



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO
FACULTAD DE BIOLOGÍA

**Un análisis preliminar del efecto de la configuración del
paisaje sobre la riqueza y abundancia de felinos silvestres
en Marqués de Comillas, Chiapas**

T E S I S

que presenta:

Margarita Gil Fernández

mgilfedz@gmail.com

Como requisito para obtener el título profesional de:

BIÓLOGA

Asesor de tesis: Doctor en Ciencias en Ecología Eduardo

Mendoza Ramírez mendoza.mere@gmail.com

Co-asesor: Maestro en Ciencias Biológicas Carlos Erik

Muench Spitzer carlosmuench@gmail.com

Morelia, Michoacán a Noviembre del año 2013



**FACULTAD
DE
BIOLOGÍA**

A mi familia

RECONOCIMIENTOS

Al Corredor Biológico Mesoamericano por el financiamiento de este proyecto. A los ejidatarios de Reforma Agraria y La Corona por su hospitalidad y a los ejidatarios de Zamora Pico de Oro y Adolfo López Mateos por permitirnos trabajar en sus parcelas.

A la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo darne mi formación en el campo de la biología. A todos mis profesores.

Al INIRENA por facilitarme un espacio de trabajo.

A mis asesores, Dr. Eduardo Mendoza y M. en C. Carlos Muench, por su amplia colaboración en esta tesis y el apoyo logístico que implico su realización.

También quisiera agradecer a mis sinodales por el tiempo dedicado a la revisión de esta tesis y por sus comentarios.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar me gustaría agradecer a mis asesores. Al Dr. Eduardo Mendoza, por todas esas revisiones, comentarios y el tiempo que dedico para que mi tesis saliera lo mejor posible. Por elegirme para trabajar con usted en lo que ha sido una de las mejores experiencias académicas y la más importante hasta ahora. También le agradezco por su cooperación en todos los trámites que tuve que hacer. De igual manera me gustaría agradecerle por el financiamiento de los últimos viajes a Chiapas.

A Carlos Muench, por tus comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo. Por llevarme a conocer Marqués de Comillas, que se ha convertido en mi lugar favorito. Por alimentarme todo ese tiempo, por darme asilo en tu casa, por la beca y por pagar gran parte de los gastos de transporte. Vivimos momentos divertidos y enriquecedores, espero poder repetirlos alguna vez. Aprendí de ti y me gusto trabajar contigo. Tu visión de la conservación me ha hecho redirigir mis ambiciones futuras, eres una buena influencia.

Al Doctor Tiberio, por sus sugerencias que enriquecieron este trabajo, por su ayuda en la parte estadística, y además por haber sido uno de los profesores con mayor influencia en mi formación. Asimismo quiero agradecer a otros profesores, destacando algunos como Carlos Tena, Ileri Suazo, Paty Silva, que me ayudaron a reafirmar el hecho de que la biología es mi más grande pasión en la vida.

A mi mamá, por apoyarme siempre que lo necesite, en trámites, con dinero, con tus buenas vibras religiosas. Sin ti, hubiera sido imposible terminar mi carrera y mi tesis. Eres la mejor mamá del mundo. También quiero agradecer a mi papá, porque fuiste mi primera influencia intelectual, seguramente una parte de mis convicciones actuales son fruto de esa influencia. A mis hermanos, Hafid y Omar, por su apoyo incondicional, por preocuparse por mí y consentirme. A mi gemelo, Jasón, por ser mi motor para mejorar y poder así cuidarte siempre. También estoy agradecida con mi tía Delia, por ayudarme a encontrar soluciones a algunos de mis problemas, me diste asilo todo el tiempo que fuera necesario y también por estar ahí siempre, sin duda eres mi segunda mamá. A mi tío Mario, por ayudarme a encontrar trabajo, gracias a ti pude pagar todos mis gastos de titulación y muchas cosas más, me has dado una ayuda invaluable. A mi prima, Cori, gracias por ayudarme con todo el desastre de trámites de la titulación, no sabes la tranquilidad que me has dado con tu ayuda y gracias a ti podré continuar con mis planes. A mi tío Aurelio, porque siempre, desde que era pequeña, me dejaste estar cerca de los animales, lo cual incremento mi gusto nato hacia ellos y así termine donde estoy ahora. En general, agradezco a mi familia extensa, por preocuparse por mí y porque sé que cuando necesito de ustedes están ahí para mí, sepan que yo también estoy para ustedes.

Estoy muy agradecida con Rafa, por estar conmigo durante toda la carrera, por apoyarme en todos los sentidos, por llevarme a todo lugar que necesité, por ayudarme a

revisar mis redacciones, por consentirme, por estar ahí para celebrar juntos cuando las cosas salieron mejor de lo esperado y por muchísimas cosas más. De igual forma agradezco a tu familia, que siempre son muy hospitalarios y me tratan como si fuera de su familia, además de que también me apoyaron en cualquier trámite que pudieran.

Otras personas que no podría dejar de lado son todos mis amigos y compañeros de la sección 01 y satélites, que hicieron de mi estancia en la facultad una de las mejores experiencias. A mis orugas, Gaby, Diandra y Goretty, por estar conmigo desde el inicio. A Llanet, Alicia, Lups, Lau (Tía Lau) y Karla por todos los momentos de diversión que hemos pasado juntas. A María, porque muchos de los sucesos que pasaron contigo llevaron a que terminara haciendo esta tesis. Todas estas mujeres mencionadas, son la mejor compañía que pude haber tenido, intelectual y amistosamente hablando, aprendí muchas cosas con ustedes.

Y tampoco me puedo olvidar de otro gran amigo que estuvo conmigo en la selva, Gus, te agradezco por siempre haber sido tan protector y caballeroso, por preocuparte por mí, por quitarme las garrapatas y pinolillos, por sacarme mosquitos de los ojos y por soportar mis patadas nocturnas. Además también por cargar kilogramos de medicinas diversas que me fueron útiles en algún momento. Fue muy divertido estar contigo en la selva, hay muchas cosas que no olvidaré jamás.

Quiero agradecer también a todos los compañeros y/o investigadores que compartieron sus artículos y conocimientos conmigo. Entre ellos están el Doctor Gómez Tagle, Elva Domínguez, Lakshmi, Oscar, Barush y Bisbrian, entre muchos otros.

Por último, agradezco a mi Geisha, que me demuestra cada día que los felinos son los seres más hermosos y perfectos que existen.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES.....	4
2.1 Los felinos de Marqués de Comillas.....	4
2.2 Estado de conservación de los felinos en estudio	10
2.3 Análisis del paisaje en relación con los mamíferos silvestres en Marqués de Comillas.....	12
2.4 El foto-trampeo como una herramienta para el estudio de los felinos silvestres	13
3. OBJETIVOS	16
4. HIPÓTESIS.....	17
5. ÁREA DE ESTUDIO	18
5.1 Clima, hidrología y suelos	19
5.2 Vegetación	20
5.3 Fauna.....	21
5.4 Población y problemática ambiental	21
6. MATERIALES Y MÉTODOS	23
6.1 Trabajo de campo.....	23
6.2 Esfuerzo de muestreo.....	24
6.3 Análisis espacial de los patrones de deforestación y fragmentación en paisajes en Marqués de Comillas	26
6.4 Análisis de la riqueza y abundancia de felinos silvestres	26
7. RESULTADOS.....	28
7.1 Análisis espacial de los patrones de deforestación y fragmentación en paisajes en Marqués de Comillas	28
7.2 Análisis de la riqueza y abundancia de felinos silvestres	31
8. DISCUSIÓN	35
9. CONCLUSIONES	39
10.LITERATURA CITADA	40

RESUMEN

La destrucción y fragmentación de hábitat provocan modificaciones en la configuración de los paisajes. En algunos casos existen especies que se ven perjudicadas ante estos fenómenos. Entre las especies más vulnerables podemos encontrar a los depredadores superiores y otros carnívoros, ya que estos requieren de grandes extensiones de hábitat para cubrir sus necesidades. Uno de los efectos negativos de la fragmentación y la pérdida de hábitat es la disminución en abundancia de fauna nativa. Son pocos los estudios que se han hecho en relación al efecto de la configuración del hábitat sobre los felinos. El presente estudio se enfoca en analizar cómo la configuración del paisaje afecta a las comunidades de felinos en dos aspectos: riqueza y abundancia de especies. Para esto, se realizó un muestreo basado en el uso de cámaras trampa en dos paisajes de la subregión Marqués de Comillas en la Selva Lacandona, Chiapas, que contrastan en su configuración espacial. Uno de estos paisajes consta de dos fragmentos conectados por un corredor de vegetación, mientras que el otro paisaje consistió de dos fragmentos aislados entre sí. Se encontró una riqueza de felinos mayor en el sitio que presenta una configuración con corredor de vegetación, en este paisaje se registraron las cinco especies de felinos de la zona. Por el contrario en el espacio sin corredor solo se registraron dos. De la misma manera, las especies compartidas (*L. pardalis* y *P. yagouaroundi*) presentaron una abundancia relativa distinta para cada paisaje. En lo respectivo a la deforestación, se encontró una cifra de pérdida de vegetación nativa de 62.8% en promedio. Esta cifra muestra un aumento en la pérdida de hábitat en relación a estudios anteriores, de continuar esta tendencia podría afectar las poblaciones de los felinos silvestres sensibles a la pérdida de hábitat según lo encontrado en este estudio. Cabe recalcar que el presente estudio es un análisis preliminar y es importante realizar repeticiones para poder reforzar los resultados obtenidos.

Palabras clave: Fragmentación de hábitat, conectividad, abundancia de felinos y conservación.

ABSTRACT

Habitat loss and fragmentation have a marked effect on the spatial configuration of natural landscapes. Populations of several animal species result negatively affected as a consequence of this anthropogenic impact. Among the most vulnerable species are top predators, due to the fact that they need large extents of natural habitat to survive. One of the negative effects of habitat loss and fragmentation is the decrease in abundance of native fauna. Few studies have evaluated the effect of habitat configuration on wild felids. The goal of this study was to analyze the impact of landscape configuration on the abundance of species and richness of wild felid communities based on camera-trapping. The study area consisted of two landscapes located in the region of Marques de Comillas, Chiapas. The two landscapes differed in their degree of fragmentation and habitat connectivity. The other landscape has two isolated forest patches. We found that richness of the wild felid community was negatively affected in the less connected landscape. Five species were found in the landscape with corridor, whereas only two species were found in the landscape without corridor. Shared species (*L. pardalis* y *P. yagouaroundi*) had a different relative abundances in each landscape. We also found that habitat loss has reduced by 62.8% the extent of native vegetation in Marques de Comillas. If this trend in habitat loss continues there is a great potential of wild felids communities to be greatly affected. Despite its preliminary nature this study indicates the relevance to implement strategies to stop tropical habitat loss and fragmentation.

Key words: Habitat fragmentation, connectivity, abundance, neotropical felids, biodiversity conservation.

1. INTRODUCCIÓN

El acelerado crecimiento de las poblaciones humanas está causando una modificación drástica en la configuración de los paisajes debido a la pérdida y fragmentación de los hábitats naturales, lo que representa una de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad (Forman y Godron, 1986; Dirzo y Raven, 2003; Baillie *et al.*, 2010).

Los cambios drásticos en la configuración de los paisajes naturales tienen un fuerte impacto sobre la abundancia y distribución de las especies de mamíferos que los habitan (Cuarón, 2000). Algunos de los factores que se ha identificado están involucrados en este impacto son: incremento de la cacería, disminución del flujo migratorio, efectos de borde, cambios en la disponibilidad de recursos y la entrada de especies exóticas (Turner, 1996). A los efectos individuales de cada uno de estos factores se suma la posibilidad de que existan interacciones entre ellos y así se generen sinergias (Peres, 2001).

En paisajes con alto grado de fragmentación, es decir con fragmentos de vegetación nativa pequeños o muy aislados, existe una tendencia a la disminución en abundancia de las poblaciones de fauna nativa (Andrén, 1994). Sin embargo, puede haber una fuerte variación en la magnitud de este efecto, ya que hay algunas especies de mamíferos que son afectadas de manera muy fuerte, y otras que, por el contrario, pueden incluso resultar beneficiadas (principalmente las especies generalistas) (Crooks, 2002).

La alteración de los patrones de movimiento de fauna se ha identificado como uno de los principales efectos negativos de los paisajes fragmentados (Bailey, 2007). La mayoría de los mamíferos tienen la necesidad de desplazarse para cumplir con procesos esenciales relacionados con su alimentación, reproducción y búsqueda de refugio (Zeller *et al.*, 2012). Cuando existen subpoblaciones interrelacionadas en su dinámica (i.e., metapoblación), la pérdida y fragmentación del hábitat pueden resultar en una incapacidad de recolonizar sitios donde la especie se ha extinguido localmente o donde su abundancia ha disminuido drásticamente (i.e., Efecto rescate) (Gotelli, 1991; Forman, 1995). En especies con baja capacidad de dispersión, el flujo génico entre poblaciones tiende a reducirse con la disminución de la conectividad del hábitat lo que produce diferenciación y

pérdida de la variabilidad genética (Broquet *et al.*, 2006). Este fenómeno puede reducir la adecuación de los individuos así como su capacidad de responder ante cambios ambientales repentinos (Jones *et al.*, 2004).

Entre las especies más vulnerables a la destrucción del hábitat y al disturbio antropogénico están los depredadores superiores (t.c.c. depredadores tope) que generalmente se caracterizan por tener una talla corporal grande y requerir grandes extensiones de hábitat para cubrir sus requerimientos de recursos (Borrvall y Ebenman, 2006; Cardillo *et al.*, 2005). El impacto sobre los depredadores superiores es de particular relevancia ya que su desaparición puede provocar extinciones secundarias (Borrvall y Ebenman, 2006). Los depredadores superiores tienen el potencial de controlar la abundancia de las poblaciones de depredadores de mediano tamaño (i. e. mesodepredadores). Por lo tanto en ausencia de depredadores superiores, los carnívoros medianos pueden explotar a una mayor tasa las poblaciones de sus presas. Asimismo, los depredadores superiores controlan las poblaciones de algunos herbívoros generalistas, evitando de esta manera que sus poblaciones crezcan demasiado y sobre-exploten sus recursos (Johnson *et al.*, 2007). Tales son los casos del puma y el jaguar que se ha propuesto pueden regular las densidades poblacionales de mamíferos granívoros que consumen las semillas de algunos árboles tropicales (Terborgh, 1992).

Los felinos de gran tamaño se consideran especies clave por la influencia que tienen sobre los procesos y estructura de los ecosistemas que habitan, la cual es mayor al que se esperaría solamente en función de su abundancia (Davic, 2003; Sergio *et al.*, 2008). Además de los carnívoros de gran tamaño, los mesodepredadores, que incluyen a especies medianas de felinos, también tienen un papel ecológico relevante, ya que pueden influir sobre las comunidades de plantas a través de la depredación que ejercen sobre animales que se alimentan de plantas (Roemer *et al.*, 2009). Además, al depredar especies dominantes, los felinos permiten la persistencia de competidores más frágiles en las comunidades de presas (Miller *et al.*, 2001)

Por otra parte, algunos de los felinos silvestres se consideran especies sombrilla ya que al requerir para su subsistencia amplias extensiones de hábitat, en buen estado de conservación, su protección beneficia a otras especies que coexisten (Andelman y Fagan,

2000). Asimismo, los felinos son especies carismáticas que fácilmente despiertan la empatía de la gente. Esta característica ha permitido su uso exitoso como especies bandera para apoyar la conservación a nivel local o regional (Soisalo y Cavalcanti, 2006).

Finalmente, además de su importancia ecológica, los felinos son un elemento importante dentro de la cosmovisión de diversas culturas indígenas y su presencia puede funcionar como un atractivo turístico (Valverde, 1996; Velazco, 2004 y González, 2001).

El presente estudio se enfoca en analizar cómo la configuración del paisaje, entendida como la extensión de selva y conectividad estructural, afecta a las comunidades de felinos en dos aspectos: riqueza y abundancia de especies. Para esto, se realizó un muestreo basado en el uso de cámaras trampa en dos paisajes de la subregión Marqués de Comillas en la Selva Lacandona, Chiapas, que contrastan en su configuración espacial.

2. ANTECEDENTES

2.1 Los felinos de Marqués de Comillas

La zona de Marqués de Comillas, en la región de la Selva Lacandona, posee una gran diversidad de vertebrados, lo cual se ilustra con el caso de los mamíferos, ya que se ha registrado un total de 114 especies dentro de este grupo. Los felinos silvestres de Marqués de Comillas incluyen cinco de las seis especies que existen en el país: *Leopardus pardalis*, *L. wiedii*, *Puma concolor*, *P. yagouaroundi* y *Panthera onca* (Retana y Lorenzo, 2002). A continuación se presenta una revisión de las características principales de las especies que son objeto de estudio en esta tesis.

2.1.1 Ocelote (*Leopardus pardalis*)

El ocelote es un felino de tamaño mediano (Longitud total del cuerpo (LTC) de 920 a 1367 mm, 6 a 15 kg de peso). Su cuerpo presenta en los costados rosetas negras con centro café y la parte interior de las extremidades es color gris claro y blanco (Aranda, 2005a). Además presenta líneas negras en la nuca y líneas con forma de eslabones de cadena que bajan de manera oblicua desde los hombros hasta los costados (Murray y Gardner, 1997). Su cabeza es redondeada y su cola es corta en relación a la longitud de su cuerpo (Aranda, 2005a). Es un felino terrestre, de hábitos nocturnos. El menor ámbito hogareño registrado para una hembra de esta especie es de 0.63 km² en Texas (Laack, 1991 en Domínguez, 2011) y el mayor de 17.7 km² (Azuara, 2005). En Belice se encontró que el ámbito hogareño de una hembra adulta era de 14.68 km² y el de un macho subadulto de 31.21 km² (Konecny, 1989). Se ha observado que el ámbito hogareño de un macho puede traslaparse



Figura 1. Ocelote (*Leopardus pardalis*) tomado de Iwokrama (2013). A la derecha área de distribución de la especie (IUCN, 2013).

con los de dos a cuatro hembras. Por otra parte se sabe que los territorios de las hembras están bien delimitados y rara vez se traslapan entre ellos (Murray y Gardner, 1997).

La distribución de esta especie abarca desde el sur de Estados Unidos, en la región de Río Grande, Texas, hasta Paraguay y el norte de Argentina (Caso *et al.*, 2008a). Se sabe que las poblaciones de Texas están aisladas de las poblaciones de Sonora en México (Grigione *et al.*, 2007) (Figura 1).

Esta especie habita principalmente en bosques tropicales perennifolios, subcaducifolios, caducifolios, vegetación tropical secundaria, manglares, bosques mesófilos de montaña, bosques de niebla, zonas de vegetación riparia y con menor frecuencia en bosques espinosos y matorrales xerófilos (Murray y Gardner, 1997; Cuarón, 2000; Aranda, 2005a; Grigione *et al.*, 2007). Durante el día evitan lugares abiertos, sin embargo se cree que por las noches los utilizan, aun así la actividad en general de los ocelotes está fuertemente asociada con la presencia coberturas vegetales densas (Sunquist, 1992 en Murray y Gardner, 1997).

2.1.2 Tigrillo (*Leopardus wiedii*)

El tigrillo o margay es un felino de tamaño pequeño (LTC = 805 a 1300 mm, Peso = 3 a 5 kg), cuyo cuerpo presenta una coloración café amarillenta en los costados y el dorso y blanca en el pecho e interior de las extremidades (Aranda, 2005b). Su patrón de manchas es variable ya que estas pueden ser manchas irregulares o formar rosetas de color negro (De Oliveira, 1998). El tigrillo se distingue del ocelote por tener un tamaño menor, una cola más larga en relación al cuerpo y por presentar ojos más grandes. Esta especie está adaptada a la vida arborícola, por lo que cuenta con patas grandes y flexibles, provistas de garras largas. Es el único felino capaz de descender de los arboles cabeza abajo, esto se debe a que sus extremidades posteriores tienen la capacidad de rotar 180°. Esta especie se distribuye desde Tamaulipas hasta el norte de Argentina y Uruguay (Dotta *et al.* 2007 en Payan *et al.*, 2008) (Fig. 2).

El tigrillo presenta hábitos nocturnos y solitarios. El ámbito hogareño de esta especie ha sido poco estudiado. Sin embargo, en la reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, un estudio de radiotelemetría de cuatro machos, obtuvo un valor promedio de

ámbito hogareño de 4.1 km², con un mínimo de 1.2 km² y un máximo de 6 km² (Carvajal-Villareal *et al.*, 2012). En contraste, el ámbito hogareño de una hembra, del mismo estudio, fue de 0.72 km². En Brasil se estimaron los ámbitos hogareños de un macho y una hembra en 15.9 km² y 20 km² respectivamente (Carvajal-Villareal *et al.*, 2012). En comparación, el territorio de un macho adulto en Belice fue estimado en 10.9 km² (Konecny, 1989).

Los tigrillos habitan en bosques tropicales perennifolios, subcaducifolios, mesófilos y manglares, en donde prefieren lugares con cobertura vegetal muy densa y con árboles grandes debido a sus hábitos arborícolas (Cuarón, 2000; Aranda, 2005b, Cinta-Magallón *et al.*, 2012). Al parecer es la especie menos tolerante, entre los felinos neotropicales, a la presencia humana y a los hábitats perturbados (Payan *et al.*, 2008).



Figura 2. Tigrillo (*Leopardus wiedii*) tomado de Iwokrama (2013). A la derecha área de distribución (IUCN, 2013).

2.1.3 Jaguar (*Panthera onca*)

El jaguar es el felino más grande de América (LTC = 1574 a 2419 mm, Peso = 36 a 158 kg). La coloración de su cuerpo puede ser amarilla o café rojiza con la parte interna de las extremidades, pecho y carrillos de color blanco. Presenta manchas negras en todo el cuerpo y rosetas negras en los costados (Chávez *et al.*, 2005).

Esta especie tenía una distribución extensa que iba desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina, pero la destrucción de su hábitat y la cacería han reducido su área de distribución (Ceballos *et al.*, 2002). Se estima que actualmente solo ocupa un 46% del área en que estaba presente en 1900. (Sanderson *et al.*, 2002). De esta manera, su

distribución actual va desde el norte de México (Nuevo León, Coahuila y Tamaulipas) hasta el norte de Argentina (Caso, 2007) (Fig. 3).

El jaguar es de hábitos solitarios y terrestres. Al parecer las hembras tienen un territorio de menor extensión que el de los machos. Para los machos se han registrado ámbitos hogareños que van de los 6.57 km² (Salom-Pérez *et al.*, 2007) hasta los 390 km² (Doughty y Myers, 1971 en Domínguez, 2011). Al parecer el tamaño del ámbito hogareño de esta especie depende de la disponibilidad de alimento. Las hembras tienen un territorio que puede abarcar desde 10 km² hasta 38 km² (Crawshaw y Quingsley, 2002; Chávez *et al.*, 2005).

Este felino puede encontrarse en una variedad de hábitats que incluyen el bosque tropical perennifolio, subcaducifolio, caducifolio, mesófilo de montaña, espinoso y el matorral xerófilo, chaparral, bosque de coníferas, bosque de encinos y manglares (Cuarón, 2000; Eizirik *et al.*, 2001; Chávez *et al.*, 2005, Grigione *et al.*, 2007). Los jaguares son buenos nadadores por lo que generalmente su presencia se asocia con la existencia de cuerpos de agua permanentes y con áreas de dosel cerrado debajo de los 1200 m.s.n.m. (Grigione *et al.*, 2007).



Figura 3. Jaguar (*Panthera onca*), tomada de INBio (2013). A la derecha se muestra su distribución (IUCN, 2013).

2.1.4 Puma (*Puma concolor*)

Es un felino grande (LTC = 1100 a 2200 mm, Peso = 38 a 110 kg). La coloración del cuerpo varía de parda amarillenta a café rojiza, el vientre es de color blanquecino. La punta de la cola y las orejas son negras. La cara presenta partes claras alrededor del hocico (Chávez, 2005). Se distribuye desde el centro de Canadá hasta el sur de Argentina y Chile (Aranda, 2000) (Fig. 4).

El puma es un felino solitario, principalmente terrestre pero capaz de trepar árboles. Su área de actividad varía entre 152 km² y 826 km² para los machos, y va desde 66 km² hasta 685 km² para las hembras. Sin embargo se han registrado ámbitos hogareños menores, como es el caso de un macho en Costa Rica que presentó un ámbito de 1.16 km² (Bustamante, 2008). Del mismo modo se han encontrado ámbitos hogareños mayores, para un macho adulto de pantera de Florida se fue de 1 182 km² (Maehr *et al.*, 1992). Las variaciones en el ámbito hogareño se deben muy probablemente a la variación en la disponibilidad de recursos.

Esta especie se encuentra en casi todos los hábitats del país incluyendo el bosque tropical húmedo, bosque de niebla, tierras bajas, vegetación tropical secundaria, desierto montañoso y matorral templado (Cuarón, 2000; Domínguez, 2011). Al parecer uno de los únicos hábitat en los que no se distribuye es el manglar (Aranda, 2000). Aun cuando se encuentra en gran variedad de hábitats, los pumas tienen preferencia por áreas boscosas y



Figura 4. Puma (*Puma concolor*) tomada de INBio (2013). Su distribución se muestra a la derecha (IUCN, 2013).

cercanas a arroyos. Se puede encontrar en áreas urbanas, cultivos, pastizales y laderas pronunciadas, pero en baja abundancia (Kautz *et al.*, 2006).

2.1.5 Jaguarundi (*Puma yagouaroundi*)

El jaguarundi es un felino de tamaño pequeño (LTC = 888 a 1372 mm, Peso = 3.5 a 9 kg). El color de su piel es uniforme, sin embargo, existe una gran variación de color entre individuos que puede ir del gris al café con diferentes tonalidades (Aranda, 2005c). Es un felino solitario, diurno y terrestre. En un estudio realizado en Belice el área de actividad de dos machos adultos fue de 88.3 km² y 99.9 km², respectivamente y la de una hembra adulta fue de 20.1 km² (Konecny, 1989).

Habita sitios de ecotono entre bosque y hábitats abiertos, principalmente en bosque tropical perennifolio, subcaducifolio y caducifolio, además del manglar, bosque mesófilo de montaña, matorral xerófilo y menos frecuentemente en bosque de coníferas y encinos (Aranda, 2005c). Se considera que puede presentar preferencia por hábitats riparios y también campos de cultivo abandonados y pastizales (Konecny, 1989). Por encontrarse en tan amplia variedad de hábitats el jaguarundi se considera una especie bastante adaptable, de hecho es el felino más flexible en cuanto a uso de hábitat (Coronado, 2011).

La distribución del jaguarundi abarcaba desde el sur de Texas, en Estados Unidos (Caso *et al.*, 2008b), hasta Uruguay y el norte de Argentina (De Cassia *et al.*, 2011). Actualmente se considera extinto en los Estados Unidos (Fig. 5).

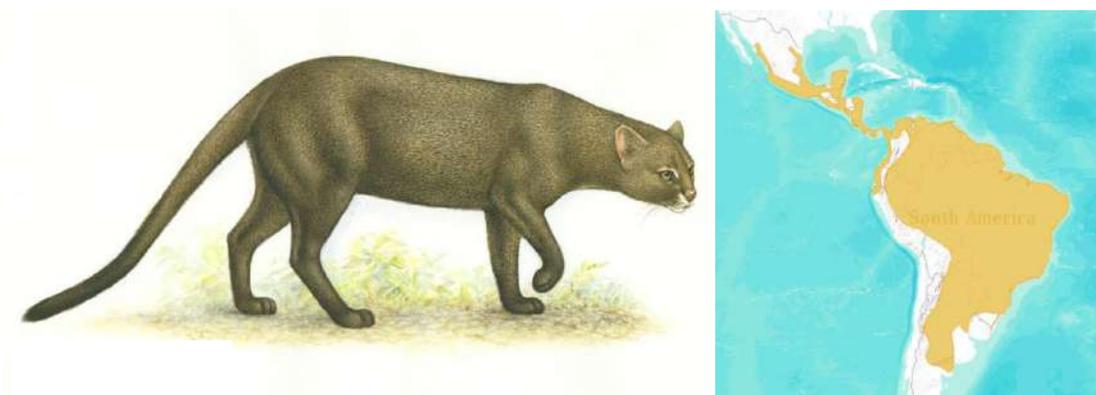


Figura 5. Jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) tomado de INBio (2013). Distribución a la derecha (IUCN, 2013).

2.2 Estado de conservación de los felinos en estudio

De acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés), las poblaciones de las especies de estudio (*L. pardalis*, *L. wiedii*, *P. onca*, *Puma concolor* y *P. yagouaroundi*) están disminuyendo drásticamente debido al impacto de las actividades humanas. Cuatro de las especies de felinos que se encuentran en Marqués de Comillas se encuentran listadas en la Norma Oficial Mexicana indicando su grado de amenaza a nivel local (NOM-059-SEMARNAT-2010) (Tabla 1). Por otra parte, las cinco especies se encuentran listadas en el Apéndice I de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) (Tabla 1). Debido a esta situación el estudio de estas especies constituye una prioridad para la conservación de la diversidad neotropical y es un requisito indispensable para desarrollar estrategias que permitan su manejo apropiado (García-Alaniz *et al.*, 2010).

Las especies de felinos de menor talla de afinidad tropical como el ocelote (*Leopardus pardalis*) y el tigrillo (*L. wiedii*) enfrentan diversas amenazas incluyendo la caza para tenerlas como mascotas y para explotar sus pieles (Caso *et al.*, 2008a; Payan *et al.*, 2008). Además, son perseguidas por considerárseles una amenaza para los animales domésticos (p. ej. aves de corral). El tigrillo fue una de las especies con mayor grado de explotación hasta hace algunas décadas, debido principalmente a la falta de control sobre el comercio de su piel (Caso *et al.*, 2008a). Actualmente las poblaciones de *L. wiedii* y *L. pardalis* continúan disminuyendo debido principalmente a la caza ilegal y a la conversión de su hábitat natural a campos agrícolas y potreros para el ganado (Payan *et al.*, 2008). De acuerdo con Cuarón (2000) la disponibilidad de hábitat para *L. pardalis* se encuentra en declive en la zona del sureste mexicano y Guatemala. En lo que respecta a *L. wiedii*, su hábitat ya es muy reducido y continua disminuyendo drásticamente (Cuarón, 2000). El jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) también es perseguido por considerársele una amenaza para los animales domésticos como las gallinas (Caso *et al.*, 2008b). Este felino se considera como una especie oportunista y adaptable, por lo que se planteaba que no sufriría grandes cambios en su distribución (Cuarón, 2000).

Las especies de felinos de mayor talla corporal enfrentan algunas amenazas distintas a las de los felinos medianos. El jaguar (*Panthera onca*) es perseguido por asumirse que representa una amenaza para el ganado (Caso *et al.*, 2008c). Se estima que el jaguar ha desaparecido de un tercio de su área de distribución histórica y que en la mayoría de los casos las poblaciones remanentes están sujetas a una fuerte presión (Petracca, 2010). Al igual que el del tigrillo, el hábitat del jaguar es muy reducido y continua disminuyendo a un ritmo acelerado (Cuarón, 2000). Por último, el puma (*Puma concolor*) enfrenta amenazas que van desde la competencia por sus presas con los cazadores hasta su persecución por considerársele una amenaza para el ganado y para los humanos. La cantidad de hábitat disponible para el puma es moderada, sin embargo se encuentra en declive (Cuarón, 2000). La fuerte amenaza que los felinos silvestres experimentan debido a una variedad de impactos asociados a la actividad humana hace urgente evaluar de manera detallada la condición de sus poblaciones y las características del hábitat que permiten su persistencia (Retana y Lorenzo, 2002).

Tabla 1. Grado de amenaza de los felinos que se distribuyen en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, de acuerdo a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), la Norma Oficial Mexicana para Protección de Flora y Fauna Silvestre (NOM-059-SEMARNAT-2010) y la Convención para el Comercio Internacional de Especies de Fauna y Flora Silvestre en Peligro (CITES, 2011).

Especie	IUCN	NOM-059-2010	CITES
<i>Puma yagouaroundi</i>	Preocupación menor	Amenazada	En peligro de extinción
<i>Leopardus pardalis</i>	Preocupación menor	En peligro	En peligro de extinción
<i>Leopardus wiedii</i>	Casi amenazado	En peligro	En peligro de extinción
<i>Panthera onca</i>	Casi amenazado	En peligro	En peligro de extinción
<i>Puma concolor cougar</i>	Casi amenazado	No mencionada	En peligro de extinción

2.3 Análisis del paisaje en relación con los mamíferos silvestres en Marqués de Comillas

Se calcula que en México se pierden entre 500,000 ha y 631,000 ha de selva por año (Díaz-Gallegos *et al.*, 2008). La distribución de las selvas húmedas abarcaba originalmente cerca de 9.1% del territorio nacional (17.82 millones de hectáreas). Sin embargo, en la actualidad se calcula que la extensión del área cubierta por selva húmeda se ha reducido a tan solo 4.82% de sus extensión original (3.16 millones de hectáreas en condición primaria y 6.31 millones en condición secundaria) (Challenger y Soberón, 2008). El bosque tropical húmedo está siendo remplazado por pastizal y bosque tropical secundario a una velocidad alarmante. Se sabe que este cambio se acentúa en zonas cercanas a poblados y carreteras (Ramírez-Mejía *et al.*, 2011). En un estudio, Cuarón (2000) encontró una reducción del hábitat natural disponible para 32 especies de mamíferos silvestres medianos y grandes, con base en este resultado pronosticó que habría cambios drásticos en las comunidades de mamíferos si las tendencias en el cambio de uso del suelo continuaban. Debido a esta problemática diversos autores han señalado la urgencia de analizar los impactos que la pérdida de hábitat tiene sobre la fauna de mamíferos en particular.

En el caso particular de la región de Marqués de Comillas, la pérdida de hábitat y la modificación en la configuración de paisaje en relación a los mamíferos silvestres fueron estudiadas por Muench (2006). En su estudio identificó 28 corredores de vegetación en la región que podrían ayudar a mantener la conectividad entre dos grandes bloques de vegetación que en conjunto engloban el 86% de la vegetación nativa remanente en la región. Del mismo modo, Domínguez (2011) identificó, también en Marqués de Comillas, corredores de vegetación de acuerdo con las preferencias de hábitat y requerimientos espaciales de las especies de felinos registradas. En particular, para *L. wiedii* se identificaron 36 corredores y para *L. pardalis* 30 corredores. Asimismo, se identificaron 14 corredores para *Panthera onca*. No se identificaron corredores útiles para *P. concolor*. Por su plasticidad en cuanto a selección de hábitat, *P. yagouaroundi* fue excluido del estudio. En estos estudios no se evaluó si existía una relación directa entre las abundancias de las especies con la conectividad. Aunque existen otros estudios que han evidenciado la

funcionalidad de los corredores de vegetación para los carnívoros silvestres, entre ellos los felinos (Hilty y Merenlender, 2004; Singleton y Lehmkuhl, 2001; Beier, 2005).

Más recientemente, Garmendia (2013) realizó un estudio de la respuesta de la comunidad de mamíferos medianos y grandes a la fragmentación de la selva. Con este fin se muestrearon fragmentos de vegetación de distintos tamaños en paisajes con distintos porcentajes de cobertura vegetal, entre otros atributos y cuatro zonas de control dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules. Se llegó a la conclusión de que se necesita mantener fragmentos de gran tamaño e incrementar la cobertura forestal dentro de la matriz para hacerla más permeable para conservar los ensamblajes de mamíferos, aunque no se encontraron diferencias significativas en el número de especies en paisajes de 5 km² con mayor grado de fragmentación. Sin embargo, en este estudio se omitió el muestreo de mamíferos en áreas con diferentes coberturas, como potreros, acahuales y selva, lo cual se destacó como una limitante del estudio.

2.4 El foto-trampeo como una herramienta para el estudio de los felinos silvestres

En cierta medida la escasez de estudios sobre la abundancia de felinos silvestres se deriva de lo complicado que resulta detectarlos en su hábitat natural. Sin embargo, la creciente disponibilidad de dispositivos conocidos como cámaras trampa o foto-trampas ha venido a facilitar en gran medida el trabajo con la mayoría de las especies de mamíferos. Las foto-trampas resultan especialmente útiles para estudiar especies como los felinos, que tienen un comportamiento sigiloso y que además presentan, de manera natural, bajas densidades (Rowcliffe *et al.*, 2011). Las foto-trampas son básicamente cámaras fotográficas (actualmente digitales en su mayoría) conectadas a sensores de movimiento y calor que permiten detectar la presencia de la fauna. Estos sensores pueden ser activos, los cuales funcionan de manera continua (provistos con un haz de rayos infrarrojos que al interrumpirse activa la cámara) o pasivos (con sensores que solo se activan ante la presencia de la fauna).

Entre las ventajas que el uso de foto-trampas presenta con respecto a otros métodos más tradicionales de estudio de la fauna se pueden destacar los siguientes:

- a) No es invasivo, es decir, su uso tiene un efecto muy leve sobre el comportamiento y el hábitat de la mayoría de los animales que son monitoreados.
- b) En el mediano y largo plazo involucra una inversión económica menor en comparación con otros métodos de muestreo de la fauna. Esto se debe al hecho de que una vez que son instaladas las foto-trampas, se pueden mantener en funcionamiento por semanas con un mantenimiento mínimo y con un rápido entrenamiento pueden ser operadas por gente local. Esto reduce la necesidad de realizar visitas frecuentes o prolongadas al sitio de estudio, lo que a su vez redundaría en una reducción significativa de los gastos asociados.
- c) Los datos obtenidos a partir de las foto-trampas permiten realizar identificaciones más certeras de las especies registradas y de su condición (p.ej., tamaño corporal, estado físico, etc.) además, proporcionan información adicional como: día y hora en la que se realizó el registro y aspectos relacionados con el comportamiento de los animales.
- d) Las foto-trampas pueden producir un registro permanente de miles de imágenes en un corto periodo de tiempo, aportando una enorme cantidad de información que puede ser vital para evaluar el estado poblacional de una especie (EmergTec, 2010).

Por otra parte, una importante fracción de la especies de felinos presentan una característica que los hace especialmente propicios para ser estudiados con esta técnica, que es el hecho de que presentan patrones de manchas o franjas en la piel que pueden permitir distinguirlos a nivel individual. La identificación individual mediante estudios de foto-trampeo permite la aplicación de métodos de marcaje-recaptura que resultan en cálculos más precisos de la densidad poblacional, entre otras cosas. Este enfoque se ha aplicado con éxito en estudios con tigres (Karanth y Nichols, 1998), ocelotes (Trolle y Kéry, 2003), guepardos (Kelly, 2001) y jaguares (Wallace, 2003).

El foto-trampeo con mamíferos en la zona se ha llevado a cabo sobre todo dentro de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (Azuara, 2005; De la Torre y Medellín, 2011). Azuara (2005), estimó la abundancia de mamíferos silvestres en la zona sur de Montes Azules, al norte del ejido Playón de la Gloria del municipio de Marqués de Comillas. Los

números de días trampa a la primera captura (IAR_1) que se obtuvieron para los felinos en la temporada de lluvias fueron: 3.6 días para *L. pardalis*, 46.7 días para *P. onca*, 86.3 días para *Puma concolor*, 107 días para *L. wiedii* y 215 días para *P. yagouaroundi*. En la temporada de secas se obtuvieron los siguientes valores de este índice: 7.6 días para *L. pardalis*, 7.6 días para *P. concolor*, 455 para *L. wiedii* y 728 días para *P. onca*, no se obtuvo registro de *P. yagouaroundi*.

Posteriormente, también al sur de Montes Azules, se realizó un muestreo con foto-trampas en el 2007 y 2008 para evaluar la densidad y abundancia de jaguar (De la Torre y Medellín, 2011). En este estudio se obtuvieron frecuencias de captura de 1.9 a 6.4 por 1000 días-trampa dependiendo de la estación. En conjunto se registraron entre ocho y nueve individuos de la especie. La densidad que se calculó en este estudio fue de 3.6 jaguares por 100 km², la cual es relativamente baja en comparación a la obtenida en otros sitios.

3. OBJETIVOS

General

- Analizar y comparar el efecto de variaciones en el nivel de fragmentación y conectividad del hábitat selva sobre la riqueza y abundancia relativa de especies de felinos silvestres.

Particulares

- Describir cuantitativamente la configuración del paisaje en áreas de 100 km² dentro de la subregión de Marqués de Comillas.
- Comparar la riqueza de especies de felinos en dos paisajes con niveles de fragmentación y conectividad del hábitat contrastantes.
- Comparar la abundancia relativa de las especies de felinos registradas en dos paisajes que contrastan en niveles de fragmentación y conectividad del hábitat contrastantes.
- Comparar las abundancias relativas de los felinos en los diferentes elementos del paisaje (fragmento, corredor, matriz).
- Evaluar cuales especies de felinos resultan más afectadas por la alteración del paisaje, determinado por su ausencia o menor abundancia.
- Comparar los resultados obtenidos en este estudio con los obtenidos por Azuara (2005) en la Reserva de la Biosfera Montes Azules para analizar el efecto de la protección de hábitat sobre las abundancias de felinos.

4. HIPÓTESIS

General

- La deforestación, al reducir la disponibilidad del hábitat selva y su conectividad, afecta de manera negativa la riqueza y abundancia relativa de los felinos silvestres.

Particulares

- La deforestación y la consecuente disminución en la conectividad del paisaje tienen un impacto negativo sobre la riqueza y abundancia de los felinos que se benefician de la existencia de una mayor cantidad de hábitat sin transformar.
- La riqueza de especies será menor en el sistema de fragmentos aislados debido a que tres de las cinco especies de felinos analizados requieren de espacios sin transformar.
- Relacionado con los puntos anteriores, se espera que las especies que se consideran más sensibles (P. ej. jaguar y tigrillo) se presenten dentro del área cubierta por bosque (fragmentos y corredor) y no en la matriz. Se esperaría que sucediera lo contrario en especies más tolerantes como *P. yagouaroundi*.
- La Reserva de la Biosfera Montes Azules desempeña un papel importante en la protección de los felinos al disminuir la pérdida y fragmentación de hábitat.

5. ÁREA DE ESTUDIO

La región de la Selva Lacandona se localiza al oriente del estado de Chiapas. Cuenta con una superficie de 1.3 millones de hectáreas. El área natural protegida que más contribuye a la protección de la Selva Lacandona es la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA), decretada el 12 de enero de 1978 con una extensión de 331,200.00 ha (Ortiz-Espejel y Toledo, 1998). En el periodo de 1992 a 1998 se crearon seis zonas protegidas en la periferia de la Selva Lacandona: Área de Protección de Flora y Fauna Chankin (12,184 ha), Monumento Natural Bonampak (4,357 ha), Reserva de la Biosfera Lacan-Tun (61,873 ha), Áreas de Protección y Fauna Nahá (3,847 ha), Metzabok (3,368 ha) y el Monumento Natural Yaxchilán (2,621 ha). De la misma manera, la comunidad lacandona estableció una Reserva Comunal que abarca cerca de 35,410 ha de la Sierra Cojolita (Carabias *et al.*, 2000). La Selva Lacandona es probablemente la región más diversa en México ya que muchas especies poseen su única población o mantienen sus mayores abundancias en este lugar. La Lacandona junto con su extensión natural hacia Guatemala y Belice, constituye la mayor superficie de bosque tropical lluvioso en Mesoamérica y una de las más grandes del Neotrópico (Mendoza y Dirzo, 1999). Con el objeto de delimitar las diferentes zonas históricamente conformadas en la Selva Lacandona, en 1988, se propuso dividirla en 5 subregiones: Zona Norte, Comunidad Lacandona, Las Cañadas, Marqués de Comillas y la reserva de la biosfera Montes Azules (Carabias *et al.*, 2000).

El área de estudio para este proyecto de tesis se encuentra dentro de la subregión de Marqués de Comillas (Fig. 6). Se ubica en la porción sur-oriente de la Selva Lacandona y está delimitada físicamente por los ríos Lacantún y Chixoy además de la frontera con Guatemala. La subregión abarca dos municipios de Chiapas: Marqués de Comillas y Benemérito de las Américas. Marqués de Comillas abarca un 15.7% de la superficie total de la Selva Lacandona, con aproximadamente 204 000 ha (Vásquez-Sánchez *et al.*, 1992, en Domínguez, 2011). Los ejidos de Marqués de Comillas en los que se localizan los dos paisajes evaluados en este estudio son: Reforma Agraria, Adolfo López Mateos, Zamora Pico de Oro y La Corona.

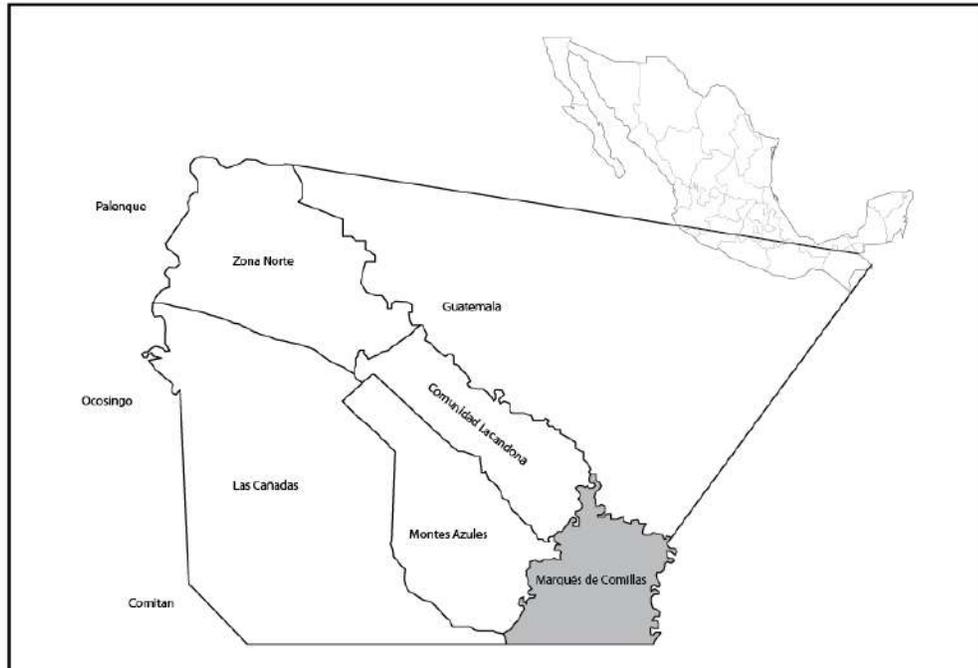


Figura 6. Subregiones de la Selva Lacandona. En gris, la subregión Marqués de Comillas en donde se realizó el presente estudio. Límites basados en Carabias, 2000.

5.1 Clima, hidrología y suelos

El 83% de la superficie de esta región presenta clima cálido húmedo con una temperatura media anual $> 22^{\circ}\text{C}$ y una temperatura del mes más frío $> 18^{\circ}\text{C}$. La precipitación anual es > 3000 mm y la precipitación del mes más seco varía entre 0 a 60 mm. Lo que resta de la zona es de clima templado (10%) o semicálido templado húmedo (5%) (Arriaga *et al.*, 2000). Los meses con menor precipitación van de enero a mayo, mientras que los meses más lluviosos van de junio a diciembre (Azua, 2005).

La región hidrológica en donde se ubica la Selva Lacandona es una de las más extensas del país (1,550,200.0 ha). Incluye cuencas hidrográficas cuyos aportes pertenecen básicamente al sistema Grijalva-Usumacinta (Carabias *et al.*, 2000). La Selva Lacandona abarca el 53% de la cuenca del Río Usumacinta.

El 67% del suelo en la Selva Lacandona es de tipo Leptosol, el cual se caracteriza por ser somero, limitado por roca dura, con menos de 10 cm de profundidad. El 33% restante está conformado por Nitisol háplico, cuyo contenido de arcilla es muy alto, presenta una textura franco-arenosa muy fina y no contiene cantidades significativas de carbono orgánico (Arriaga *et al.*, 2000). En áreas donde se encuentran los ríos hay suelos aluviales debido al arrastre y sedimentación (Azuara, 2005).

5.2 Vegetación

Los principales tipos de vegetación de la región son la selva alta perennifolia y bosque mesófilo de montaña. Sin embargo, una amplia porción de la vegetación natural ha sido modificada para agricultura y pecuario-forestal (19%) y el bosque mesófilo de montaña (6%). En la zona particular de Marqués de Comillas, las selvas ocupaban un 35.4% del territorio en el 2005, los bosques secundarios un 8% y la superficie para usos agropecuarios era del 52% (Castillo, 2009).

En la selva alta perennifolia el dosel sobrepasa los 30 m de altura y más del 75 % de las especies conservan las hojas todo el año (Arriaga *et al.* 2000). En la zona se encuentran especies maderables, diversas orquídeas y helechos (Carabias, 2000). Algunas de las especies vegetales representativas son: Canshán (*Terminalia amazonia*), Guapaque (*Dialium guianense*), Ramón (*Brosimum alicastrum*), Chicozapote (*Manilkara zapota*), Barí (*Calophyllum brasiliense*), Caoba (*Swietenia macrophylla*), Palo mulato (*Bursera simaruba*), Amargoso (*Vatairea lundellii*), Chiche colorado (*Aspidosperma megalocarpon*), Hule (*Castilla elástica*) y Palo blanco (*Tabebuia rosea*). Las palmas más abundantes son *Bactris spp.*, *Chamedorea spp.*, *Genoma oxycarpa*, *Reinhardtia spp.* y Corozo (*Scheelea liebmannii*) (Azuara, 2005).

En las áreas de vegetación secundaria (acahuales) algunas de las especies más comunes son palo mulato (*Bursera simaruba*), Guarumo (*Cecropia obtusifolia*), Peine de mico (*Apeiba tibourbou*), Holo (*Belotia campbellii*), Achiote (*Bixa orellana*), Balsa (*Ochroma lagopus*), Corcho (*O. pyramidale*) y Moro (*Trophis racemosa*) (Ortega *et al.*, 1991).

5.3 Fauna

La Selva Lacandona alberga cerca del 24% de los vertebrados terrestres conocidos para México. Se han registrado 114 especies de mamíferos, 345 especies de aves, 84 especies de reptiles. Existe la presencia de fauna considerada como rara, endémica, amenazada o en peligro de extinción. Entre esta fauna se incluye el mono araña (*Ateles geoffroyii*), el águila harpía (*Harpia harpija*), el cocodrilo de río (*Crocodylus acutus*) y la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*), entre otras. Mantiene, junto con Calakmul, en Campeche, algunas de las poblaciones más abundantes de pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) y tapir (*Tapirus bairdii*) que subsisten en Centroamérica (Medellín, 1994). Otras de las especies presentes en la región son el mono aullador (*Alouatta palliata*), el miquito dorado (*Cyclopes didactylus*), el oso hormiguero (*Tamandua mexicana*), el tepezcuintle (*Cuniculus paca*), el agutí (*Dasyprocta punctata*) y la guacamaya roja (*Ara macao*) (Carabias *et al.*, 2000).

5.4 Población y problemática ambiental

En la Selva Lacandona existen más de 500 asentamientos humanos. Los habitantes más antiguos de la reserva de la biosfera Montes Azules son los lacandones.

La subregión de Marqués de Comillas fue la última zona de colonización de la Selva Lacandona. Esta subregión presenta un patrón muy diverso en cuanto a características culturales de su población debido a los flujos migratorios y su origen diverso. La población de Marqués de Comillas es de 27,138 habitantes (INEGI, 2010). Entre los sistemas productivos presentes en la subregión predomina la ganadería extensiva (Carabias, 2000) y los cultivos comerciales como maíz, frijol, arroz, chile, cacao, café, cardamomo y hule (Domínguez, 2011). A últimas fechas se ha comenzado incrementar el cultivo de la palma de aceite.

Los principales problemas que enfrenta esta zona son la deforestación, fragmentación, sobreexplotación de diversos recursos (especialmente los maderables), el tráfico de fauna y la colonización dentro de las áreas protegidas (Arriaga *et al.*, 2000). Desde finales del siglo XIX comenzó la explotación a gran escala de las maderas preciosas

de la Selva Lacandona. Además a principios de los 50's comenzó a darse una colonización masiva de estos territorios, sobre todo por programas de gobierno que favorecían la colonización. La zona de Marqués de Comillas fue colonizada por campesinos de Guerrero, Puebla, Oaxaca, Michoacán y de otros municipios de Chiapas (Arizpe *et al.*, 1991). Con esta colonización la destrucción de la selva se hizo inevitable ya que, en aquellos tiempos, se apoyaba a la agricultura principalmente y con ello la tala para proporcionar nuevos terrenos a esta actividad.

La apertura de la carretera fronteriza y la exploración y explotación petrolera han ayudado a acentuar el proceso de pérdida de la cobertura vegetal (Carabias *et al.*, 2000). Por otra parte, a consecuencia del importante proceso de inmigración que ha experimentado la región se ha observado una pérdida en las prácticas tradicionales de uso de los recursos.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Trabajo de campo

Se seleccionaron dos paisajes de 100 km² dentro de Marqués de Comillas, con base al trabajo de campo realizado previamente por Muench (2006) y Domínguez (2011). En cada paisaje se colocó un conjunto de foto-trampas de manera sistemática, de acuerdo al diseño presentado en la Figura 7, para cubrir los elementos principales del paisaje. Los paisajes seleccionados presentaron las siguientes características:

- Paisaje con fragmentos y corredor (CC).- Consistió de dos fragmentos relativamente grandes de selva conectados por un corredor de vegetación. Se colocaron cuatro foto-trampas en cada uno de estos fragmentos, cuatro en el corredor y dos a cada lado del corredor (zona de matriz). Las foto-trampas colocadas dentro de los fragmentos se distanciaron un kilómetro, mientras las foto-trampas en el corredor se separaron medio kilómetro (Fig. 7).
- Paisaje de fragmentos sin corredor (SC).- Consistió de dos fragmentos de selva relativamente grandes separados por potreros o parcelas de cultivo (matriz). En este paisaje se instalaron cuatro cámaras en cada uno de estos fragmentos y cuatro cámaras en el área agropecuaria. Se estableció que las cámaras trampas tuvieran una separación de un kilómetro entre ellas (Fig.7).

En las figuras 8 y 9 se muestra como quedaron colocadas las cámaras en el campo siguiendo el diseño de muestreo explicado en la figura 7. Se utilizaron cuatro modelos de trampas cámara (Bushnell trophy cam, Primos truth cam 35, Wildview extreme y CamTracker 35 mm) debido a restricciones en disponibilidad de equipo. Estos modelos se repartieron equitativamente para tratar de evitar que influyera sobre la identidad o número de especies registradas al interior de cada paisaje. Las cámaras se colocaron en las estaciones de muestreo para permanecer por un periodo de 300 días.

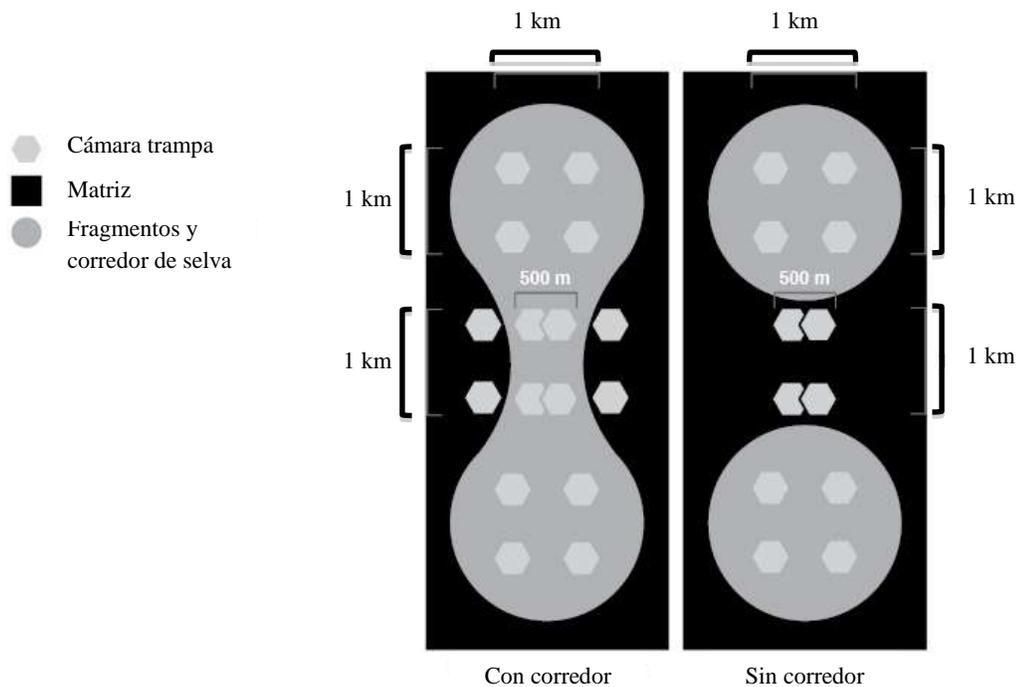


Figura 7. Diseño de muestreo para evaluar el efecto de la configuración del paisaje sobre la comunidad de felinos en la subregión de Marqués de Comillas. Se ubicaron 16 cámaras trampa en el paisaje de fragmentos con corredor y 12 en el paisaje de fragmentos sin corredor.

6.2 Esfuerzo de muestreo

Se completó un total de 1664 días-cámara-trampa en el paisaje con corredor, mientras que para el paisaje de fragmentos sin corredor, solo se lograron acumular 842 días-cámara-trampa ya que se sufrió de robo de equipo (Tabla 2). Las cámaras se programaron para registrar tres imágenes cada vez que eran activadas y para reactivar el sensor de movimiento después de tres segundos (la excepción fueron las cámaras CamTrakker en donde solo se puede registrar una imagen por evento).

Tabla 2. Esfuerzo de muestreo total en días-trampa para cada elemento del paisaje.

Paisaje con corredor		Paisaje de parches aislados	
Elemento del paisaje	Esfuerzo de muestreo	Elemento del paisaje	Esfuerzo de muestreo
Parque Reforma Agraria	527 días-trampa	Parque Pico de Oro	306 días-trampa
Parque A. López Mateos	345 días-trampa	Parque La Corona	368 días-trampa
Matriz	274 días-trampa	Matriz	168 días-trampa
Corredor	518 días-trampa		

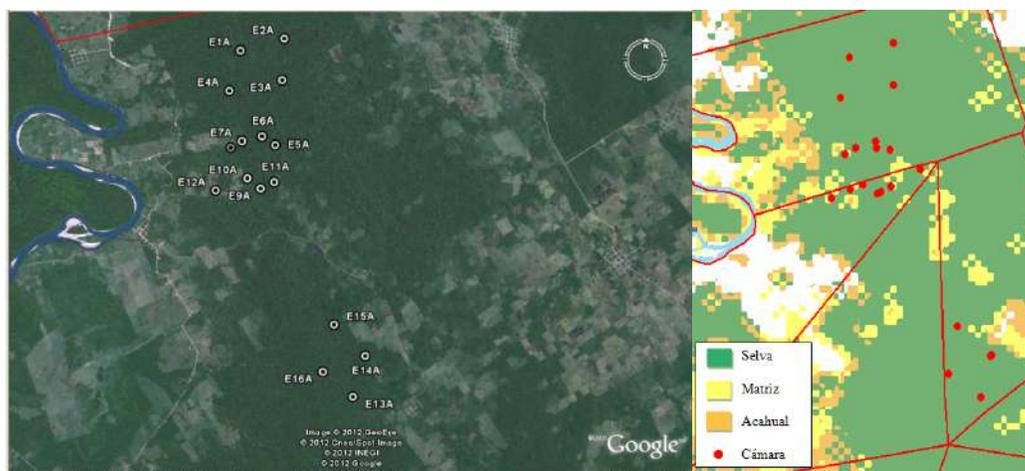


Figura 8. Mapas de la ubicación de las estaciones de fototrampeo en el paisaje con corredor, que incluye los ejidos Reforma Agraria y Adolfo López Mateos. A la derecha se pueden ver con el tipo de vegetación en el que se encuentran.



Figura 9 Mapa de la ubicación de las estaciones de fototrampeo en el paisaje sin corredor, incluye los ejidos de Zamora Pico de Oro y La Corona. A la derecha se observa la clasificación de los tipos de vegetación de la zona.

6.3 Análisis espacial de los patrones de deforestación y fragmentación en paisajes en Marqués de Comillas

Para analizar el grado de deforestación y fragmentación de la subregión de Marqués de Comillas, se obtuvo una imagen 2010 del satélite MODIS con una resolución de pixel de 250 m por lado. Los pixeles de esta imagen presentan información sobre el grado de cobertura forestal (0 a 100%) promediada a lo largo de un año. Se reclasificaron los pixeles de esta imagen para hacerlos coincidir con las categorías selva y matriz (pastizales, parcelas, potreros y asentamientos humanos). Esta reclasificación se realizó con el programa ArcMap 9.3 (Hillier, 2007). Posteriormente, se cortó la imagen en 35 cuadros de 100 km², cada uno, que cubrieron la región de Marqués de Comillas y la porción Este de la Reserva de Biosfera Montes Azules. En cada uno de estos paisajes se calcularon las siguientes medidas de deforestación/fragmentación:

- Grado de deforestación, medido como el porcentaje de cobertura nativa perdida (Asumiendo que el paisaje estaba cubierto con selva originalmente).
- Número de fragmentos de selva.
- Tamaño promedio de fragmentos.
- Índice de forma promedio de fragmento. Este índice adquiere un valor de 1 cuando la forma promedio de los fragmentos es circular o cuadrada. El valor aumenta con la irregularidad en la forma de los fragmentos.

Para obtener estas métricas se utilizó la extensión Patch grid para ArcMap 9.3 (Rempel *et al.*, 2012).

6.4 Análisis de la riqueza y abundancia de felinos silvestres

Se hicieron graficas de acumulación especies para comparar la riqueza entre los dos paisajes estandarizando el esfuerzo de muestreo utilizando rarefacción (Gotelli y Coldwell, 2001; Magurran, 2004). Para analizar el grado de similitud de las comunidades de felinos presentes en los dos paisajes se calculó el índice de Bray-Curtis.

Para estimar la abundancia relativa de cada especie se calcularon dos índices, el IAR_1 y el IAR_2 . El IAR_1 mide el esfuerzo de muestreo que se requiere para obtener la primera captura de una especie determinada (Monroy-Vilchis *et al.*, 2007). Por otra parte el IAR_2 estandariza el número de registros en las foto-trampas, para cada especie, por 100 días cámara-trampa (Kelly y Holub, 2008). Se compararon los resultados de ambos índices con pruebas de t pareadas. Para asegurarnos de cumplir con el supuesto de normalidad que se debe cumplir para utilizar las pruebas de t se realizó una prueba de normalidad de Shapiro.

Los valores del IAR_2 se compararon con los calculados por Azuara (2005) dentro de la Reserva de Montes Azules, que representa la selva bien conservada. Para poder hacer esta comparación los valores de IAR_2 calculados por Azuara se estandarizaron a 100 días-cámara-trampa en lugar de 1000 días-cámara-trampa. Se combinaron los valores que Azuara obtuvo para temporada de secas y de lluvias, para obtener un solo estimador de IAR_2 por especie. Para realizar estas comparaciones se realizaron pruebas de t pareadas.

7. RESULTADOS

7.1 Análisis espacial de los patrones de deforestación y fragmentación en paisajes en Marqués de Comillas

Existió una fuerte variación en los niveles de fragmentación y deforestación obtenidos en los paisajes analizados. El mayor contraste se observó entre los que se encontraban ubicados dentro de la reserva Montes Azules y los ubicados en Marqués de Comillas (Tabla 3). Asumiendo que originalmente, tanto Montes Azules como Marqués de Comillas, presentaban una cobertura de selva de 100%, se tiene que en Marqués de Comillas los paisajes analizados han perdido en promedio un 62.8% de su cobertura de selva (Tabla 3). Contrariamente, en Montes Azules se ha perdido solo un 0.45 % en promedio de la cobertura nativa (Tabla 4). Asimismo, el número de fragmentos por paisaje varió en Marqués de Comillas desde solo dos fragmentos de selva hasta 43. Por su parte, el tamaño de fragmento más común en Marqués de Comillas tuvo una extensión menor a 1 km² (Tabla 3, Fig. 10). En Montes Azules debido a la amplia cobertura de selva los fragmentos fueron inexistentes o de gran tamaño (Tabla 4).

Se encontró que el paisaje con corredor, donde se colocaron las cámaras trampa, tuvo una cobertura de selva de 48.8%, mientras que el paisaje sin corredor tuvo una cobertura de 32.8% (Tabla 3). Asimismo, se encontró que el tamaño promedio de fragmento fue casi tres veces mayor en el paisaje con corredor que en el paisaje sin corredor (Tabla 3). En contraste, se encontraron diferencias marcadas entre los paisajes, en términos de número de fragmentos (26 vs 14). No se observaron diferencias en el índice de forma promedio de los fragmentos (IFP) (Tabla 3).

Tabla 3. Valores obtenidos en el análisis espacial de paisajes de 100 km² en Marqués de Comillas (MC). Se muestran los valores específicos para los cuadrantes que contienen el paisaje con corredor (CC) y sin corredor (SC). Se muestran valores del porcentaje de pérdida (% matriz). El número de fragmentos de selva, el tamaño promedio de fragmento (TPP) con su desviación estándar y el índice de forma promedio (IFP).

Paisaje	% Matriz	Nº Fragmentos	TPP	Desv. Est.	IFP
CC	51.22	14	3.38	11.53	1.6
SC	67.23	26	1.21	3.24	1.41
MC1	54.84	22	2.00	8.03	1.38
MC2	34.4	10	6.35	12.86	1.74
MC3	64.03	24	1.47	5.10	1.3
MC4	79.18	28	0.74	2.48	1.5
MC5	25.96	2	35.96	50.53	2.25
MC6	69.61	23	1.26	3.95	1.37
MC7	71.77	30	0.89	2.65	1.27
MC8	86.26	33	0.42	0.61	1.32
MC9	77.83	32	0.68	1.56	1.35
MC10	65.33	35	0.95	2.94	1.33
MC11	81.83	30	0.58	1.55	1.48
MC12	56.84	20	2.10	6.53	1.43
MC13	31.04	12	5.57	18.93	1.28
MC14	32.29	6	10.97	26.45	1.61
MC15	67.33	32	1.00	4.47	1.33
MC16	85.02	43	0.32	0.50	1.35
MC17	71.77	24	1.16	2.46	1.36
MC18	76.15	40	0.58	1.30	1.35
MC19	69.71	32	0.95	1.93	1.43
MC20	43.1	15	3.68	13.33	1.43
MC21	86.32	41	0.32	0.54	1.25
MC22	69.82	32	0.89	2.51	1.39
MC23	51	18	2.63	10.10	1.53
Promedio	62.80	24.96	3.44		1.44
Desv. Est.	18.08	10.84	7.19		0.20

Tabla 4. Valores obtenidos en el análisis espacial en Montes Azules. Se muestran valores del porcentaje de pérdida (% matriz). El número de fragmentos de selva (N° P), el tamaño promedio de fragmento (TPP) con su desviación estándar y el índice de forma promedio (IFP).

Paisaje	% Matriz	N° P	TPP	Desv. Est.	IFP
MA1	1.3	2	47.93	67.41	1.16
MA2	0	1	97.07	0	1.00
MA3	0.54	2	48.27	68.20	1.00
MA4	0.27	1	96.81	0	1.12
MA5	0.05	1	97.02	0	1.02
MA6	0.11	1	96.97	0	1.04
MA7	1.3	2	47.91	67.68	1.09
MA8	0	1	97.07	0	1.00
MA9	0.97	1	96.13	0	1.25
MA10	0	1	97.07	0	1.00
Promedio	0.45	1.3	82.23		1.07
Desv. Est.	0.54	0.48	23.59		0.09

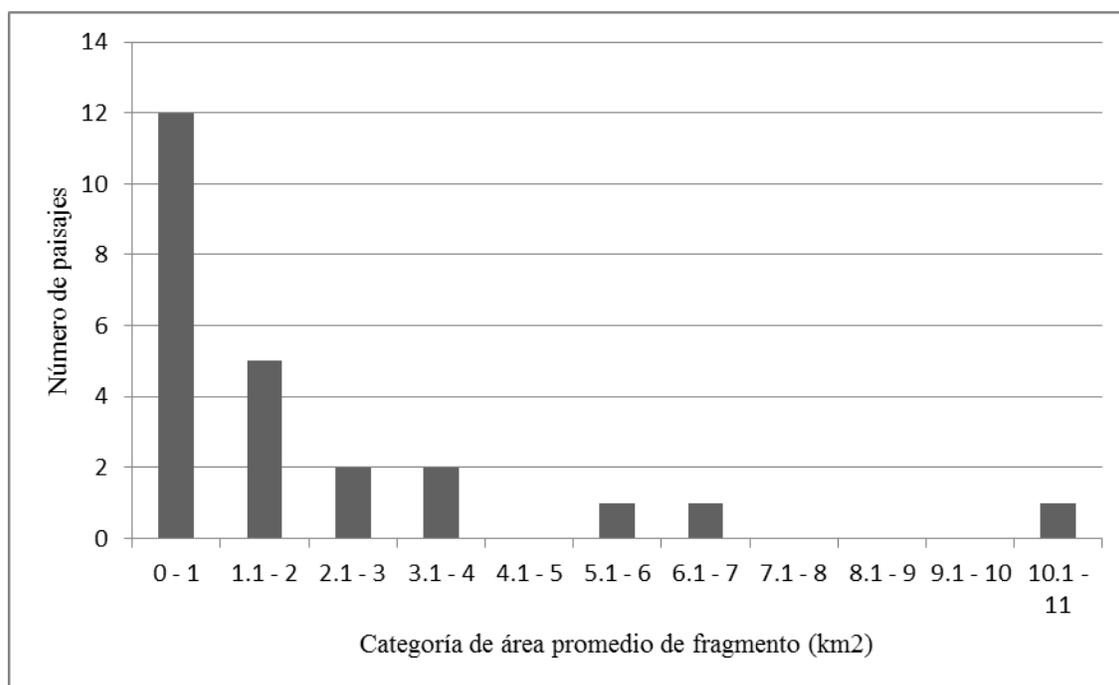


Figura 10. Tamaño promedio (área) de los fragmentos de selva por paisaje en Marqués de Comillas.

7.2 Análisis de la riqueza y abundancia de felinos silvestres

Se obtuvieron registros de las cinco especies de felinos en el paisaje con corredor (Fig. 11), mientras que en el paisaje de fragmentos no conectados solo se registraron dos de las especies (Tabla 5, Fig. 12). Aun estandarizando el por el esfuerzo de muestreo el contraste entre los dos paisajes fue evidente de acuerdo a lo observado en la curva de acumulación de especies y la ausencia de traslape en sus intervalos de confianza de 95% (Fig. 13). En concordancia con los resultados anteriores la similitud entre ambos paisajes fue baja (índice de Bray-Curtis = 0.22). Solo se compartieron dos especies: *L. pardalis* y *P. yagouaroundi*.

Tanto en el caso del IAR₁ como del IAR₂, la abundancia de *P. yagouaroundi* fue mayor en el paisaje sin corredor que en el paisaje con corredor. Por lo contrario los valores de ambos estimadores fueron menores en el paisaje sin corredor para *L. pardalis* (Fig. 13 y Fig. 14).

Al comparar los valores obtenidos del IAR₂ para el paisaje sin corredor y con corredor, no se encontró diferencia significativa ($t = 2.4241$, g.l. = 4, $p = 0.0724$). Cuando se compararon las capturas obtenidas en la matriz con aquellas obtenidas en selva se encontró una diferencia significativa en los IAR₂ ($t = 2.1433$, g.l. = 4, $p = 0.0494$).

En general los valores de los IAR₁ e IAR₂ indicaron que la abundancia de las especies registradas fue menor en los dos paisajes evaluados que en el interior de la reserva de Montes Azules de acuerdo a la comparación con los datos obtenidos por Azuara (2005) (Fig. 13 y Fig. 14). La única excepción fue el caso de *P. yagouaroundi* que resulto en los dos paisajes tuvo un valor de IAR₂ mayor que el correspondiente dentro de Montes Azules. Se encontró diferencia significativa para el IAR₁ entre Montes Azules y el paisaje con corredor ($t = -3.4158$, g.l. = 4, $p = 0.0268$). En lo que respecta al IAR₂, al comparar Montes Azules con el paisaje con corredor, se encontraron diferencias significativas marginales ($t = 2.0354$, g.l. = 4, $p = 0.0558$). Al comparar el paisaje sin corredor y Montes Azules se encontró diferencia significativa marginal en el IAR₂ ($t = -2.6464$, g.l. = 4, $p = 0.0572$). Las diferencias entre los índices de abundancia de ambos sitios se adaptan a la distribución normal de acuerdo con la prueba de Shapiro ($p > .05$).



Figura 10. Especies registradas en el sitio con corredor. A: *Puma concolor*, B: *Panthera onca*; C: *Leopardus pardalis* y D: *Leopardus wiedii*.



Figura 11. Capturas obtenidas en el sitio sin corredor. A: *P. yagouaroundi* y B: *L. pardalis*.

Tabla 5. Número de capturas en cada elemento del paisaje. Se muestran los valores de la suma de las capturas de los dos paisajes de estudio.

Especie	N° C por especie			
	Corredor	Parche	Matriz	
<i>L. pardalis</i>		5	4	0
<i>L. wiedii</i>		0	3	0
<i>P. onca</i>		0	2	0
<i>P. concolor</i>		2	0	0
<i>P. yagouaroundi</i>		2	1	0

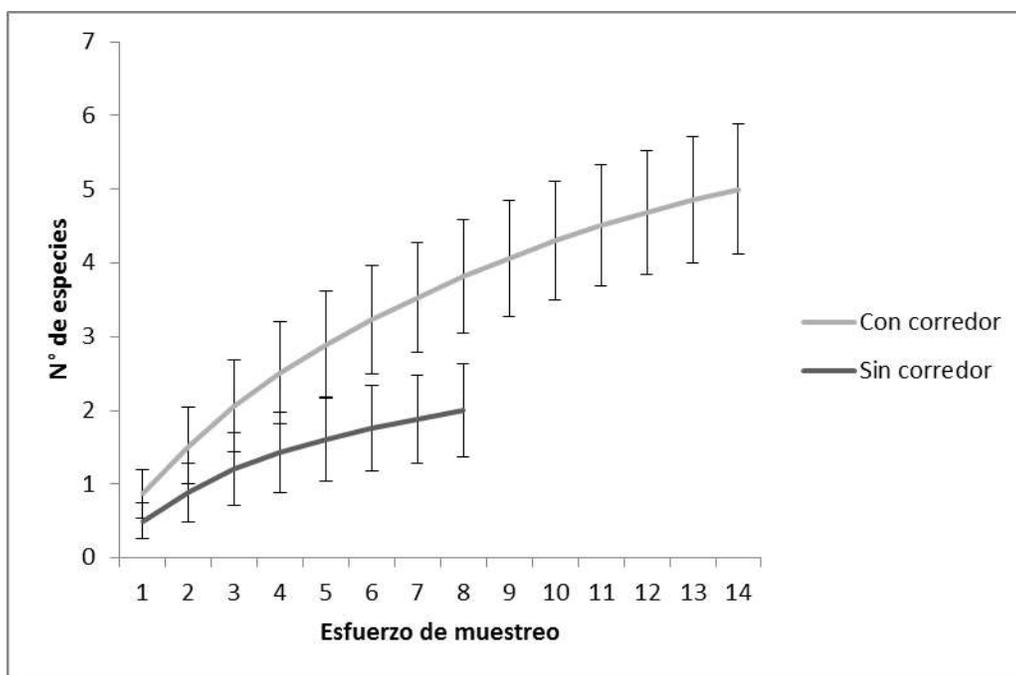


Figura 12. Curvas de acumulación de especies para los paisajes con y sin con corredor. El esfuerzo de muestreo está dividido en muestras de 120 días-cámara-trampa.

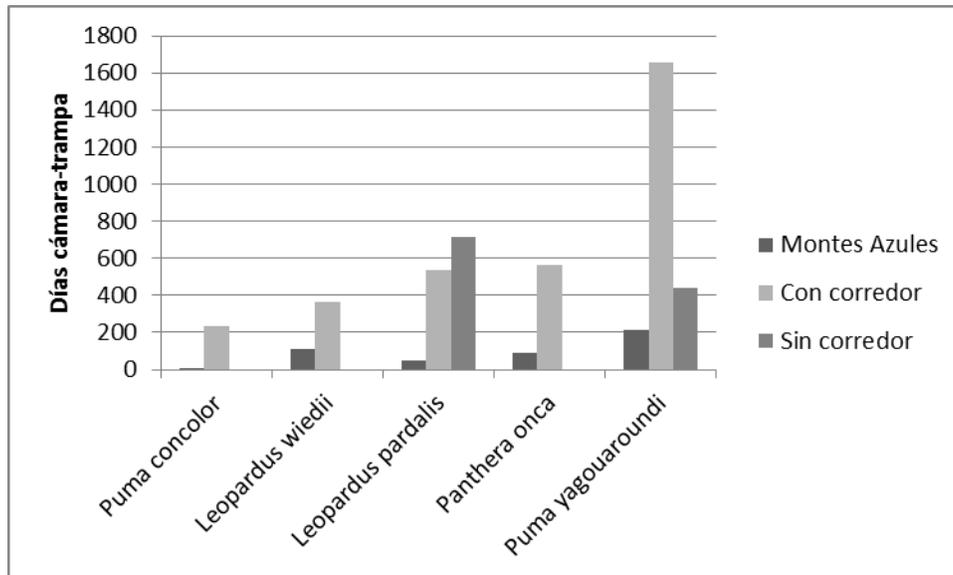


Figura 13. Días-trampa para obtener la primera captura (IAR_1). Se comparan los índices para fragmentos con corredor y sin corredor y los resultados obtenidos por Azuara (2005) en Montes Azules.

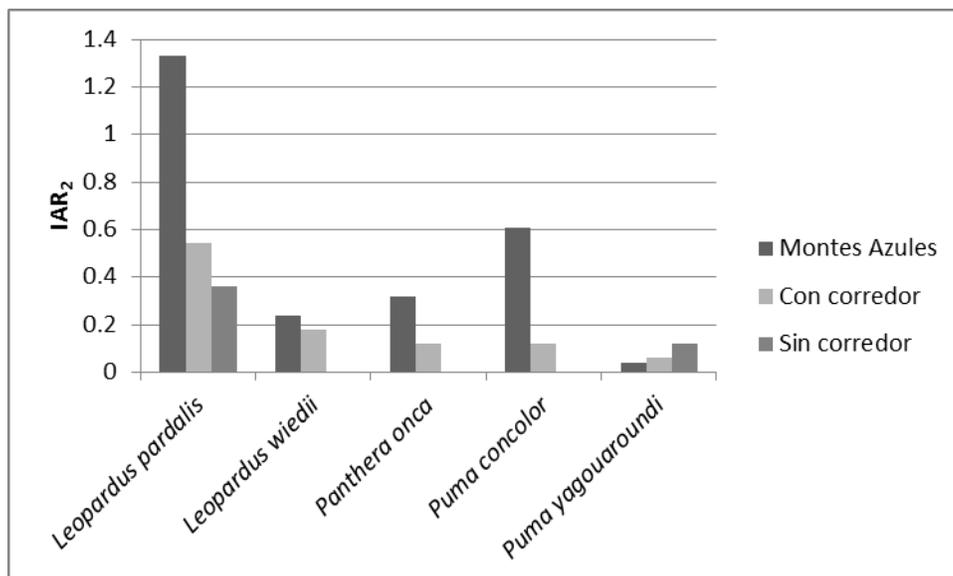


Figura 14. Valores obtenidos para el IAR_2 en Montes Azules (Azuara, 2005) y Marqués de Comillas (sitios con corredor y sin corredor).

8. DISCUSIÓN

Se encontró que la zona de estudio presenta un proceso de deforestación y fragmentación de hábitat muy fuerte, tendencia que se ha sido observada en estudios anteriores para esta zona (Ramírez, 2011; Castillo, 2009; Mendoza y Dirzo 1999). En este sentido, es importante notar que en su estudio Castillo (2009) indica que para el 2005 se había perdido aproximadamente 48% de la cobertura nativa de Marqués de Comillas. En los resultados de este estudio, se encontró que en promedio los paisajes analizados en Marqués de Comillas habían perdido 62.8% de su cobertura. Esto parecería indicar que se ha mantenido el proceso de degradación de la vegetación en esta región. Por otra parte, este estudio encontró la existencia de un contraste muy fuerte en la magnitud de la pérdida de hábitat dentro y fuera de la Reserva de Montes Azules. Este resultado coincide con el observado por Mendoza y Dirzo (1999), lo cual puede ser interpretado como evidencia de que la Reserva de Montes Azules está jugando un papel fundamental en la conservación de hábitats naturales en la región. De esta manera, los resultados de este estudio ponen en evidencia la importancia de contar con estudios periódicos de la dinámica de cambio de uso de suelo para poder evaluar como si su dinámica cambia con el tiempo.

A la par del proceso de pérdida de hábitat es evidente que la región de Marqués de Comillas ha experimentado un marcado proceso de fragmentación. Existe evidencia numerosa que indica que la fragmentación produce una serie de alteraciones en factores bióticos y abióticos que pueden repercutir negativamente sobre la viabilidad de un gran número de especies nativas (Laurance *et al.*, 2002)

En este estudio se encontró evidencia que sugiere que la pérdida y fragmentación de hábitat y su impacto en la configuración del paisaje tiene un efecto sobre las características de la comunidad de felinos. Si bien esta evidencia se puede considerar como de carácter preliminar dado el número reducido de paisajes donde se realizó el trabajo de campo hay una serie de resultados que ameritan su discusión. Los paisajes analizados contrastaron en varios aspectos en términos de su grado de pérdida y fragmentación de hábitat, siendo el paisaje sin corredor el que presentó un mayor grado de deterioro del hábitat. Asociado a esto se encontró que el paisaje sin corredor fue el que presentó una menor riqueza de especies de felinos. En un estudio realizado en esta misma subregión por Garmendía (2013)

en donde se evaluó la relación entre el grado de deforestación y fragmentación de paisajes, definidos a distintas escalas y la riqueza y abundancia de especies de mamíferos medianos y grandes, no se encontró un efecto significativo. Este contraste entre los resultados de este estudio y los de Garmendia puede deberse entre otras cosas a que los felinos pueden ser un grupo particularmente sensible. De esta manera al incluir a toda la variedad de mamíferos medianos y grandes con su amplia variación de atributos de historia de vida se podría dar pie a incluir una variedad más amplia de respuestas a la fragmentación. Otro aspecto que surge en la comparación de este estudio con el de Garmendia es el de la escala de análisis a la que se evalúa la fragmentación y pérdida de hábitat. La definición del tamaño de un paisaje depende en gran medida de la especie analizada. En el caso de este estudio se utilizó un tamaño de paisaje de 100 km² por considerarse que este podría reflejar de manera más cercana la dinámica de cambio de uso de suelo que influye de manera más directa sobre los patrones de presencia y actividad de los felinos. Resulta sin embargo una posibilidad interesante para futuros estudios el incorporar un enfoque similar al de Garmendia en donde se evaluó la deforestación y fragmentación en paisajes de distintos tamaños.

Se sabe que varias especies de carnívoros de tamaño mediano y grande son capaces de utilizar la matriz y los ecotonos para desplazarse (Coronado, 2011; Singleton *et al.*, 2002). Asimismo, existen reportes de algunas especies de felinos que son capaces de utilizar zonas altamente fragmentadas (De la Torre y Medellín, 2011). En este sentido llama la atención que en este estudio se encontró que ciertas especies solo fueron registradas en el paisaje con corredor. El papel que un corredor puede jugar en un paisaje para facilitar la conectividad entre distintas partes del mismo puede ser dependiente de una serie de factores que incluyen la presión humana. En este sentido aunque las especies, en este caso de felinos, puedan en términos de su fisiología y ecología hacer uso de la matriz puede ser el caso que el riesgo que representa el contacto con los humanos los haga concentrar su actividad en áreas con cobertura vegetal más densa donde su presencia puede pasar más fácilmente desapercibida (Wilkie *et al.*, 2011).

La ausencia de jaguar y puma (las dos especies que son más perseguidas por los cazadores) en el paisaje sin corredor puede estar asociada al hecho de que un paisaje con mayor cobertura vegetal ofrece mayor refugio para estas especies. Otros estudios han

documentado que los grandes depredadores son de las primeras especies en desaparecer de los ambientes modificados por los humanos (Haila, 2002; Michalsky y Peres, 2007). Esto se asocia con el hecho de que los depredadores de talla grande puedan representar piezas de cacería muy apreciadas o puedan ser vistos como un mayor riesgo para el ganado (Caso *et al.*, 2008a). Por otra parte, estas especies son las que requieren una mayor extensión de hábitat para mantener poblaciones viables. Por estas razones, especies como el jaguar y el puma requieren particular atención para favorecer su conservación, lo que entre otras cosas requeriría el mantenimiento de una alta conectividad y cobertura vegetal en los paisajes (Grigione *et al.*, 2009).

Las dos especies que se encontraron en el paisaje sin corredor, *L. pardalis* y *P. yagouaroundi*, han sido reportadas en otros estudios como capaces de utilizar vegetación secundaria e incluso en campos de cultivo (Coronado, 2011; Azuara, 2005). De esta manera los resultados de este estudio coinciden en apuntar que estas dos especies pueden tener una mayor capacidad de adaptarse y utilizar las áreas de vegetación transformada. Sin embargo, aun estas especies estuvieron ausentes de la matriz, lo que podría indicar que a pesar de su aparente adaptabilidad, mantienen una preferencia por zonas que si bien transformadas presentan una cubierta vegetal relativamente densa (Coronado, 2011; Domínguez, 2011).

El uso de índices de abundancia relativa ha cobrado fuerte auge debido a que son fáciles de calcular a partir de la información generada por estudios de fototrampeo. Algunos autores han llamado la atención sobre el cuidado que requiere su interpretación, ya que existe la posibilidad de confundir variaciones en la abundancia de especies con variaciones en la capacidad de detectarlas (Harmsen *et al.*, 2010; Tobler *et al.*, 2008). Sin embargo, algunos estudios donde se ha evaluado la relación entre los valores de estos índices y la abundancia de las especies, estimada a partir de métodos independientes, ha encontrado un buen grado de correlación (O'Brien *et al.*, 2011). En este sentido, si bien sería muy deseable contar con estudios que sirvieran para calibrar la efectividad de estos estimadores a nivel de la región analizada en este estudio se asume, con base a los resultados de otros estudios, que su variación refleja diferencias en la abundancia.

La comparación de los datos de abundancia relativa de las especies registradas en los paisajes analizados con los datos obtenidos por Azuara (2005) dentro de la reserva

permiten tener un contexto más amplio para evaluar el estado de conservación de los felinos en esta región. Resulta interesante el hecho que en términos generales las abundancias relativas de las especies registradas fuera de Montes Azules son menores que las registradas dentro de la reserva. Si bien, esto puede estar influido en parte por diferencias en las metodologías utilizadas en ambos estudios también pueden reflejar el hecho de que en términos generales las poblaciones de felinos fuera de la reserva están sujetas a una mayor presión. De nuevo, esto apuntaría hacia la posibilidad de que la Reserva de Montes Azules este jugando un papel crítico en la región para preservar el hábitat y poblaciones nativas.

9. CONCLUSIONES

Existe un proceso muy marcado de degradación del hábitat en la región de Marqués de Comillas que se manifiesta en una gran pérdida de su cobertura forestal y un grado marcado de fragmentación. Los resultados obtenidos indican que parece haber especies que son más sensibles a la perturbación, en este caso la alteración de los paisajes. Asimismo, como *P. yagouaroundi* que parecen ser menos afectados. De mantenerse las tendencias observadas de pérdida y fragmentación del hábitat, existe un fuerte potencial de observar un empobrecimiento de la diversidad de felinos en la región. La Reserva de la Biosfera de Montes Azules parece estar jugando un papel clave en amortiguar el impacto del deterioro de hábitat. Sin embargo, para aumentar las probabilidades de supervivencia de las especies de felinos nativos de la región se requiere de la implementación de una serie de medidas que permitan detener e incluso revertir la pérdida de cobertura forestal y conectividad en los paisajes que se encuentran fuera de la reserva. Una de estas medidas es la protección de elementos clave del paisaje como los corredores de vegetación.

10. LITERATURA CITADA

- Andelman, S. J. y W. F. Fagan. 2000. Umbrellas and flagships: Efficient conservation surrogates or expensive mistakes? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 11 (97): 5954–5959.
- Andrén H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* (71): 355-366.
- 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*). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G. y G. Oliva (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 359-361 pp.
- Aranda, M. 2005b. Tigrillo (*Leopardus wiedii*). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G. y G. Oliva (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 361-362 pp.
- Aranda, M. 2005c. Jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G. y G. Oliva (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 361-362 pp.
- Arizpe, L., F. Paz y M. Velázquez. 1993. Cultura y cambio global: percepciones sociales sobre la deforestación en la Selva Lacandona. Ed. Miguel Angel Porrúa. Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, UNAM. 230 pp.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martinez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Azuara, D. 2005. Estimación de abundancia de mamíferos terrestres en una zona de la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. 150 pp.
- Baillie, J. E. M., J. Griffiths, S. T. Turvey, J. Loh y B. Collen. 2010. Evolution lost: Status and trends of the world's vertebrates. Zoological society of London, United Kingdom. 95 pp.
- Bailey, S. 2007. Increasing connectivity in fragmented landscapes: An investigation of evidence for biodiversity gain in woodlands. *Forest ecology and management* 238:7-23.
- Beier, P. 1995. Dispersal of juvenil cougars in fragmented habitat. *The Journal of Wildlife Management* 59(2): 228-237.
- Borrvall, C. y B. Ebenman. 2006. Early onset of secondary extinctions in ecological communities following the loss of top predators. *Ecology Letters* (9): 435–442.

Broquet, T., Ray, N., Petit, E., Fryxell, J. M. y Burel, F. 2006. Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). *Landscape Ecology* 21(6): 877-889.

Bustamante, A. 2008. Densidad y uso de hábitat por los felinos en la parte sureste del área de amortiguamiento del Parque Nacional Corcovado, península de Osa, Costa Rica. Tesis de maestría. Universidad Nacional. Sistema de estudios de postgrado. Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Heredia, Costa Rica. 142 pp.

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.

Cardillo, M., G. M. Mace, K. E. Jones, J. Bielby, O. R. P. Bininda-Emonds, W. Sechrest, C. D. L. Orme y A. Purvis. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309: 1239-1241.

Carvajal-Villareal, S., A. Caso, P. Downey, A. Moreno, M. E. Tewes y L. I. Grassman Jr. 2012. Spatial patterns of the margay (*Leopardus wiedii*; Felidae, Carnivora) at “El Cielo” Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico. *Mammalia* 76: 237-244.

Caso, A. 2007. Situación actual del jaguar en el estado de Tamaulipas. En: Ceballos, G., C. Chávez, R. List y H. Zarza (Eds). 2007. Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 19-24 pp.

Caso, A., C. Lopez-Gonzalez, E. Payan, E. Eizirik, T. de Oliveira, R. Leite-Pitman, M. Kelly y C. Valderrama. 2008a. *Leopardus pardalis*. UICN Lista roja de especies amenazadas. Versión 2011.2. En: www.iucnredlist.org. Consultada el 12 Noviembre del 2011.

Caso, A., C. Lopez-Gonzalez, E. Payan, E. Eizirik, T. de Oliveira, R. Leite-Pitman, M. Kelly y C. Valderrama. 2008b. *Puma yagouaroundi*. UICN Lista roja de especies amenazadas. Versión 2012.1. En: www.iucnredlist.org. Consultada el 09 de Agosto del 2012.

Caso, A., C. Lopez-Gonzalez, E. Payan, E. Eizirik, T. de Oliveira, R. Leite-Pitman, M. Kelly y C. Valderrama. 2008c. *Panthera onca*. UICN Lista roja de especies amenazadas. Versión 2011.2. En: www.iucnredlist.org. Consultada el 12 de Noviembre del 2011.

Castillo, M. A. 2009. Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: Un estudio de caso en Marqués de Comillas. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. 123 pp.

Ceballos, G., C. Chávez, A. Rivera y C. Manterola. 2002. Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. En: Medellín, R. A. El jaguar en el nuevo milenio. Fondo De Cultura Económica USA. 403-418 pp.

Challenger, A. y J. Soberón, 2008. Los ecosistemas terrestres, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México. 87-108 pp.

Chávez, J. C. 2005. Puma (*Puma concolor*). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G. y G. Oliva (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Págs. 364-366.

Chávez, J. C., M. Aranda y G. Ceballos. Jaguar (*Panthera onca*). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G. y G. Oliva (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 367-370 pp.

Cinta-Magallón, C. C., C. R. Bonilla-Ruz, I. Alarcón-D. y J. Arroyo-Cabrales. 2012. Dos nuevos registros de margay (*Leopardus wiedii*) en Oaxaca, México, con datos sobre hábitos alimentarios. Cuadernos de Investigación UNED 4(1): 33-40.

Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres. 2011. Apéndices I, II y III. En: <http://www.cites.org/esp/app/2011/S-Dec22.pdf>. Consultada el 16 de Diciembre del 2011.

Coronado, W. P. 2011. Distribución geográfica y ecológica del jaguarundi (*Puma yagouarundi*) en el estado de San Luis Potosí, México. Tesis de maestría. Colegio de Posgraduados. Institución de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas. Texcoco, Edo. De México. 69 pp.

Crawshaw, P.G.Jr. y H.B. Quigley. 2002. Hábitos alimentarios del jaguar y el puma en el Pantanal, Brasil, con implicaciones para su manejo y conservación. En: Medellín R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J.G. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (eds.). El jaguar en el Nuevo Milenio: Una evaluación de su estado, detección de prioridades y recomendaciones para la conservación de los jaguares en América. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. México D.F. 223-236 pp.

Crooks, K. R. 2002. Relative Sensitivities of Mammalian Carnivores to Habitat Fragmentation. *Conservation Biology* 2(16): 488-502.

Cuarón, A. D. 2000. Effects of land-cover changes on mammals in a neotropical region: a modeling approach. *Conservation Biology* 14 (4): 1676-1692.

Davic, R. D. 2003. Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept. *Conservation Ecology* 7(1): 11.

De Cassia, R., A. F. Rosa, A. Gatti y S. L. Mendes. 2011. Diet of margay, *Leopardus wiedii*, and jaguarundi, *Puma yagouarundi*, (Carnivora: Felidae) in Atlantic Rainforest, Brazil. *Zoología* 28 (1): 127-132.

De la Torre, J. A. y R. A. Medellín. 2011. Jaguars *Panthera onca* in the Greater Lacandona Ecosystem, Chiapas, Mexico: population estimates and future prospects. *Fauna & Flora International. Oryx* 45(4), 546-553.

De Oliveira, T. 1998. *Leopardus wiedii*. *Mammalian Species* 579:1-6.

Díaz-Gallegos J. R., J. F. Mas y A. Velázquez. 2008. Monitoreo de los patrones de deforestación en el corredor biológico mesoamericano, México. *Interciencia* 12 (33): 882-890.

Dirzo, R. y P. H. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual review environmental resource* 28:137–167.

Domínguez, E. 2011. Disponibilidad y conectividad de hábitat, y viabilidad poblacional para los felinos silvestres de la Selva Lacandona. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. 61 pp.

Dotta, G., D. Queirolo y A. Senra. 2007. Distribution and conservation status of small felids on the Uruguyan savanna ecoregion, southern Brazil and Uruguay. En: J. Hughes and R. Mercer (eds.), *Felid Biology and Conservation Conference 17-19 September: Abstracts*, pp. 105. WildCRU, Oxford, UK.

Doughty, R y N. Myers. 1971. Notes of the amazon wildlife trade. *Biological Conservation* 3:293-297.

Eizirik, E., J. Kim, M. Menotti-Raymond, P. G. Crawshaw, S. J. O'Brien y W. E. Johnson. 2001. Phylogeography, population history and conservation genetics of jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). *Molecular Ecology* (10): 65–79.

Forman, T. T. R. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10(3): 133-142.

Forman, R. y M. Godron. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley and Sons, Nueva York.

García-Alaniz, N., E. J. Naranjo y F. F. Mallory. 2010. Human-felid interactions in three Mestizo communities of the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico: Benefits, conflicts and traditional uses of species. *Human Ecology* (38): 451-457.

Garmendia, A. 2013. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la diversidad de mamíferos terrestres en la Selva Lacandona, Chiapas: Una aproximación paisajística. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. 45 pp.

González, Y. 2001. *Animales y plantas en la cosmovisión mesoamericana*. Ed. Plaza y Valdes. 322 pp.

Gotelli, N. J. 1991. Metapopulation models: The rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *The American Naturalist* 138(3):768-776.

Gotelli, N.J. & R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparisons of species richness. *Ecological Letters*, (4): 379-391.

Grigione, M. M., K. Menke, C. López-González, R. List, A. Banda, J. Carrera, R. Carrera, A.J. Giordano, J. Morrison, M. Sternberg, R. Thomas y B. Van Pelt. 2009. Identifying potential conservation areas for felids in the USA and Mexico: integrating reliable knowledge across an international border. *Fauna & Flora International, Oryx* 43(1): 78–86.

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 (2): 189-199.

- Harmsen, B. J., R. J. Foster, S. Silver, L. Ostro y C. P. Doncaster. 2010. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: a case study from Belize. *Biotropica* 42(1): 126–133.
- Hillier, A. 2007. ArcGIS 9.3 manual. Selected Works. University of Pensilvania. 113 pp.
- Hilty, J. A. y A. M. Merenlender. 2004. Use of riparian corridors and vineyards by mammalian predators in northern California. *Conservation Biology* 18(1): 126-135.
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática). 2010. Censo de población y vivienda 2010. Localidades y su población por municipio según tamaño de localidad (www.inegi.gob.mx).
- Instituto Nacional de la Biodiversidad (INBio). Especies de Costa Rica. En: <http://darnis.inbio.ac.cr>. Consultada en 21 de Agosto del 2013.
- Iwokrama. Carnívoros. <http://www.iwokrama.org/mammals/guides/carn1.html>. Consultada el 14 de Septiembre del 2013.
- Johnson, C. N., J. L. Isaac y D. O. Fisher. 2007. Rarity of top predator triggers continent-wide collapse of mammal prey: dingoes and marsupials in Australia. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 341-346.
- Jones, M. E., Paetkau, D., Geffen, E. y Moritz, C. 2004. Genetic diversity and population structure of Tasmanian devils, the largest marsupial carnivore. *Molecular Ecology* (13): 2197–2209.
- Kautz, R., R. Kawula, T. Hctor, J. Comiskey, D. Jansen, D. Jennings, J. Kasbohm, F. Mazzotti, R. McBride, L. Richardson y K. Root. 2006. How much is enough? Landscape scale conservation for the Florida panther. *Biological Conservation* 130: 118-133.
- Kelly, M. J. y E. L. Holub. 2008. Camera Trapping of Carnívoros: Trap success among camera types and across species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northeastern Naturalist* 15(2):249–262.
- Konecny, M. J. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. *Advances in neotropical mammalogy* 243-264.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. H. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S.G. Laurance y E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of amazonian forest fragments a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16 (3): 605-618.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Biodiversity*. Blackwell Publishing. Australia. 256 pp.
- Mendoza, E. y R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8: 1621–1641.
- Medellín, A. R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation biology* 8(3):780-799.

- Michalsky, F. y C. A. Peres. 2007. Disturbance-mediated mammal persistence and abundance-area relationships in amazonian forest fragments. *Conservation Biology* 21(6): 1626–1640.
- Miller, B., B. Dugelby, D. Foreman, C. Martínez, R. Noss, M. Phillips, R. Reading, M. E. Soulé, J. Terborgh y L. Willcox. 2001. The importance of large carnivores to healthy ecosystems. *Endangered species update* 18 (5): 202-210.
- Monroy-Vilchis, O., C. Rodríguez-Soto, M. Zarco-González y V. Urios. 2007. Distribución, uso de hábitat y patrón de actividad de puma y jaguar en el Estado de México. Reporte.
- Muench, C. E. 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. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. 73 pp.
- Murray, J. L. y G. L. Gardner. 1997. *Leopardus pardalis*. *Mammalian species* (548): 1-10.
- O'Brien, T. G. 2011. Abundance, density and relative abundance: a conceptual framework. En: O'Connell A. F., J. D. Nichols y K. U. Karanth (Eds.). *Camera Traps in Animal Ecology*. Springer. Pp. 71-96.
- Ortega, E., I. Castillo y T. F. Carmona. 1991. Anatomía de la madera de 26 especies de la Selva Lacandona, Chiapas. *La madera y su uso* 26 (3). 202 pp.
- Ortiz-Espejel, B. y V. M. Toledo. 1998. Tendencias en la deforestación de la Selva Lacandona (Chiapas, México): El caso de Las Cañadas. *Interciencia* 23 (6): 318-327.
- Petracca, L. 2010. Use of site occupancy modeling to delineate a jaguar corridor in southern Belize. Proyecto para maestría en manejo ambiental. Nicholas School of the Environment of Duke University. 50 pp.
- Payan, E., E. Eizirik, T. de Oliveira, R. Leite-Pitman, M. Kelly y C. Valderrama. 2008. *Leopardus wiedii*. UICN Lista roja de especies amenazadas. Version 2011.2. En: www.iucnredlist.org. Consultada el 12 Noviembre del 2011.
- Peres, C. A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation biology* 15(6): 1490-1505.
- Ramírez, D. L. 2011. Escenarios de cambio de cobertura y uso del suelo en el Corredor Biológico Mesoamericano – México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Facultad de Biología. Morelia, Michoacán. 102 pp.
- Ramírez-Mejía, D., G. Cuevas y E. Mendoza. 2011. Escenarios de cambio de cobertura y uso del suelo en el Corredor Biológico Mesoamericano-México. Memorias de la XIX reunión SELPER-México. Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental. Morelia, Michoacán, México. P. 410.
- Ramírez, O. E. y C. A. López. 2007. En: Ceballos, G., C. Chávez, R. List y H. Zarza (Eds). 2007. *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas*. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 41-50 pp.

- Retana, G. O. y C. Lorenzo. 2002. Lista de los mamíferos terrestres de Chiapas: Endemismo y estado de conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (85): 25-49.
- Rempel, R.S., D. Kaukinen. y A.P. Carr. 2012. Patch Analyst and Patch Grid. Ontario Ministry of Natural Resources. Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, Ontario.
- Roemer, G. W., M. E. Gompper y B. Van Valkenburgh. 2009. The ecological role of mammalian mesocarnivore. *BioScience* 59 (2): 165-173.
- Rowcliffe, J. M., C. Carbone, P. A. Jansen, R. Kays y B. Kranstauber. 2011. Quantifying the sensitivity of camera traps: an adapted distance sampling approach. *Methods in Ecology and Evolution* 2 (5): 464–476.
- Sanderson, E. W., K. H. Redford, C. B. Chetkiewicz, R. A. Medellín, A. R. Rabinowitz, J. G. Robinson y A. B. Taber. 2002. Planning to save a species: The jaguar as a model. *Conservation biology* 16 (1): 58-72.
- Salom-Pérez, R., E. Carrillo, J.C. Sáenz y J.M. Mora. 2007. Critical condition of the jaguar *Panthera onca* population in Corcovado National Park, Costa Rica. *Oryx* 41 (1): 51-56.
- Sergio, F., T. Caro, D. Brown, B. Clucas, J. Hunter, J. Ketchum, K. McHugh y F. Hiraldo. 2008. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 1-19.
- Singleton, P. H., W. L. Gaines y J. F. Lehmkuhl. 2002. Landscape Permeability for Large Carnivores in Washington: A Geographic Information System Weighted-Distance and Least-Cost Corridor Assessment. Research paper. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 89 p.
- Singleton, P. H. y J. F. Lehmkuhl. 2001. Using weighted distance and least-cost corridor analysis to evaluate regional-scale large carnivore habitat connectivity in Washington. Road Ecology Center, John Muir Institute of the Environment, UC Davis.
- Sunquist, M. E. 1992. The ecology of the ocelot: the importance of incorporating life history traits into conservation plans. *Memorias del simposio organizado por Fudeci*, 1991:117-128.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24(2b): 283-292.
- Tobler, M. W., S. E. Carrillo-Percestequi, R. Leite Pitman, R. Mares y G. Powell. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11: 169–178.
- Turner I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. *Journal of applied ecology* 33 (2): 200-209.
- Valverde, M. 1996. Jaguar y chamán entre los mayas. *Alteridades* 6(12):27-31.
- 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.

Velazco, J. 2004. Cosmovisión y deidades prehispánicas de la tierra y el agua en los pueblos del Papaloapan veracruzano. Ed. La Palabra y el hombre. pp 41-64.

Wilkie, D. S., E. L. Bennett, C. A. Peres y A. A. Cunningham. 2011. The empty forest revisited. *Annals of the New York Academy of Science* 1223: 120–128

Zeller, K. A., K. McGarigal y A. R. Whiteley. 2012. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* 27 (6):777-797.