total landscape. The landscape had 2 509 fragments, from which 1 254 y 935 corresponded to secondary forest and anthropic patches, respectively. The contagion index was 62.5%, which indicates the existence of large and contiguous fragments. The total edge contrast index indicates the degree of landscape connectivity was 43.7%, meaning a medium contrast among the different class fragments. Likewise, forest had the highest area-weighted mean proximity index (PROX_AM de 8 701), confirming that the forest had bigger and less isolated fragments than the rest of the classes. The area of study, still have high value for the conservation of the habitat of the *P. onca*. According to the results, we conclude that the Puuc-Chenes region has intermediate structural landscape connectivity, since a suitable corridor was identified for males and three corridors for both, males and females. Four priority fragments of forest were identified in the Puuc-Chenes landscape to be protected:

the Puuc fragment with 1 916 km², the Chenes fragment with 1 380 km², the X'Panzil fragment with 679 km² and the Noh-Ha fragment with 88.5 km², which in total adds 4 063 km² of identified landscape for the conservation of the jaguar. It is important to stress that the Puuc fragment – which has the largest extension – presents a high degree of perforation, this means, it does not conform a continuum forest mass, since other class of patches are immerse in it, which affects its connectivity and quality as a jaguar habitat. It was found that the habitat extension for the *P. onca* in the Puuc-Chenes landscape added to the adjacent ANPs' area conform 15 943 km², this ensure the persistence of the jaguar in the region. However, this zone has strong anthropic pressures, due to the expansion of ethnic groups and the establishment of new agricultural colonies in the Hopelchén municipality, resulting in extensive agriculture and use of heavy machinery, application of inorganic fertilizer and pesticides, which have detrimental effects in soil restoration and therefore in forest restoration. These changes are producing a cascade of negative effects for the habitat and game of the jaguar. For the reason that the jaguar is a cryptic organism, it is suggested to carry out more research in order to validate the identified corridors in the present study, utilizing field methods that enable to determine the presence and absence of the *P. onca*. It is also important, to elaborate habitat quality maps using variables such as game density, ecological conditions of the fragments and minor water sources, among them provisioning of minor water sources. This study provides robust elements based on scientific evidences that justified the conservation of four forest fragments in the Puuc-Chenes region that will help to preserve the habitat of the *Panthera onca* in this region.

Keywords: Biological corridor, Campeche, fragmentation, GIS, Landscape metrics, Yucatán Peninsula.

INTRODUCCIÓN

La fragmentación se refiere a la pérdida de continuidad de la vegetación natural o ecosistemas, dejando remanentes de menor tamaño (parches o fragmentos) lo cual afecta tanto la estructura como la diversidad del paisaje (Lord y Norton, 1990; McGarigal y Marks, 1994; Gilbert-Norton *et al.*, 2009). Los procesos más generales que propician la fragmentación de un paisaje son la actividad ganadera y la agrícola, la urbanización y la creación de infraestructura (Lord y Norton, 1990).

Con la finalidad de atenuar los efectos ecológicos negativos de la fragmentación es necesario mantener la conectividad del paisaje conservando las relaciones espaciales entre los elementos que lo conforman (Forman, 1995). La conectividad

estructural se presenta cuando dos o más fragmentos se mantienen conectados por una franja de clase de hábitat similar y su ausencia incrementa la fragmentación del paisaje (Rabinowitz y Zeller, 2010). La conectividad funcional evalúa el grado de permeabilidad que presenta un paisaje para ser atravesado por organismos de una misma especie (Pither y Taylor, 1998), es decir, el grado en el cual el paisaje facilita o impide movimientos en ambientes con recursos diferentes a los fragmentos apropiados (Belisle, 2005).

En el sureste de México y Centroamérica la iniciativa del Corredor Biológico Mesoamericano (CBM) tiene como objetivo conservar la diversidad biológica a través de la conectividad de sus áreas naturales protegidas (ANP), además del fomento del desarrollo sostenible de las comunidades rurales

(CONABIO, 2009). La Península de Yucatán forma parte de este proyecto y en su parte central se encuentran tres áreas naturales protegidas relevantes: la Reserva Biocultural del Puuc (RBP), el Área de Protección de Flora y Fauna Bala'an K'aax (APB), Quintana Roo y la Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC), Campeche (Figura 1; Crooks, 2002; CONABIO, 2009). En esta región se ubica el paisaje Puuc-Chenes, el cual contiene importantes fragmentos de vegetación que en el pasado formaron un continuo entre las selvas caducifolias y subcaducifolias del norte de la Península de Yucatán con las selvas subperennifolias y perennifolias del sur de la Península y Centroamérica (Gobierno del estado de Campeche, 2007a; Bioasesores A. C., 2011).

Cada población de organismos responde de manera particular a la conectividad de un mismo paisaje, en virtud de que percibe el territorio a diferentes escalas y de acuerdo con requerimientos únicos de hábitat, alimentación y dispersión, entre otros (McGarigal y Marks, 1994). El jaguar (*Panthera onca*) es un depredador tope de la cadena alimenticia con amplia capacidad de desplazamiento a través de diversos ambientes naturales y modificados por el ser humano, por lo que son organismos clave para estudiar la conectividad (Lasch y Serrano, 2005; Chávez y Zarza, 2009; Colchero *et al.*, 2011). Se ha reportado que los patrones de movilidad y ámbitos hogareños del jaguar son diferentes en función del sexo. Las hembras generalmente se comportan como especie de interior de bosque, mientras que los machos presentan mayor plasticidad que incluye el comportamiento de especie de borde y de interior (Conde *et al.*, 2010); en consecuencia, se asume que la fragmentación del paisaje ejerce mayores restricciones en la conectividad del hábitat para hembras de *P. onca* y en su capacidad de dispersión en comparación con el *P. onca* macho. Estudios realizados en la Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC) refieren que el ámbito hogareño mínimo para *P. onca* macho es de 60 a 65 km², cuyo territorio se sobrepone al de dos hembras en promedio, con una movilidad anual de hasta 1 000 km², siendo la densidad estimada para *P. onca* de un individuo por cada 15 a 30 km² (Ceballos *et al.*, 2001; Zarza *et al.*, 2007; Rodríguez-Soto *et al.*, 2011). En el presente estudio se analiza

la conectividad estructural y funcional de la región Puuc-Chenes con base en estos requerimientos de hábitat de *P. onca* en función de su sexo (Cuadro 1). Se considera paisaje a toda el área de estudio evaluada y conformada por diferentes tipos de cobertura natural y antrópica, aquí denominada como región Puuc-Chenes; una clase se refiere a las grandes categorías de cobertura que se diferenciaron en el paisaje (selva, vegetación secundaria, agropecuaria, urbana y cuerpos de agua) y un fragmento se refiere a una porción de alguna clase de cobertura que no mantiene conexión con otra porción del mismo tipo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio.

La región Puuc comprende parte del suroeste de Yucatán y el noreste de Campeche (Bioasesores A. C., 2011) y la región de Los Chenes, colinda en su extremo norte con el Puuc yucateco y abarca parte de los municipios de Hopelchén y Calakmul en Campeche (Porter-Bolland *et al.*, 2008); en conjunto conforman la región Puuc-Chenes con una superficie de 972 578 ha. Al norte la limita la sierrita de Ticul en Yucatán y la carretera que corre paralela a la Sierrita, e incluye a la Reserva Biocultural del Puuc (RBP); al este está limitada por el borde norte y oeste del Área de Protección de Flora y Fauna Bala'an K'aax (APB), Quintana Roo, al sur por el borde norte de la Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC), Campeche, y al oeste por la carretera que parte de Bolonchén de Rejón a Dzibalchén en el municipio de Hopelchén, Campeche (Figura 1).

En la región Puuc y las zonas norte-centro de Los Chenes la selva mediana subcaducifolia está inmersa en una matriz de vegetación secundaria, áreas de cultivo y potreros; en el sur de Los Chenes predomina la selva mediana subperennifolia (Gobierno del Estado de Campeche, 2007a).

Generación de mapas

Se elaboró un mapa de vegetación y uso de suelo de la zona de estudio con base en Imágenes Landsat 7 ETM+ con píxeles de 30 m, utilizando ArcMap

Cuadro 1. Requerimientos de hábitat para *Panthera onca*, con distinción del sexo. Estas variables fueron elegidas para modelar los mapas de hábitat de *P. onca*: Uso del suelo [selva, cuerpo de agua (Agua), vegetación secundaria (Veg Sec), agropecuario (Agro) y urbano (Urb)]; cercanía a poblados; cercanía a vías de comunicación; y tamaño de los fragmentos de selva. 1 = mínima preferencia; 5 = máxima preferencia (elaboración propia).

Variables	Categorías				
Cobertura del suelo	Selva	Agua	Veg Sec	Agro	Urb
Hembra	5	5	3	2	1
Macho	5	5	4	3	1
Cercanía a poblados	< 2 km	2 a 6.5 km	> 6.5 km		
Hembra	1				
Macho	2				
Cercanía a vías comunicación	< 1 km	1 a 4 km	> 4 km		
Hembra	1	3	5		
Macho	2	4	5		
Tamaño fragmento selva	< 60 km ²	≥ 60 km ²			
Hembra	3	5			
Macho	2	5			

(versión 9.3, ESRI Inc, New York Street, CA, USA). Para ello se contó con los siguientes mapas:

- 1) Región Puuc: mapa digital proveniente del Estudio Regional Forestal (Bioasesores A. C., 2011), que incluye los municipios de Akil, Dzán, Maní, Muna, Oxkutzcab, Sascálum, Santa Elena, Tekax, Ticul y Tzucacab, ubicados en el sur y suroeste del estado de Yucatán. Este mapa fue elaborado con imágenes de satélite Landsat 7 ETM+ correspondientes a 2005 y 2008.
- 2) Los Chenes: mapa digital proveniente del Ordenamiento Ecológico y Territorial del municipio de Hopelchén, de 2007, elaborado con imágenes satelitales Landsat 7 ETM+ del 2003 (Gobierno del Estado de Campeche, 2007a).

Ambos mapas fueron actualizados a 2012, apoyados en recorridos de campo, lo que permitió corregir y recategorizar las etiquetas de los tipos de vegetación y uso del suelo. Se homogeneizaron los mapas ajustando la clasificación a las clases propuestas por INEGI serie IV (INEGI, 2012). La validación en campo tuvo lugar en los meses de estiaje (mayo-junio) dedicando 11 salidas a lo largo de los principales caminos y brechas de la región Puuc-Chenes.

En total se registraron 75 sitios (30 de vegetación secundaria, 30 de agropecuario, siete de selva mediana subcaducifolia, cuatro de selva mediana subperennifolia, tres de selva baja subcaducifolia y uno de selva baja subperennifolia). Del total de sitios muestreados, a 16 se les aplicaron cambios en la clasificación de su cobertura del suelo (21.33% del total) como sigue: 13 sitios referidos como selva se recategorizaron en la clase de agropecuario y tres sitios referidos en el mapa como selva mediana subcaducifolia correspondieron a selva baja subcaducifolia; estos cambios se integraron al mapa y se corrigieron las tablas de atributos. Posteriormente se llevó a cabo la rasterización de los mapas con un tamaño de celda de 50 x 50 m y se llevó a cabo su limpieza topológica en ambiente de ArcMap (versión 9.3). Finalmente, y con base en los requerimientos de hábitat de *P. onca* (Cuadro 1; Zarza *et al.*, 2007, Chávez y Zarza, 2009; Conde *et al.*, 2010), se llevó a cabo una reclasificación de las coberturas del suelo generando la categoría “selva” que incluyó a los cuatro tipos identificados en los mapas (selva mediana subperennifolia, selva mediana subcaducifolia, selva baja subperennifolia y selva baja subcaducifolia). Se consideró como selva a la vegetación con más de 30 años de edad, de acuerdo con la nomenclatura maya para las etapas sucesionales de la vegetación descrita para la Península de Yucatán por Flores y Ucan (1983) y Sánchez *et al.* (2007). La vegetación secundaria fue catalogada como una sola clase, sin considerar su edad sucesional; los pastizales y áreas agrícolas se agruparon en la tercera clase nominada agropecuaria; la clase urbano incluye poblados, caminos e infraestructura antrópica y, por último, se diferencié la clase cuerpos de agua (Figura 1). Cabe señalar que el uso de imágenes de satélite Landsat ETM+

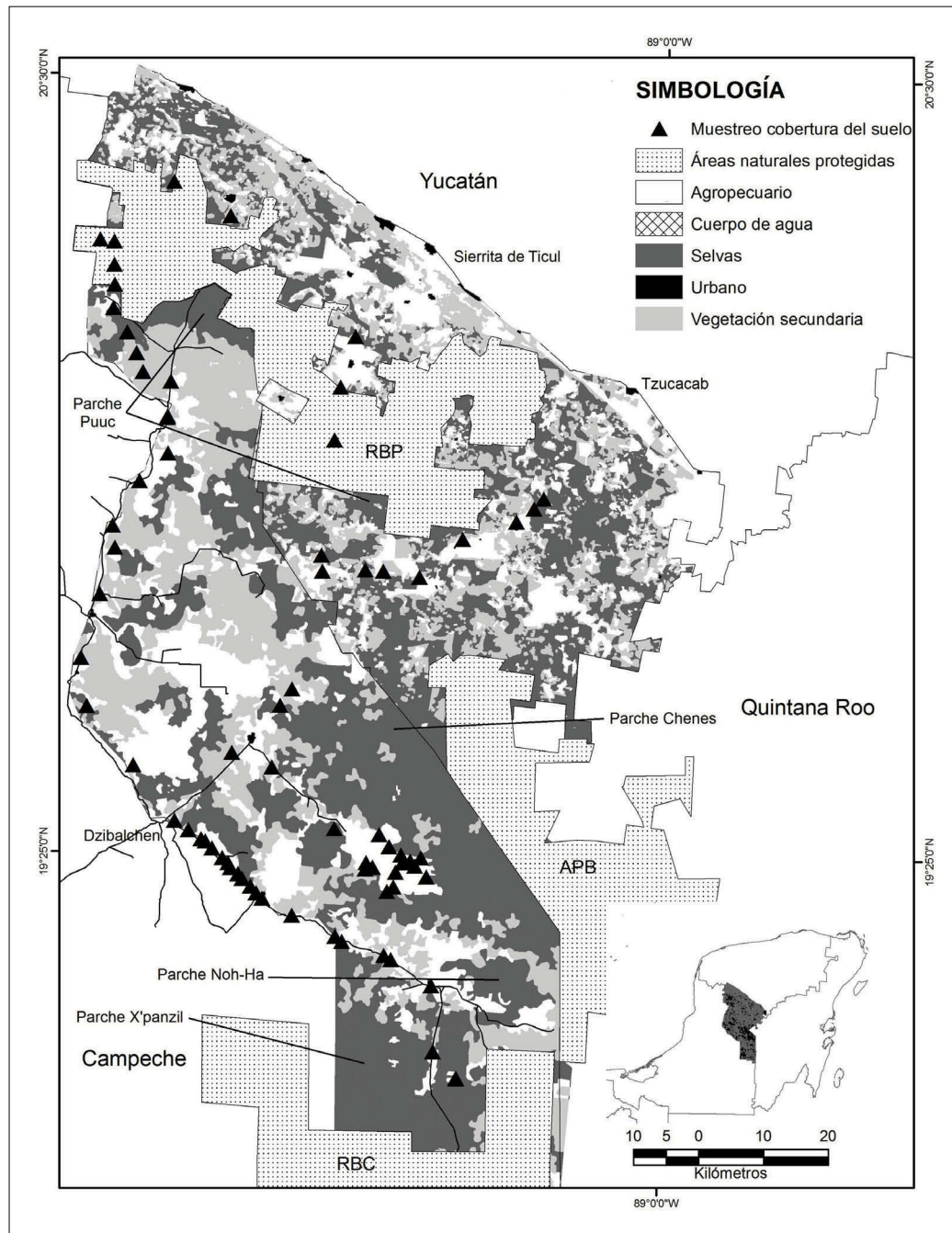


Figura 1. Localización de la Región Puuc-Chenes y tres áreas naturales protegidas: la Reserva Biocultural del Puuc (RBP), Yucatán, el Área de Protección de Flora y Fauna de Bala'an K'aax (APB), Quintana Roo; la Reserva de la Biosfera de Calakmul (RBC), Campeche. Se muestran las clases de cobertura diferenciadas y fragmentos de selva prioritarios.

Figure 1. Location of the study region Puuc-Chenes and three protected natural areas: the Biocultural Puuc Reserve (RBP), the Bala'an K'aax Flora and Fauna Protected Area (APB), Quintana Roo, and the Calakmul Biosphere Reserve (RBC), Campeche. The cover classes and priority forest fragments are shown.

para la clasificación de vegetación y uso de suelo es el más generalizado en estudios regionales (por ej., Vega-Guzmán *et al.*, 2008; Redo, 2012; Zhao, 2013) y con base en estos mapas se han realizado estudios previos que analizan el funcionamiento del jaguar en el paisaje (Colchero *et al.*, 2011; Rodríguez-Soto *et al.*, 2011; Zeilhofer *et al.*, 2014).

Métricas para estudiar la fragmentación y conectividad estructural del paisaje

Se aplicó el programa FRAGSTATS (versión 4.0, McGarigal, 2015) para cuantificar la estructura del territorio usando las cinco clases de cobertura del suelo generadas: 1) selvas, 2) vegetación secundaria, 3) agropecuario, 4) urbano y 5) cuerpos de agua. Se consideró a las selvas y los cuerpos de agua como parte del paisaje natural del felino; la vegetación secundaria, al tratarse de un mosaico de coberturas en diferentes estadios de sucesión, fue considerada una cobertura de transición entre la cobertura natural; los espacios urbanizados y las áreas agropecuarias se consideraron como desfavorables para los felinos (Zarza *et al.*, 2007, Chávez y Zarza, 2009; Conde *et al.*, 2010). Con base en estos criterios se elaboró una matriz de contraste en la cual se asignaron valores en función del grado de contraste que percibe el felino al atravesar las diferentes clases de cobertura de suelo que conforman toda la estructura del paisaje. Para ello se partió de la noción que no todas las fronteras son iguales, por ello se asignó un valor (entre cero y uno) al que llamamos valor de contraste, que describió el grado de disimilitud entre pares de clases de usos de suelo a lo largo de su perímetro (Cuadro 2; Valls Dalmau, 2011).

Métricas del paisaje

De acuerdo con las recomendaciones encontradas en la literatura (McGarigal y Marks, 1994; Grainger *et al.*, 2005; McGarigal, 2015), se eligieron medidas absolutas en el caso del paisaje, y medidas absolutas y relativas al comparar las clases en virtud de que tienen superficies y números de fragmentos diferentes. Con base en la significancia ecológica para evaluar la conectividad estructural desde la perspectiva de los requerimientos de hábitat de *P. onca*, se calcularon los índices de área y borde, de

Cuadro 2. Matriz de contraste con base en los requerimientos de *Panthera onca*: agropecuario (Agro), cuerpo de agua (Agua), selva (Selva), urbano (Urb) y vegetación secundaria (Veg Sec; elaboración propia).

Cobertura del suelo	Agro.	Agua	Selva	Urb.	Veg. Sec.
Agro	0	0.8	0.8	0.4	0.4
Agua	0.8	0	0.2	1	0.3
Selva	0.8	0.2	0	1	0.3
Urb	0.4	1	1	0	0.8
Veg Sec	0.4	0.3	0.3	0.8	0

0 = mínimo contraste; 1 = máximo contraste

contraste, de aislamiento y de agregación. A nivel paisaje, las métricas de contraste se enfocan en los bordes como límites y potenciales impedimentos al movimiento de los organismos y hacen referencia a cómo los bordes influyen en la conectividad del paisaje; las métricas de aislamiento, describen el grado de separación espacial entre los fragmentos, haciendo referencia al grado de conectividad del paisaje así como su impacto en la dispersión de los organismos (McGarigal y Marks, 1994).

Descripción de los requerimientos de hábitat de *Panthera onca* en función de su sexo

La variable *cobertura del suelo* incluyó: selva, vegetación secundaria, área agropecuaria, urbana y cuerpos de agua. La literatura refiere que ambos -machos y hembras- prefieren cubierta de bosque denso (selvas), aunque los machos de *P. onca* transitan por vegetación secundaria e incluso de áreas agropecuarias con mayor frecuencia que las hembras, y ambos sexos evitan zonas urbanas (Colchero *et al.*, 2006; Zarza *et al.*, 2007; Conde *et al.*, 2010). La segunda variable, *cercanía a poblados*, se separó en tres categorías: <2 km, 2 a 6.5 km y >6.5 km. La literatura refiere que *P. onca* evita los poblados hasta los 6 km de distancia; sin embargo, *P. onca* macho hace incursiones a los poblados con mayor frecuencia que la hembra (Colchero *et al.*, 2006; Zarza *et al.*, 2007; Conde *et al.*, 2010). La tercera variable *cercanía a las vías de comunicación* (pavimentadas y no pavimentadas), en virtud de que se considera el efecto que ejercen estos caminos

favoreciendo la cacería sobre *P. onca* (Hernández y Calmé, 2002), se diferenciaron las categorías: <1 km, 1 a 4 km y >4 km. Se reporta que *P. onca* evita las carreteras hasta los 4 km de distancia; sin embargo, el macho se acerca e incluso atraviesa las vías de comunicación (Colchero *et al.*, 2006; Zarza *et al.*, 2007; Conde *et al.*, 2010) y la cuarta variable, *tamaño de los fragmentos*, se separó en dos categorías: <60 km² y >60 km²; estas se determinaron de acuerdo al tamaño del ámbito hogareño de *P. onca* macho, el cual es de 60 km², y que corresponde al territorio de dos hembras en promedio (Cuadro 1; Ceballos *et al.*, 2001; Zarza *et al.*, 2007; Rodríguez-Soto *et al.*, 2011).

Análisis de la conectividad funcional para *Panthera onca*

De acuerdo con los requerimientos de *P. onca* (con análisis de cada sexo por separado), se elaboró un modelo de conectividad funcional identificando las rutas de menor costo que permitieran su movilidad en el paisaje con base en su resistencia al desplazamiento. Se utilizó el panel "*Habitat Suitability*" del módulo "*Land Change Modeler*" del programa IDRISI Taiga (Eastman, 2009). Para generar los mapas de hábitat para cada sexo se utilizó una resolución de píxeles de 50 × 50 m, ya que es el mínimo requerido por IDRISI para correr el módulo mencionado (Pascual-Hortal, 2006; Rabinowitz y Zeller, 2010; Rayfield *et al.*, 2010). Las variables elegidas para modelar los mapas de hábitat se basaron en los requerimientos de hábitat que presenta cada sexo (Lasch y Serrano, 2005; Colchero *et al.*, 2006; Zarza *et al.*, 2007; Chávez y Zarza, 2009; Conde *et al.*, 2010; Colchero *et al.*, 2011; González, 2011). Las variables descriptivas del modelo fueron la cobertura del suelo, la cercanía a poblados, la cercanía a las vías de comunicación y el tamaño de los fragmentos; la cobertura de hidrología no se utilizó en virtud de que la zona carece de cuerpos de agua permanentes. Con base en estas variables se crearon categorías con sus respectivas zonas de influencia/amortiguación; a las variables cercanía a poblados y vías de comunicación se les asignó un valor numérico de acuerdo al sexo (Cuadro 1).

Modelación del hábitat

Se utilizó el módulo "*Land Change Modeler*" para modelar el hábitat de *P. onca*, a través de la creación de un modelo empírico, ya que en el presente estudio se contó con 19 registros de presencia de *P. onca* en la región, los cuales se obtuvieron de observaciones personales, mediante reportes técnicos e imágenes captadas con cámara trampa (Observaciones del Fondo de aseguramiento de la Confederación Nacional de Organizaciones Ganaderas, 2011 y de Pronatura Península de Yucatán A.C., 2012). Se aplicó el modelo estadístico "*Mahalanobis typicality*" (Rodríguez-Soto *et al.*, 2011) del programa IDRISI Taiga (Eastman, 2009). Este algoritmo marcó una celda con valor de 1.0 cuando determinó que, para ese punto, las variables analizadas en la construcción del modelo (medioambientales y antrópicas) eran idénticas a la media de las variables encontradas en los puntos de entrenamiento del paisaje (datos de presencia de *P. onca*); los valores se aproximaron a 0 cuando para determinada celda las variables analizadas fueron diferentes a las encontradas en los puntos de entrenamiento. Cualquier celda con valor superior a cero presentó alguna similitud con los puntos tomados como datos de entrenamiento.

Definición de corredores

No hay evidencia en la literatura que describa el ancho de los corredores para *P. onca*; sin embargo, hay reportes para puma (*Puma concolor*) los cuales oscilan entre 90 y 500 m (Beier, 1995; Maehr *et al.*, 2002; González, 2011). Con esta base se optó por asignar un ancho promedio de 200 m para el ancho del corredor de *P. onca*.

Posteriormente, con base en los mapas de hábitat, se identificaron con el panel "*Corridor Planning*" del módulo "*Land Change Modeler*" (IDRISI Taiga, Eastman, 2009), los corredores biológicos -con un ancho de 200 m- entre los tres fragmentos más importantes del paisaje (Puuc, Chenes y X'Panzil). La validación en campo del estado actual de los corredores se llevó a cabo en puntos cercanos a las vías de comunicación.

Identificación de áreas prioritarias para su conservación en el paisaje Puuc-Chenes

Se consideraron como áreas estratégicas para la conservación los fragmentos que cumplieron con las siguientes características: a) fragmentos de selva con áreas mayores a los 900 km², en virtud de que esta es la extensión mínima necesaria para conservar una población viable de *P. onca* (Ceballos *et al.*, 2001; Rodríguez-Soto, 2011) y b) fragmentos de selva prioritarios para mantener la conectividad para *P. onca* a lo largo de los corredores biológicos identificados. Se utilizó el programa ArcMap (versión 9.3. ESRI Inc, New York Street, CA, USA) para seleccionar las áreas de importancia para la conservación.

RESULTADOS

Conectividad estructural del paisaje Puuc-Chenes con base en los requerimientos de hábitat de *Panthera onca*

Índices de área y número de fragmentos. La extensión total del paisaje Puuc-Chenes es de 972 578 ha. La clase de paisaje con mayor superficie fue la selva, que ocupa 49.8% del área. El fragmento más grande del Paisaje Puuc-Chenes también es de selva, que abarca 19.7% del paisaje y cuya extensión es de 191 600 ha (LPI). El paisaje total presentó 2 509 fragmentos, de los cuales 935 son de origen antrópicos (agropecuario con 904 y urbano con 31), 1 254 corresponden a vegetación secundaria, 313 a selvas y siete a cuerpos de agua (Cuadro 3).

Índices de borde y de contraste. El índice de contraste total de los bordes (TECI) para el paisaje es de 43.7%. El valor más alto del contraste ponderado de la densidad del borde (CWED) se encuentra en la clase de selva (2.5 m ha⁻¹) y el valor más bajo de este índice lo presentan los cuerpos de agua (0.0). La clase con el mayor índice de densidad de borde (ED) es la vegetación secundaria con 5.6 m ha⁻¹, seguido por la selvas con 4.8 m ha⁻¹.

Índices de aislamiento. Los fragmentos de selva presentan el índice de proximidad ponderado por área (PROX_AM) más alto (8,701) y el valor del índice más bajo se encontró en los cuerpos de agua (0). La distancia euclidiana más cercana (ENN_AM) corresponde a la selva (221 m) lo cual

nos indica que los fragmentos de selva presenta la menor distancia entre ellos. Los cuerpos de agua presentan la distancia más lejana (11 049 m) entre ellos. En cuanto al índice de contagio (CONTAG) para el total del paisaje es de 62.5%.

Identificación de áreas prioritarias para su conservación en el paisaje Puuc-Chenes

El paisaje total de la región Puuc-Chenes ocupa 9 725.8 km². En este se identificaron dos fragmentos de selva en el paisaje Puuc-Chenes con área superior a los 900 km² para ser considerada como mínima necesaria para conservar una población viable de *P. onca* (Ceballos *et al.*, 2001; Rodríguez-Soto, 2011): el fragmento del Puuc con 1 916 km² y el fragmento de Los Chenes con 1 380 km². Además, se registraron dos fragmentos de selva con área menor a los 900 km² pero prioritarios para mantener la conectividad de *P. onca* a lo largo de los corredores biológicos: el fragmento X'Panzil con 679 km² y el fragmento Noh-Ha con 88.5 km², lo que da un total del paisaje identificado para la conservación de jaguar de 4 063 km² (Figura 2).

Conectividad funcional del paisaje Puuc-Chenes con base en los requerimientos de hábitat de *Panthera onca*

En el paisaje Puuc-Chenes se ubicaron cuatro corredores biológicos para *P. onca* de al menos 200 m de ancho; de estos, los dos primeros, corredor 1 y 2, enlazan los fragmentos Puuc y Chenes (corredores Puuc-Chenes) y los corredores 3 y 4 enlazan los fragmentos Chenes y X'Panzil (corredores X'Panzil-Chenes; Figura 2). El corredor 1 con conectividad para ambos sexos se ubicó entre los poblados de Poltok, Tekax y San Sebastián, Tzucacab y Nacaveba en Yucatán.; este corredor no presentan carreteras y solo es atravesado por terracerías; siendo sus principales coberturas de suelo la vegetación secundaria y la agropecuaria. El corredor 2, con conectividad para *P. onca* macho, se ubicó entre los poblados de San Felipe Segundo y Tres Hermanitas, ambos en municipio de Tekax, en Yucatán; está compuesto por un mosaico de selvas, vegetación secundaria y cultivos y es atravesado por la carretera pavimentada dos carriles que une a los poblados de Hunto-Chac y Becanchén. Los corre-

Cuadro 3. Resultados de las métricas aplicadas a nivel paisaje y de clases desde la perspectiva de *Panthera onca*. Clases de uso del suelo: selva, vegetación secundaria, agropecuario, urbano y cuerpos de agua.

Índice+ PAISAJE		Descripción	Resultados					
			Paisaje	Selva	Veg Sec	Agro	Urb	Agua
NIVEL PAISAJE								
TA	Área total del paisaje (ha)	972 578	-	-	-	-	-	
NP	Número de fragmentos	2 509	-	-	-	-	-	
LPI	Fragmento de mayor área	191 600						
TECI	Índice de Contraste total de los bordes (%)	43.7	-	-	-	-	-	
CONTAG	Índice de contagio (%)	62.5	-	-	-	-	-	
NIVEL CLASES								
%LAND	Porcentaje del paisaje (%)	-	49.8	27.0	23.0	0.3	0.02	
AREA	Área total (ha)	-	484 052	262 596	223 304	2 431	195	
NP	Número de fragmentos	-	313	1 254	904	31	7	
PD	Densidad de fragmentos (No/100 ha)	-	2.0	7.0	5.0	1.0	0.0	
LPI	Fragmento de mayor área (ha)	-	191 600	34 480	28 983	385	5.7	
AREA_MN	Tamaño promedio de los fragmentos (ha)	-	1 923	209	247	79	3.5	
ED	Densidad de borde (m ha ⁻¹)	-	4.8	5.6	3.7	0.1	0.01	
AREA_AM	Tamaño promedio ponderado de los fragmentos (ha)	-	130 724	10 656	8 379	172	3.8	
CWED	Contraste ponderado de la densidad de borde (m ha ⁻¹)	-	2.5	2.2	2.0	0.02	0.0	
PROX_AM	Índice de proximidad ponderado por área (sin unidades)	-	8 701	422	762	1	0	
PROX_SD	Desviación estándar del índice de proximidad ponderado por área (sin unidades)	-	48 222	1 532	1 466	22	21 022	
ENN_AM	Área ponderada media de la distancia euclidiana al vecino más cercano (m)	-	221	363	279	8 108	11 049	
ENN_SD	Desviación estándar de la distancia euclidiana (m)	-	368.6	383.2	561.1	7 785.7	7 649.5	
+ Se anotan en el cuadro y texto las siglas en inglés utilizadas en Fragstats (-) = No aplica								

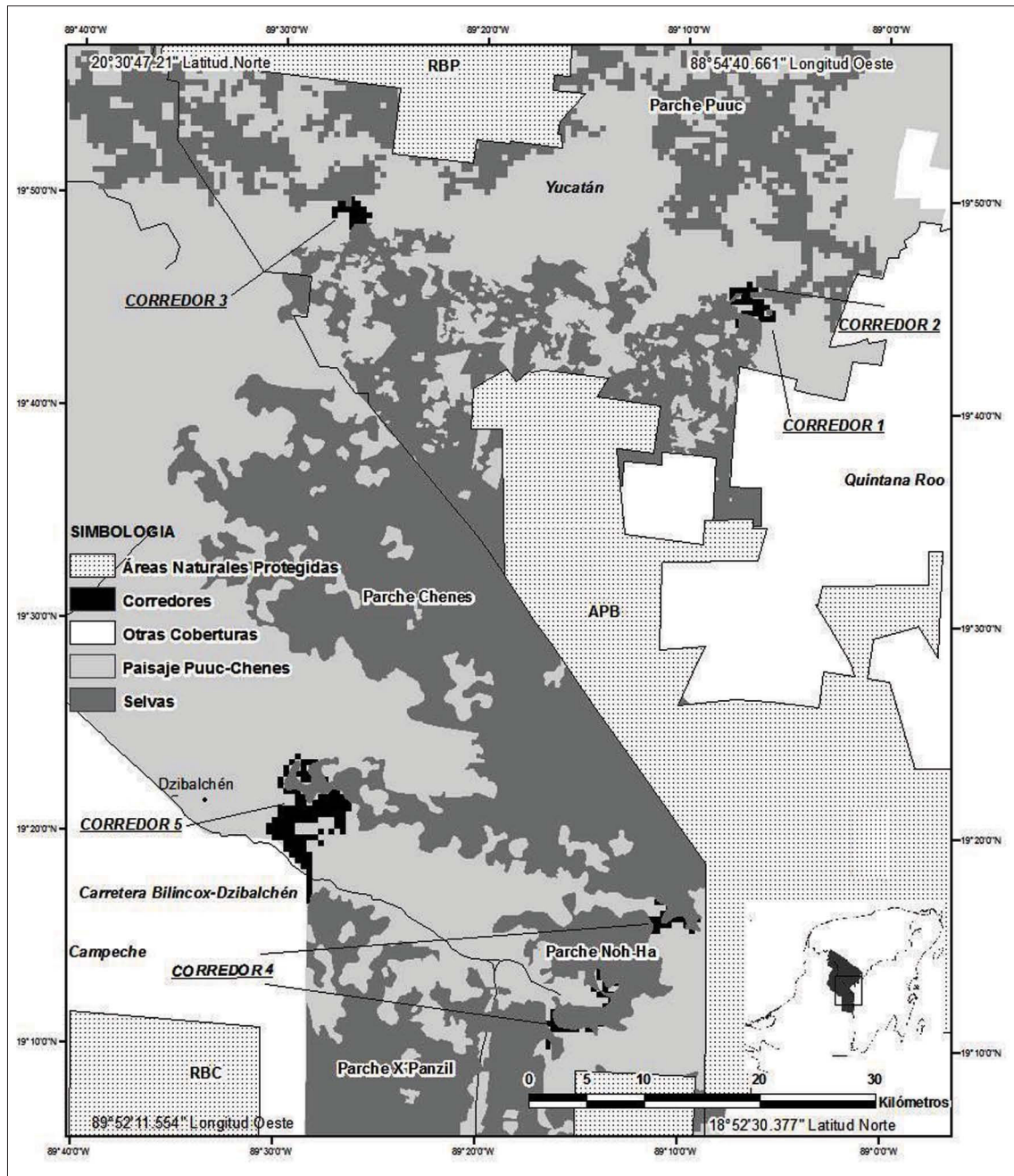


Figura 2. Acercamiento a la región Puuc-Chenes donde se localizan los cuatro corredores identificados para mantener la conectividad de *P. onca* entre los cuatro fragmentos de selva prioritarios (Puuc, Chenes, Noh-Ha y X'Panzil) y las tres Áreas Naturales Protegidas del paisaje Puuc-Chenes: la Reserva Biocultural del Puuc (RBP), Yucatán, el Área de protección de flora y fauna de Bala'an K'aax (APB), Quintana Roo; la Reserva de la Biósfera de Calakmul (RBC), Campeche.

Figure 2. Outlining the biological corridors for the *P. onca* functional connectivity in the Puuc-Chenes region, linking the four priority forest fragments (Puuc, Chenes, Noh-Ha and X'Panzil) and the three natural protected areas of the Puuc-Chenes landscape: The Biocultural Puuc Reserve (RBP), the Bala'an K'aax flora and fauna protected area (APB), Quintana Roo, and the Calakmul Biosphere Reserve (RBC), Campeche.

dores 3 y 4 (corredores X'Panzil-Chenes) se caracterizan por conectar fragmentos de selva en buen estado de conservación y con pocos poblados; los dos corredores presentaron conectividad funcional para ambos sexos. La ruta del corredor 3 se conecta a través del fragmento Noh-Ha, se ubica entre los poblados de Chan Chen y Chun'Ek, Hopelchén y solo lo atraviesa una terracería. El corredor 4 es atravesado por la carretera estatal que conecta los poblados de Chunchintok y Ukum a nivel de la siguiente coordenada: 19° 17' 57.52" N y 89° 28' 20.95" W, Hopelchén.

DISCUSIÓN

La fragmentación y su impacto en *Panthera onca*

En el paisaje Puuc-Chenes la distribución espacial de sus elementos no es homogénea. Las clases antrópicas (agropecuaria y urbana) se ubican cercanas a las principales vías de comunicación (Maxcanút-Tzucab y Hunto Chac-Sudzal Chico en Yucatán, y Bolonchén de Rejón-Dzibalchén en Campeche) y los fragmentos de selva de mayor extensión y conectividad se localizan de norte a sur a lo largo de la parte oriental del paisaje. Nuestros resultados muestran que el área de estudio aún presenta alto valor para la conservación del hábitat para *P. onca*, ya que 49.8% son selvas y 27% son de vegetación secundaria, de tal manera que 76.8% de la cobertura total del suelo en el área de estudio corresponde a clases de vegetación utilizadas comúnmente como hábitat por *P. onca* (Zarza *et al.*, 2007; Chávez y Zarza, 2009; Rabinowitz y Zeller, 2010; Colchero *et al.*, 2011). Los cuatro fragmentos de selva identificados representan en conjunto 41.8% del paisaje Puuc-Chenes. Sin embargo, el fragmento del Puuc que es el de mayor extensión presenta un elevado grado de perforación, principalmente en su área central y sur; es decir, no conforma una masa continua de selva ya que tiene fragmentos de otro tipo de cobertura inmersos en el mismo, lo que afecta la conectividad al interior del fragmento y su calidad como hábitat. Se ha señalado que la extensión mínima de hábitat necesaria para conservar una población viable de *P. onca* es

de 900 km² (Schaller y Crawshaw, 1980; Ceballos *et al.*, 2001; Scognamiglio, 2001; Maffei, 2004; Zarza *et al.*, 2007; Conde *et al.*, 2010; Rodríguez-Soto *et al.*, 2011); en el presente estudio encontramos que la extensión de hábitat para *P. onca* en el paisaje Puuc-Chenes, aunada al área correspondiente a las ANP adyacentes (Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, el Área de Protección de Flora y Fauna Bala'an K'aax, Quintana Roo y la Reserva Biocultural del Puuc, Yucatán), presenta un total de 15 943 km², lo cual asegura la persistencia de *P. onca* en la región. Sin embargo, esta zona presenta fuertes presiones antrópicas resultantes de la expansión de grupos étnicos y de nuevas colonias de menonitas asentadas en el municipio de Hopelchén. Este tipo de productores se dedican a lo agrícola-ganadero y utilizan tecnología mecanizada para trabajar las tierras -las cuales compran a los ejidos y pequeños propietarios de la región- y producen carbón como un producto del desmonte que realizan para aprovechar sus tierras (Gobierno del estado de Campeche, 2007b). En los últimos años las poblaciones aledañas menonitas están cambiando rápidamente la estructura y composición del paisaje, siendo un factor preponderante en el aumento de las tasas de deforestación. Esta presión está dada tanto por el crecimiento demográfico como por el uso extensivo del suelo, con grandes desmontes, cuyo método, además de ser mecanizado, se lleva a cabo utilizando maquinaria pesada, aplicando fertilizantes y pesticidas, los cuales alteran la recuperación del suelo y, por ende, la de la selva (Porter-Bolland *et al.*, 2008), cambio que está conduciendo a una cascada de efectos negativos para el hábitat y las presas del jaguar.

Conectividad estructural del paisaje Puuc-Chenes para *Panthera onca*

Diversos estudios destacan la relevancia del índice de contraste total de los bordes (TECI). Esta es una métrica relacionada con el grado de conectividad del paisaje ya que resalta la magnitud de contraste entre los fragmentos de las diferentes clases con la finalidad de determinar el potencial de desplazamiento de los organismos a través del paisaje (McGarigal y Marks, 1994; Botequilha y Ahern, 2002). En el presente trabajo, el TECI presentó un valor

de 43.7%, el cual indica un contraste medio entre los fragmentos (McGarigal, 2015). Es interesante resaltar que al utilizar una métrica ponderada se amortigua la influencia del tamaño de las clases, ya que este índice estandariza la longitud de los bordes por unidad de área y facilita la comparación entre clases de diferente tamaño (McGarigal y Marks, 1994). Sin embargo, los resultados reportados por el contraste ponderado de la densidad de borde (CWED) para la vegetación secundaria (matriz del paisaje) y la selva deben ser considerados con cautela al tratarse de las clases dominantes del paisaje y, en consecuencia, presentar una mayor probabilidad de que sus bordes entren en contacto con las demás clases estudiadas y con el borde del paisaje.

Con respecto al análisis del aislamiento, la selva presentó el índice de proximidad ponderado por área más alto (PROX_AM de 8 701), lo cual confirma que la selva presenta fragmentos más grandes y más contiguos (menor aislamiento), en comparación con las otras clases del paisaje y, en consecuencia, presentan la mejor conectividad estructural del paisaje en virtud de que favorece la capacidad de dispersión de *P. onca*. Por su parte, Bender *et al.* (2003) señala la relevancia de evaluar el aislamiento entre los fragmentos, ya que con esto se evalúa la dispersión de los organismos y apunta que la métrica más recomendada es el índice de distribución de proximidad.

La métrica de agregación evaluada aquí con el índice de contagio (CONTAG 62.5%) indica que existe un paisaje con fragmentos más grandes y más contiguos (McGarigal y Marks, 1994; Badii y Landeros, 2007). Grainger *et al.* (2005) encontraron que un índice de contagio elevado está relacionado positivamente con un incremento de la conectividad y, por ende, en una mayor área de distribución de elefantes en África.

Con respecto a la cantidad de fragmentos, los máximos valores los obtuvieron la vegetación secundaria y las áreas agropecuarias (1 254 y 904, respectivamente), ocupando en conjunto casi el 50% del paisaje, lo cual es un indicador de fragmentación. Este resultado era de esperarse, ya que se trata de la matriz del paisaje y representa las clases más fragmentadas. Por el contrario, la selva ocupa

49.8% del paisaje con tan solo 313 fragmentos. Sin embargo, para *P. onca* esta matriz no resulta tan contrastante (Zarza *et al.*, 2007) dado que la vegetación secundaria ocupa 27% del paisaje. El paisaje Puuc-Chenes presenta una conectividad estructural superior a la media para *P. onca* (en virtud de que los valores referidos por el índice de contagio y el índice de contraste total de los bordes, son superiores al valor medio de estos índices) y presenta una importante cantidad de hábitat para el mantenimiento de una población viable, situación que favorece la presencia y dispersión de *P. onca* en el paisaje.

Conectividad funcional del paisaje Puuc-Chenes para *Panthera onca*

Los grandes carnívoros son organismos que tienen bajas densidades poblacionales, ya que requieren de amplios territorios (De Angelo *et al.*, 2011), situación que los hace especialmente susceptibles a las modificaciones de la cobertura del suelo. Crooks (2002) documentó los efectos negativos (baja persistencia de la especie a largo plazo como consecuencia de su baja densidad, endogamia y la necesidad de amplios territorios para cazar sus presas) que la fragmentación y la pérdida del hábitat ejercen sobre los carnívoros de talla grande, y se reporta que los corredores favorecen el intercambio genético a través de la dispersión de los organismos entre los fragmentos (Rabinowitz y Zeller, 2010). Gilbert-Norton *et al.* (2009) comprobó que los corredores incrementan en casi un 50% el movimiento de los individuos entre los fragmentos en comparación con aquellos fragmentos sin conexión, información que resalta la relevancia de conservar los corredores identificados para *P. onca* entre los principales fragmentos del paisaje Puuc-Chenes.

Gavashelishvili y Lukarevskiy (2008), así como Rabinowitz y Zeller (2010), determinaron corredores de menor costo para el leopardo (*Panthera pardus*) en Asia y para *P. onca* a lo largo de su área de distribución y González (2011) estableció corredores para el puma (*Puma concolor*); sin embargo, en estos no se hizo diferencia entre corredores para cada sexo a pesar de que la literatura sugiere su relevancia. Como ya se mencionó, *P. onca* macho

y hembra presentan diferentes requerimientos en el uso del hábitat (Conde *et al.*, 2010).

Es relevante señalar que en el presente estudio se extrapolaron valores promedios de pumas (*Puma concolor*) de Canadá y Estados Unidos de Norteamérica para determinar el ancho de los corredores para *P. onca*, de tal manera que se obtuvo una aproximación a los datos biológicos de *P. onca*.

En esta investigación encontramos que, de los cuatro corredores resultantes, tres fueron viables para machos y hembras (corredores 1, 3, y 4) y solo uno adecuado para el macho de *P. onca* (corredor 2). No se esperaba que el corredor 1 presentara conectividad para hembras de *P. onca*, debido a estas tratan de evitar las áreas agropecuarias, prefiriendo las selvas (Conde *et al.*, 2010); sin embargo, también refiere la literatura que hembras de *P. onca* muestran preferencia por los paisajes sin carreteras y sin poblaciones cercanas (Zarza *et al.*, 2007; Conde *et al.*, 2010), características que presentan el corredor 1. El corredor 2 solo establece conectividad exclusiva para machos de *P. onca*, que aunque presenta un mejor estado de conservación de la selva remanente, es atravesado por una carretera estatal de dos carriles, las cuales tienden a ser evitadas por las hembras de *P. onca* (Lasch y Serrano, 2005; Chávez y Zarza, 2009). El corredor 3 conecta áreas mejor conservadas del paisaje Puuc-Chenes, ya que además por el este se continúan con vegetación de selva en Quintana Roo que es parte de la APB. El corredor 4, a pesar de ser atravesado por una carretera federal de cuatro carriles, no presenta poblaciones cercanas y aún conserva su cobertura de selva natural, lo cual hace a ambos corredores accesibles para hembras de *P. onca*; sin embargo, estos corredores se ven amenazados por el avance de la frontera agrícola.

Al ser *P. onca* un organismo críptico (Isasi-Catalá y Barreto, 2008) se sugiere realizar más investigaciones con la finalidad de validar los corredores identificados en el presente estudio utilizando métodos de campo que permitan determinar la presencia/ausencia de *P. onca* en los mismos, como son el uso de cámaras trampa, registro de huellas y telemetría de los organismos tal como sugieren otros trabajos que estudiaron poblaciones de tigres, lince y jaguares (Kramer-Schadt *et al.*,

2004; Carroll y Miquelle, 2006; Linkie *et al.*, 2006; Michalski *et al.*, 2006). También es importante elaborar mapas de calidad de hábitat con variables no consideradas en el presente estudio tales como: densidad de presas, condiciones ecológicas de los fragmentos y escorrentías del paisaje, entre ellas la presencia de fuentes de aprovisionamiento de agua de menor magnitud (aguadas, sartenejas y rejolladas; Contreras, 2011; Rodríguez-Soto, 2011).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a José Luis Hernández Stefanoni del Centro de Investigación Científica de Yucatán, a Juan Carlos Faller Meléndez y a Gerardo García Contreras, de Pronatura Península de Yucatán A. C., así como a Luis Alfonso Pereira Lara de Biocecos A. C., por su valiosa colaboración al proporcionar mapas y datos de registros de jaguar. Al CONACYT por la beca número 382708/255061 otorgada al primer autor para cursar la maestría en Recursos Naturales y Desarrollo Rural en Ecosur. A El Colegio de la Frontera Sur por el apoyo en infraestructura y recursos económicos.

REFERENCIAS

- Badii, M. H. y J. Landeros (2007). "Cuantificación de la fragmentación del paisaje y su relación con sustentabilidad". *International Journal of Good Conscience*, 1, pp. 26-38.
- Beier, P. (1995). "Dispersal of juvenile cougars in fragmented habitat". *Journal of Wildlife Management*, 59, pp. 228-237.
- Belisle, M. (2005). "Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape ecology". *Ecology*, 86(8), pp. 1988-1995.
- Bender, D., Tischendorf, L. y Fahring, L. (2003). "Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes". *Landscape Ecology*, 18, pp. 17-39.
- Bioasesores A.C. (2011). *Estudio regional forestal*. México: UMAFOR 3106, CONAFOR-SEMARNAT.
- Botequilha, A. y Ahern, J. (2002). "Applying landscape ecological concepts and metrics in sustainable landscape planning". *Landscape and Urban Planning*, 59, pp. 65-93.

- Carroll, C. y Miquelle, D. (2006). "Spatial viability analysis of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) in the Russian far east: the role of protected areas and landscape matrix in population persistence". *Journal of Applied Ecology*, 43, pp. 1056-1068.
- Ceballos, G., Chávez, C., Rivera, A. y Manterola, C. (2001). "Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la reserva de la biósfera de Calakmul, Campeche, México". En R. A. Medellín, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (eds.), *Jaguars en el nuevo milenio: una evaluación de su estado, detección de prioridades y recomendaciones para la conservación de los jaguares en América* (p. 403-418). DF: Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society.
- Chávez, C. y Zarza, H. (2009). "Distribución potencial del hábitat del jaguar y áreas de conflicto humano-jaguar en la Península de Yucatán". *Revista Mexicana de Mastozoología*, 13, pp. 46-62.
- Colchero, F., Conde, D. A., Manterola, C., Chávez, C., Rivera, A. y Ceballos, G. (2011). "Jaguars on the move: modeling movement to mitigate fragmentation from road expansion in the Mayan forest". *Animal Conservation*, 14, pp. 158-166.
- Colchero, F., Conde, D. A., Manterola, C. y Rivera, A. (2006). Evaluación y diseño del corredor Sian Ka'an-Calakmul con base en el modelaje espacial del estado de conservación del hábitat de jaguar (*Panthera onca*) y su relación con la historia de uso de suelo. Unidos para la Conservación A.C. *Informe final SNIB-CONABIO*, proyecto No. BJ006, México.
- CONABIO (2009). *Aplicaciones de Geomática para el Corredor Biológico Mesoamericano México*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Conde, D., Colchero, F., Zarza, H., Christensen, N., Sexton, J., Manterola, C., Chávez, C., Rivera, A., Azuara, D. y Ceballos, G. (2010). "Sex matters: modeling male and female habitat differences for jaguar conservation". *Biological Conservation*, 143, pp. 1980-1988.
- Contreras, F. (2011). *Características del hábitat de ungulados en el corredor biológico Reserva de la Biosfera de Calakmul-Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos, Campeche, México*, Tesis de Maestría, División académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco, México.
- Crooks, K. R. (2002). "Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation". *Conservation Biology*, 16, pp. 488-502.
- De Angelo, C., Paviolo, A. y Di Bitetti, M. (2011). "Differential impact of landscape on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest". *Diversity and Distributions*, 17, pp. 422-436.
- Eastman, J. (2009). *IDRISI Taiga guide to GIS and image processing software*, Worcester, MA, EE.UU: Clark Labs, Clark University.
- Flores, J. y Ucán, E. (1983). "Nombres usados por los mayas para designar a la vegetación". *Cuadernos de Divulgación del Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos México*, (INIREB), 10, pp. 1-33.
- Forman, R. (1995). "Some general principles of landscape and regional ecology". *Landscape Ecology*, 10, pp. 133-142.
- Gavashelishvili, A. y Lukarevskiy, V. (2008). "Modeling the habitat requirements of leopard *Panthera pardus* in west and central Asia". *Journal of Applied Ecology*, 45, pp. 579-588.
- Gilbert-Norton, L., Wilson, R., Stevens, J. y Beard, K. (2009). "A meta-analytic review of corridor effectiveness". *Conservation Biology*, 24, pp. 660-668.
- Gobierno del estado de Campeche (2007a). *Ordenamiento ecológico territorial municipio de Hopelchén-caracterización y diagnóstico* (p.255). Campeche: Consejo para el Desarrollo Territorial Sustentable, A.C.
- Gobierno del estado de Campeche (2007b). Programa estratégico de desarrollo forestal sustentable del estado de Campeche, México (p. 149), Campeche: TROPICARURAL S.P.R. de R.L. de C.V.
- González, Z. (2011). *Conectividad funcional para el puma (*Puma concolor*) en el centro de México*, Tesis, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro, Querétaro, México.
- Grainger, M., Van Aarde R. y Whyte, I. (2005). "Landscape heterogeneity and the use of space by elephants in the Kruger National Park, South Africa". *African Journal of Ecology*, 43, pp. 369-375.
- Hernández, E. y Calmé, S. (2002). "Patrones de cacería y conservación de la fauna silvestre en una comunidad maya de Quintana Roo, México". *Etnobiología*, 2, pp. 1-18.
- INEGI (2012). *Guía para la interpretación de cartografía, uso de suelo y vegetación, serie IV, escala 1: 250,000*, Aguascalientes, México.
- Isasi-Catalá, E. y Barreto, G. (2008). "Identificación de individuos de jaguar (*Panthera onca*) y pumas (*Puma concolor*) a partir de morfometría de sus huellas (Carnívora: Felidae)". *Revista de Biología Tropical*, 56, pp. 1893-1904.
- Kramer-Schadt, S., Revilla, E., Wiegand, T. y Breitenmoser, U. (2004). "Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: modelling influences on the dispersal of Eurasian lynx". *Journal of Applied Ecology*, 41, pp. 711-723.
- Lasch, C. y Serrano, A. (2005). *Plan de conservación para Calakmul-Balam Kin-Balam Kú, Campeche, México*,

- México: Pronatura Península de Yucatán, A. C. y The Nature Conservancy.
- Linkie, M., G. Chapron, D. Martyr, J. Holden y N. Leader-Williams (2006). "Assessing the viability of tiger subpopulations in a fragmented landscape", *Journal of Applied Ecology*, vol. 43, pp. 576-586.
- Lord, J. y Norton, D. (1990). "Scale and the spatial concept of fragmentation". *Conservation Biology*, 4, pp. 197-202.
- Maehr, D., Land, E., Shindle, D. Bass, O. y Hootor, T. (2002). "Florida panther dispersal and conservation". *Biological Conservation*, 106, pp. 187-197.
- Maffei, L. (2004). "One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa Iya National Park". *Journal of Zoology*, 262, pp. 295-304.
- McGarigal, K. (2015). "FRAGSTATS v4.2", *FRAGSTATS HELP*, Amherst: University of Massachusetts. Recuperado de <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/documents/fragstats.help.4.2.pdf>. 18 de abril de 2016.
- McGarigal, K. y Marks, B. J. (1994). *FRAGSTATS Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*, Corvallis: Oregon State University.
- Michalski, F., Boulhosa, R., Faria, A. y Peres, C. (2006). "Human-wildlife conflicts in a fragmented Amazonian forest landscape: determinants of large felid depredation on livestock". *Animal Conservation*, 9, pp. 179-188.
- Ochoa-Gaona, S., Kampichler, C., de Jong, B. H. J., Hernández, S., Geissen, V. y Huerta, E. (2010). "A multi-criterion index for the evaluation of local tropical forest conditions in México". *Forest Ecology and Management*, 260, pp. 618-627.
- Pascual-Hortal, L. (2006). "Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation". *Landscape Ecology*, 21, pp. 959-967.
- Pither, J. y Taylor, P. D. (1998). "An experimental assessment of landscape connectivity". *Oikos*, 83, pp. 166-174.
- Porter-Bolland, L., Sánchez González, M. C. y Alan Ellis, E. (2008). "La conformación del paisaje y el aprovechamiento de los recursos naturales por las comunidades mayas de La Montaña, Hopelchén, Campeche". *Investigaciones Geográficas*, 66, pp. 65-80.
- Rabinowitz, A. y Zeller, K. A. (2010). "A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*". *Biological Conservation*, 143, pp. 949-945.
- Rayfield, B., Fortin, M. y Fall, A. (2010). "The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values". *Landscape Ecology*, 25, pp. 519-532.
- Redo, D. (2012). "Mapping land-use and land-cover change along Bolivia's Corredor Bioceánico with CBERS and the Landsat series: 1975-2008". *International Journal of Remote Sensing*, 33(6), pp. 1881-1904.
- Rodríguez-Soto, C., Monroy-Vilchis, O., Maiorano, L., Boitani, L., Faller, J. C., Briones, M. A., Núñez, R., Rosas-Rosas, O., Ceballos, G. y Falcucci, A. (2011). "Predicting potential distribution of the jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: identification of priority areas for Conservation". *Diversity and Distributions*, 17(2), pp. 350-361.
- Sánchez, O., Islebe, G. y Valdez, M. (2007). "Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo". *Foresta Veracruzana*, 9, pp. 17-26.
- Schaller, G. B. y Crawshaw, P. G. (1980). "Movement patterns of jaguar". *Biotropica*, 12, pp. 161-168.
- Scognamillo, D. G. (2001). *Ecological separation between jaguar and puma in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos*. Tesis de maestría. Universidad de Florida, Gainesville, Florida, EE.UU.
- Valls Dalmau, F. (2011). "Metodología de cálculo del Mean Edge Contrast Index con Fragstats". España: Universitat Politècnica de Catalunya. Recuperado de http://upcommons.upc.edu/e-prints/bits-tream/2117/15089/1/FVD_Report_2011_06.pdf. Febrero de 2012.
- Vega-Guzmán, A., López-García, J. y Manzo Delgado, L. de L. (2008). "Análisis espectral y visual de vegetación y uso del suelo con imágenes Landsat ETM+ con apoyo de fotografías aéreas digitales en el Corredor Biológico Chichinautzin, Morelos, México". *Investigaciones Geográficas*, 67, pp. 59-75.
- Zarza, H., Chávez, C. y Ceballos, G. (2007). "Uso del hábitat del jaguar a escala regional en un paisaje dominado por actividades humanas en el sur de la Península de Yucatán". En G. Ceballos, C. Chávez, R. List, H. Zarza (eds.). *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (110-111). México: CONABIO, Alianza WWF-Telcel, UNAM.
- Zeilhofer, P., Cezar, A., Törres, N. M., de Almeida Jácomo, A. T. y Silveira, L. (2014). "Jaguar *Panthera onca* habitat modeling in landscapes facing high land-use transformation pressure-findings from Mato Grosso, Brazil". *Biotropica*, 46(1), pp. 98-105.
- Zhao, S. (2013). "Interpretation and processing of Landsat ETM+ data for 1: 50,000 scale". GeoConvention. Integration: Geoscience Engineering Partnership, Calgary, Canadá.