



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales

Conectividad de las poblaciones de jaguar (*Panthera
onca*) en el noroeste de México

Tesis

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias-Recursos Bióticos

Presenta

Biól. Daniela Valera Aguilar

Dirigido por:

Dr. Carlos Alberto López González
Dr. Christian Kampichler

Santiago de Querétaro, Junio del 2010



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Maestría en Recursos Bióticos

CONECTIVIDAD DE LAS POBLACIONES DE JAGUAR (*Panthera onca*)
EN EL NOROESTE DE MÉXICO

TESIS

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de
Maestro en Ciencias-Recursos Bióticos

Presenta:

Biól. Daniela Valera Aguilar

Dirigido por:

Dr. Carlos Alberto López González
Dr. Christian Kampichler

SINODALES

Dr. Carlos Alberto López González
Presidente

Dr. Robert W. Jones
Secretario

Dr. Christian Kampichler
Vocal

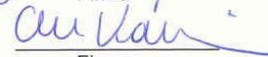
Dr. Oscar Ricardo García Rubio
Suplente

Dra. Karina Acevedo Whitehouse
Suplente

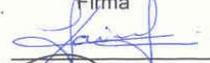
Biól. Jaime Angeles Angeles
Director de la Facultad


Firma


Firma


Firma


Firma


Firma


Dr. Luis Gerardo Hernández Sandoval
Director de Investigación y Posgrado

Centro Universitario
Querétaro, Qro. México
Junio del 2010

RESUMEN

El establecimiento de corredores biológicos y eslabones son una estrategia para conservar la conectividad en poblaciones de grandes carnívoros que habitan en paisajes fragmentados y requieren extensas áreas de actividad. En el noroeste de México, se desconoce el grado de conectividad entre las poblaciones de jaguar y no se han identificado eslabones para conservar dicha conectividad, por ello se propuso 1) simular y analizar la dispersión del jaguar en las poblaciones, y 2) identificar los eslabones potenciales que promueven la conectividad entre ellas. La dispersión se simuló en el programa SAMT (Spatial Analysis and Modeling Tool) aplicando un Modelo de Movimientos Basados en Individuos. Los jaguares virtuales se dispersaron en un paisaje de hábitat disponible desarrollado mediante la teoría de conjuntos difusos usando variables de elevación, tipos de uso de suelo, densidad de ganado y huella humana. Los eslabones fueron identificados usando Arcview v3.2. Los resultados de los modelos sugieren que los jaguares virtuales respondieron a la disponibilidad de hábitat, mostrando diferencias entre sexos y poblaciones en el proceso de dispersión. Las hembras invirtieron un tiempo promedio de 503.7 (S.D. 83.9) días en la dispersión, y los machos 1,084 (S.D. 62) días. La distancia promedio lineal recorrida por hembras fue de 62.31 (S.D. 31.13) km y por machos 106.04 (S.D. 41.45) km. La mayoría de los jaguares virtuales de las poblaciones del sur y centro (Quirego y Bacatete) se movieron hacia el norte (Rayleigh Z: 3984.34, $P < 0.001$) y noreste respectivamente (Rayleigh Z: 3692.42, $P < 0.001$), mientras que los de la población del centro-este (Sahuaripa) se movieron al azar (Rayleigh Z: 285.94, $P: 0.522$). Se identificaron eslabones que conectan las tres poblaciones en la región de Yecora, y se asume que son áreas importantes para su conectividad por el bajo éxito de inmigración que se estimado en las poblaciones más lejanas. Se propone evaluar la presencia del jaguar en los eslabones identificados para promover en un futuro cercano su protección legal.

(Palabras claves: conectividad, jaguar, eslabones, dispersión, modelo basado en individuos, grandes carnívoros).

ABSTRACT

The establishment of biological corridors and linkages has been proposed as a strategy for the connectivity conservation of large carnivore populations that live in highly fragmented landscapes and that require extensive home ranges. Because the degree of connectivity between three known jaguar populations is unknown in northwest Mexico and linkages among populations have not yet been detected, I conduct this study with two main objectives: 1) simulate jaguar dispersal for all known populations of northwest Mexico, and 2) identify potential linkages that promote connectivity between these populations. Dispersal was simulated with SAMT (Spatial Analysis and Modeling Tool) software package applying an Individual-Based Movement Model. Virtual jaguars disperse in a suitability landscape that included variables of elevation, land use types, cattle density and human impact developed by fuzzy set theory. The linkages were identified using Arcview v3.2. Model results suggested that virtual jaguars responded to habitat permeability, showing differences between sexes and among populations in the dispersal process. Virtual females invested a mean time of 503.7 (S.D. 83.9) days during dispersal and males 1,084 (S.D. 62) days. The mean linear distance travelled by females was 62.31 (S.D. 31.13) km and males travelled 106.04 (S.D. 41.45) km. Females and males from the southern and midwestern populations moved to the north (Rayleigh Test Z: 3984.34, $P < 0.001$) and northeast (Rayleigh Test Z: 3692.42, $P < 0.001$) respectively, while individuals from the mideastern population move randomly (Rayleigh Test Z: 285.94, $P = 0.522$). According to the models, I estimated connectivity between northern and southern populations to be low. I identified linkages that connect all jaguar populations in the Yecora region, and I assumed that this area is critical for the connectivity of jaguar populations because of the low immigration rate identified in models. I therefore proposed to evaluate jaguar presence within the identified linkages to promote early legal protection.

(Key words: connectivity, jaguar, linkages, dispersal, individual based-modelling, large carnivores).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la Universidad Autónoma de Querétaro por la beca otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

Al Comité de Sinodales, por su esmero y profesión en las correcciones y comentarios que realizaron para enriquecer el documento. En especial al Dr. Carlos A. López González por alentarme a dar una milla extra, y al Dr. Christian Kampichler por enseñarme que no existen fronteras para el aprendizaje.

Al Laboratorio de Zoología de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Autónoma de Querétaro, por el préstamo de equipo de cómputo para analizar los resultados.

Al Dr. Ralf Wieland, por su colaboración en el desarrollo del modelo de dispersión empleado.

A Norma Hernández Camacho por todo su apoyo incondicional durante este proyecto, y por ser una gran amiga.

A mi familia y a todas las personas que hicieron esto posible.

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
CONTENIDO	iv
LISTA DE CUADROS	v
LISTA DE FIGURAS	vi
INTRODUCCIÓN	1
CAPITULO 1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA SOBRE LA DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA DEL JAGUAR (<i>Panthera onca</i>)	3
Distribución	3
Hábitos ecológicos	5
Importancia del jaguar en los ecosistemas naturales	10
CAPITULO 2. IDENTIFICACIÓN DE ESLABONES PARA LA CONSERVACION DE LAS POBLACIONES DE JAGUAR EN EL NOROESTE DE MÉXICO	12
Introducción	12
Métodos	14
Resultados	20
Discusión	26
CONCLUSIONES	31
BIBLIOGRAFÍA	32
APÉNDICE	39

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.- Distancia de dispersión del jaguar desde su área natal hasta el establecimiento de su área de actividad según el tipo de ambiente.	7
Cuadro 2.- Densidad de jaguares en diferentes poblaciones a lo largo de su área de distribución.	8
Cuadro 3.- Tamaño promedio del área de actividad del jaguar de acuerdo al tipo de ambiente.	9
Cuadro 4.- Distancia diaria recorrida del jaguar según el tipo de ambiente.	10
Cuadro 5.- Éxito de inmigración del jaguar en las poblaciones del noroeste de México.	22

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.- Análisis geográfico de la distribución actual del jaguar	4
Figura 2.- Ubicación de las tres poblaciones de jaguar en Sonora, México	5
Figura 3.- Área de estudio mostrando la ubicación de las poblaciones de jaguar.	15
Figura 4.- Esquema del desarrollo del modelo de hábitat adecuado para la dispersión del jaguar basado en la teoría de conjuntos difusos.	17
Figura 5.- Distribución de frecuencias de la dirección de movimientos de dispersión realizado por un macho en las tres poblaciones.	21
Figura 6.- Eslabones identificados entre las poblaciones	23-24
Figura 7.- Eslabones identificados para hembras y para machos entre las tres poblaciones.	25

INTRODUCCIÓN

El jaguar es el felino más grande del continente americano y habita en gran variedad de ecosistemas a lo largo de su área de distribución, que abarca desde el suroeste de Estados Unidos hasta el noroeste de Argentina. Hasta 1999, se estimó que las poblaciones de jaguar solo ocupaban el 46% de su área de distribución histórica y que la mayoría de ellas se encontraban rodeadas de hábitats transformados (Sanderson et al, 2002b). En el límite más norteño de su distribución, se sabe que la cacería de control contra depredadores a principios de 1900 casi extirpó al felino en el suroeste de Estados Unidos, reportándose los últimos registros de hembras a mitad del siglo (Brown & López-González, 2001). Desde 1972 se incluyó al jaguar en el Acta de Especies Amenazadas en Estados Unidos, pero fue a partir del avistamiento de dos jaguares machos en el sureste de Arizona en 1996 que se despertó el interés en formar el equipo de Conservación del Jaguar para iniciar proyectos de recuperación de la especie y su hábitat (Hatten et al, 2005; McCain & Childs, 2008).

En la actualidad, existe una discusión si hay o no una población residente en Estados Unidos debido a la falta de registros de hembras, ya que éstas se observan constantemente al noroeste de México en el centro-oeste de Sonora, aproximadamente a 200 km de distancia del borde internacional (López-González & Brown, 2002; Rosas-Rosas, 2006). La presencia de hembras en el centro-oeste de Sonora afirma que es la población reproductiva más norteña, por ello desde el 2003 se protegió legalmente dentro de una reserva privada de 18,000 ha (Naturalia, 2009). Además de esta población, se han identificado dos poblaciones más, en las sierras de Bacatete y Quirego (centro y sureste de Sonora respectivamente), siendo la de Quirego la población menos estudiada (López-González & Brown, 2002).

Se estima que se desconocen alrededor de 31, 800 km² de hábitat susceptible de albergar jaguares en el noroeste de México (Sanderson et al., 2002b), y aún no se ha evaluado si existe conectividad entre las poblaciones ya identificadas y sus implicaciones para su conservación a futuro. Por ello, este estudio pretende aportar nuevos conocimientos sobre la conectividad de las poblaciones de jaguar e identificar sitios que provean conexión entre ellas.

La importancia de evaluar la conectividad radica en que explica el efecto del aislamiento de las poblaciones en su dinámica y sobre todo en el intercambio génico, el cual determina su permanencia a largo plazo. Los primeros estudios que contemplaron la conectividad se basaron en el término de *conectividad estructural* definido como “el grado en que la configuración espacial del hábitat permite el intercambio de individuos de una población a otra” (Taylor et al., 1993). Sin embargo, ha surgido un nuevo concepto de conectividad llamado *conectividad funcional*, el cual considera la capacidad del individuo para moverse en el paisaje, porque se ha comprobado que la conectividad no sólo depende de la estructura del hábitat sino también de la respuesta del organismo a dicha estructura (Taylor et al., 2006).

En este estudio, la conectividad ha sido evaluada usando el concepto de conectividad funcional a través de un Modelo de Movimientos Basados en Individuos (MMBI). Este tipo de modelo simula el proceso de dispersión considerando las variaciones en los individuos (Tracey, 2006) y se ha aplicado con grandes mamíferos como el oso negro y puma para evaluar la conectividad e identificar áreas de conservación (Wiegand et al., 1998; Cramer, 1999). Las ventajas de usar los MMBI son principalmente que: 1) se pueden observar patrones de movimientos y sus diferencias entre los individuos dispersores; 2) en algunas ocasiones es posible obtener resultados sobre la probabilidad de colonización en nuevos sitios según el sexo del individuo; y 3) analiza en un nivel más bajo (individuos) la dinámica de un sistema (poblaciones), logrando obtener información más detallada del proceso de dispersión y por ende de la conectividad de las poblaciones (Grimm, 1999). En el primer capítulo se muestran los parámetros biológicos que intervienen en el comportamiento de dispersión del felino y que fueron empleados en el MMBI, mientras que en el segundo capítulo se presenta el desarrollo de las simulaciones de dispersión, los resultados obtenidos y su evaluación con estudios de campo. Los resultados presentados en este capítulo son una aproximación del comportamiento de los jaguares durante la dispersión y hace inferencias sobre la conectividad real que existe entre las poblaciones, ofreciendo al lector una propuesta de conservación de la conectividad a nivel de paisaje.

CAPÍTULO 1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA SOBRE LA DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA DEL JAGUAR (*Panthera onca*)

El jaguar (*Panthera onca*) es el felino nativo más grande del continente americano, y junto con el tigre, león y leopardo es considerado como uno de los cuatro felinos más grandes del mundo. La importancia de la presencia del jaguar en la naturaleza varía desde su función ecológica como depredador tope, siendo así un indicador del estado de conservación de los ecosistemas, hasta su divinización por las culturas prehispánicas, y la consideración como especie carismática representativa del Neotrópico en las culturas actuales. En este apartado, se presenta la distribución y ecología del felino con el objetivo de sentar las bases de los parámetros ecológicos que se emplean en el modelo de dispersión e identificar las áreas de conectividad entre las poblaciones de jaguar en el noroeste de México.

DISTRIBUCIÓN

Históricamente, los registros fósiles del pleistoceno temprano confirman la presencia de una especie parecida al jaguar en África, Europa, Asia y Norteamérica, la cual se cree comparte parentesco con las especies del género *Panthera*: león, tigre, leopardo y jaguar (Wayne et al., 1989). O'Brien & Johnson, 2007 proponen que en Norteamérica durante la “extinción del pleistoceno”, el rango de distribución del jaguar se contrajo hacia Sudamérica, siendo Bolivia el país donde se localizan los primeros hallazgos fósiles (Wayne et al., 1989). Posteriormente, se cree que el felino migra nuevamente hacia el norte, siendo ésta la distribución histórica más reciente conocida, la cual abarcó desde el sur de Argentina hasta el sur de Estados Unidos, (Nelson & Goldman, 1933; Seymour, 1989). En la actualidad, se estima que las poblaciones de jaguar se encuentran en áreas fragmentadas ocupando el 46% de su distribución histórica entre los límites del suroeste de Estados Unidos hasta el noroeste de Argentina (Sanderson et al., 2002b, Fig. 1).

Debido a la reducción de su área de distribución, se han realizado estudios sobre su estado de conservación a nivel regional y las posibles problemáticas antropogénicas y ambientales que limitan su distribución. Antes de 1999, se poseía poca o nula información

acerca del estado de conservación de las poblaciones de jaguar en México en aproximadamente 31,800 km² al noroeste y 265,000 km² al sur del país (Sanderson et al., 2002b). No obstante, a la fecha se han realizado diversos estudios para conocer su distribución actual y su estado de conservación en gran parte del territorio mexicano.

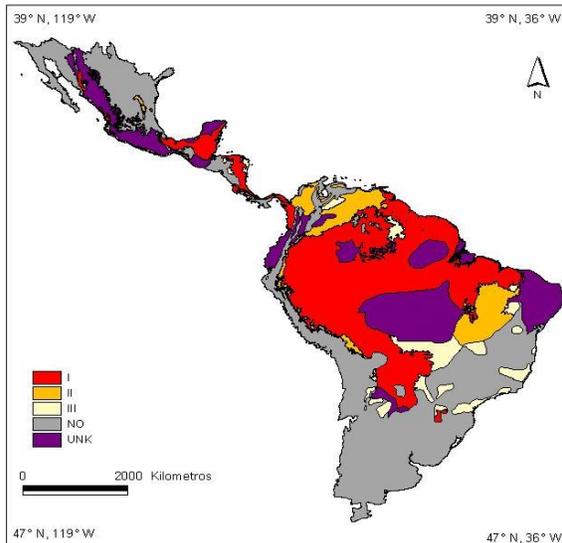


Figura 1. Análisis geográfico de la distribución actual del jaguar. Los símbolos *I*, *II* y *III* muestran la viabilidad a largo plazo de sus poblaciones (alta, mediana y baja). Los símbolos *NO* y *UNK* significan respectivamente las áreas donde está extinto y áreas con poca información acerca de su estado de conservación. Fuente: Sanderson et al., 2002b.

En el sur se sabe que el jaguar está presente en los bosques tropicales de la península de Yucatán y Quintana Roo (Pereira-Lara, 2006; Chávez et al., 2007; Navarro-Serment et al., 2007), en la selva de Calakmul (Ceballos et al., 2002) en las costas del golfo en Campeche y Tabasco (Valera-Aguilar, 2008), en la Sierra Madre de Chiapas (Azuara & Medellín, 2007; Cruz et al., 2007), y en los Chimalapas, Oaxaca (Lira-Torres & Ramos-Fernández, 2007). En el centro del país, la distribución del jaguar se bifurca en la Sierra Madre Oriental y Sierra Madre Occidental extendiéndose hacia el norte del país (Sanderson et al., 2002b). En la Sierra Madre Oriental, se reporta su presencia en la sierra de Querétaro, Hidalgo y San Luis Potosí (Villordo-Galván et al., 2006; Lyequien & Balvanera, 2007; Ramírez-Bravo & López-González, 2007) hacia Nuevo León y Tamaulipas (Rosas-Rosas & López-Soto, 2002; Caso, 2007). En la Sierra Madre Occidental, se reporta en Jalisco (Núñez, 2007), Sinaloa (Navarro-Serment et al., 2004), Sonora y Chihuahua hasta el suroeste de Estados Unidos (Brown & López-González, 2001; López-González & Brown, 2002; Valdez et al., 2002; Rosas-Rosas et al., 2007).

En el estado de Sonora al noroeste de México, residen las tres poblaciones más norteñas de su área de distribución (Fig. 2). La presencia de hembras con crías confirma que las poblaciones se reproducen y tienen altas probabilidades de supervivencia a largo plazo (López-González & Brown, 2002; Rosas-Rosas et al., 2007). Por ello, desde el 2003 la asociación privada Naturalia creó la Reserva del Jaguar en la sierra de Sahuaripa para monitorear y conservar una de las tres poblaciones (Naturalia, 2009). En Arizona, Estados Unidos, se han avistado adultos machos en los últimos años (McCain & Childs 2008), por lo que ha aumentado el interés en monitorear la presencia del jaguar en esta zona a través del Acuerdo de Conservación del Jaguar (Hatten et al., 2005). A pesar del gran avance que se tiene en el conocimiento de las poblaciones de jaguar en México, aún quedan áreas por estudiar y por seguir monitoreando a largo plazo, como las sierras Sonora (Sanderson et al., 2002b).

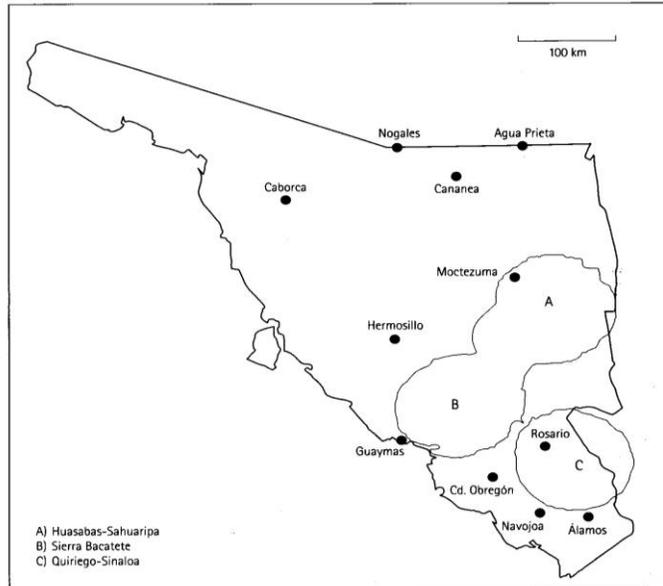


Figura 2. Ubicación de las tres poblaciones de jaguar en Sonora, México: A) Sahuaripa-Huasabas; B) Bacatete; C) Quirego-Sinaloa. Fuente: López-González & Brown, 2002.

HÁBITOS ECOLÓGICOS

Considerando el origen evolutivo del jaguar y el proceso de migración de Norteamérica hacia Sudamérica (hace más de 12,000 años) resulta evidente que este felino es capaz de ocupar una variedad de ecosistemas. Por lo tanto, los diferentes requerimientos ecológicos de las poblaciones de jaguar que se observan en la actualidad son el resultado del proceso histórico de adaptación y colonización de la especie en cada región. En este apartado, se exponen los hábitos ecológicos del felino a lo largo de su área de distribución.

Uso de hábitat

El jaguar ocupa una gran diversidad de ecosistemas, como bosques tropicales húmedos, secos y templados, pastizales, manglares y matorrales xéricos, que van desde el nivel del mar hasta los 3,700 msnm (Sanderson et al., 2002b). De acuerdo a la región, el jaguar tiende a estar asociado a un tipo de vegetación. Por ejemplo, en el noroeste de México los jaguares están asociados al bosque madréano siempre verde (conformado principalmente por bosques de pino, junípero y encino), bosques semiáridos y al matorral sinaloense, entre una elevación de 500-2,850 msnm, sobretodo en terrenos escarpados (Brown & López-González, 2001).

Hábitos alimenticios

El jaguar es carnívoro estricto y por ser de gran tamaño (60-100kg de peso) requiere consumir presas mayores a 1kg para cubrir sus necesidades energéticas. En total, 89 especies son presas potenciales del jaguar incluyendo mamíferos, cocodrilos, serpientes, tortugas, aves y peces (Seymour, 1989). La dieta del jaguar se compone según la abundancia de presas potenciales de cada región. Es decir, en ambientes tropicales consume venado cola blanca (*Mazama americana*), armadillo (*Dasypus novemcinctus*), tapir (*Tapirus terrestris*), pecarí de collar (*Tayasu tajacu*), tepezcuintle (*Agouti paca*), zorrillo (*Potos flavus*), coatí (*Nasua narica*), tlacuache (*Didelphis marsupialis*) y capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Aranda & Sánchez-Cordero, 1996; Crawshaw & Quigley, 2002). En ambientes con estacionalidad marcada, por ejemplo en las costas del pacífico en México, su dieta se conforma principalmente de venado cola blanca, armadillo y el pecarí de collar (Núñez et al., 2002). En el noroeste de México, el venado cola blanca y el pecarí de collar son sus principales presas naturales, aunque también se sabe que consume algunos mamíferos medianos como el coatí (Brown & López-González, 2001). Por otro lado, con el incremento de las zonas ganaderas en todo su rango de distribución y su comportamiento como gran depredador solitario y oportunista, los bovinos, vacas y cerdos también forman parte de su dieta.

Comportamiento social

Los jaguares son solitarios y territoriales, con la notable excepción durante la época de apareamiento en donde machos y hembras son observados juntos. Las hembras con crías se observan durante la temporada de crianza que comprende entre 18 a 24 meses. Posteriormente, los juveniles se separan de la madre (lo cual no está relacionado con alcanzar su madurez sexual), y se mueven alrededor de su grupo familiar durante un mes antes de dispersarse y establecer su área de actividad (Seymour, 1989). La distancia que recorren los individuos juveniles en la búsqueda de su área de actividad varía según el sexo y el tipo de ambiente en donde se encuentren. En ambientes tropicales, las hembras pueden establecerse entre 7 y 39 km de distancia de su área natal, y los machos entre 30 y 64 km (Cuadro 1). Sin embargo, en ambientes áridos como el noroeste de México, se presume que los individuos de la población más norteña podrían establecerse a más de 250 km de distancia en la frontera hacia los Estado Unidos (Brown & López-González, 2001).

Cuadro 1. Distancia lineal recorrida por el jaguar desde su área natal al establecimiento de su área de actividad según el tipo de ambiente.

Ambiente	Distancia (km)	Sexo	Tamaño muestra	Región /País	Autor
Bosque tropical lluvioso	8 30	H M	1 2	Pantanal Brasil	Quigley & Crawshaw, 1992
Pastizal inundable, vegetación riparia y bosques abiertos	7.3-8.4 30.4	H M	2 1	Pantanal Brasil	Quigley & Crawshaw, 2002
NE	64	M	1	Brasil y Argentina	Crawshaw, 1995
Bosque tropical seco inundable	19 25.2	H M	4 3	Pantanal y Chaco Paraguay	Hernández-Santin, 2007
Bosque semideciduo y tropical	38.4 44.4	H M	2 2	Calakmul México	Ceballos et al., 2002

M: macho, H: hembra, NE: no especificado

La densidad de las poblaciones disminuye hacia los límites de su área de distribución, posiblemente por la disponibilidad de recursos alimenticios (Cuadro 2). En México, se reportan de tres a cuatro individuos/100 km² en zonas tropicales (Ceballos et al., 2002) y en zonas áridas un jaguar macho ocupa 130 km² (Brown & López-González, 2001).

Cuadro 2. Densidad de jaguares en diferentes poblaciones a lo largo de su área de distribución.

Región/ País	Densidad Ind/100km ²	Sexo	Tamaño muestra	Ambiente	Autor
Pantanal, Brasil	4	NE	NE	NE	Schaller & Crawshaw, 1980
Pantanal Brasil	1.6	M	4	Bosque tropical lluvioso	Quigley & Crawshaw, 1992
Pantanal Brasil	6.6	H M	2 5	Bosque semideciduo inundable	Soisalo & Cavalcanti, 2006
Miranda, Brasil	1.4	H M	4 1	Pastizal inundable, vegetación riparia	Crawshaw & Quigley, 1991
Perú	3.5	NE	NE	NE	Janson & Emmons, 1990
Colombia	2.5	NE	NE	NE	Zuloaga, 1995
Belice	6.6	H M	2 4	Bosque tropical húmedo	Rabinowitz & Nottingham, 1986
Calakmul, México	6.6	H M	2 2	Bosque semideciduo y tropical	Ceballos et al., 2002
Jalisco México	1.7	H M	3 2	Bosque bajo caducifolio	Núñez et al., 2002
Noroeste, México	0.7	M	1	Bosque semiárido y matorral sinaloense	Brown & López- González, 2001

M: macho; H: hembra; NE: no especificado

El tamaño del área de actividad depende de las condiciones ambientales de cada sitio. Su área oscila entre los 10 y 150 km² (Cuadro 3) y el traslape entre áreas de actividad de dos o más individuos es común. También se ha observado que el jaguar y el puma (*Puma concolor*) comparten territorio con mayor frecuencia en áreas del norte de México y sur de Estados Unidos (Brown & López-González, 2001), aunque en algunos sitios de Centroamérica se reporta que ambas especies usan las mismas áreas en horarios diferentes (Harmsen et al, 2009).

Cuadro 3. Tamaño promedio del área de actividad del jaguar de acuerdo al tipo de ambiente

Ambiente	Promedio área actividad (km ²)	Sexo	Tamaño muestra	Región /País	Autor
NE	38	H	2	Pantanal	Schaller & Crawshaw, 1980
	90	M	1	Brasil	
Bosque semideciduo inundable	83.4	H	2	Pantanal,	Soisalo & Cavalcanti, 2006
	83.4	M	5	Brasil	
Bosque tropical lluvioso y pastizales inundables	142	M	4	Pantanal Brasil	Quigley & Crawshaw, 1992
Pastizal inundable, vegetación riparia	139.5	H	4	Miranda	Crawshaw & Quigley, 1991
	152.4	M	1	Brasil	
Bosque subtropical	70	H	1	Brasil	Crawshaw, 1995
	110	M	3	Argentina	
Sabanas inundables	49	H	2	Llanos	Scognamillo et al., 2002
	130	M	1	Venezuela	
Bosque subtropical húmedo	10	H	2	Belice	Rabinowitz & Nottingham, 1986
	33.4	M	4		
Bosque semideciduo y tropical	45.45	H	2	Calakmul	Ceballos et al., 2002
	36.9	M	2	México	
Bosque bajo caducifolio	60	H	2	Jalisco México	Núñez et al., 2002

M: macho; H: hembra.

Respecto a los patrones de actividad que tienen los jaguares dentro de su área de actividad, se conoce que la distancia diaria recorrida es mayor en zonas con baja disponibilidad de recursos, en promedio los movimientos comprenden entre 2.4 y 5.1 km/día (Crawshaw & Quigley, 1991; Hernández-Santin, 2007), pero en bosques caducifolios se sabe que un jaguar puede recorrer hasta 20 km diarios en busca de alimento (Núñez et al., 2002; Cuadro 4).

Cuadro 4. Distancia diaria recorrida del jaguar según el tipo de ambiente

Ambiente	Distancia recorrida km/día	Sexo	Tamaño muestra	Región /País	Autor
NE	2.3	NE	NE	Pantanal Brasil	Schaller & Crawshaw, 1980
Pastizales inundables	1.8	H	4	Miranda	Crawshaw & Quigley, 1991
vegetación riparia y bosques abiertos	3.3	M	1	Brasil	
Bosque tropical seco	3.6	H	4	Pantanal y Chaco Paraguay	Hernández-Santin, 2007
inundable	6.1	M	3		
Bosque subtropical húmedo	2-2.5	M	4	Belice	Rabinowitz & Nottingham, 1986
Bosque bajo caducifolio	20	M	1	Jalisco México	Núñez et al., 2002

M: machos; H: hembras; NE: no especificado

IMPORTANCIA DEL JAGUAR EN LOS ECOSISTEMAS NATURALES

Uno de los factores que intervienen en el mantenimiento de los procesos naturales en los ecosistemas, son las relaciones tróficas entre los organismos. Se asume que los grandes depredadores, por encontrarse en el nivel trófico más alto, regulan las poblaciones de especies en niveles tróficos anteriores. Esto se explica con el hecho que un gran depredador, en este caso el jaguar, se alimenta habitualmente durante todo el año de

especies de talla mediana (≥ 1 kg de peso) provocando que la abundancia y los patrones de comportamiento de las especies presa cambien estacionalmente (Miller & Rabinowitz, 2002). Por consiguiente, al modificarse los hábitos ecológicos de las especies presa también se afecta la abundancia de especies en un nivel trófico anterior y/o la estructura vegetal del sitio. Por lo tanto, este proceso de depredación tiene un efecto en cascada en los niveles tróficos que componen los ecosistemas. Además de su función ecológica, el jaguar también es considerado como un indicador del grado de conservación de los ecosistemas porque está asociado a áreas con baja densidad humana y con vegetación original (Woodroffe, 2000; Valera-Aguilar, 2008); aunque en algunas regiones se ha reportado cerca de áreas ganaderas (Brown & López-González, 2001).

CAPÍTULO 2. IDENTIFICACIÓN DE ESLABONES PARA LA CONSERVACIÓN DE LA CONECTIVIDAD EN LAS POBLACIONES DE JAGUAR EN EL NOROESTE DE MÉXICO

INTRODUCCIÓN

Mantener la conectividad del hábitat es una estrategia de conservación para especies como los grandes carnívoros, que viven en paisajes altamente fragmentados y requieren extensas áreas para realizar sus actividades (Crooks & Sanjayan, 2006). La conectividad permite el flujo de individuos manteniendo la diversidad genética y así disminuyendo el riesgo de extinción local (Reed, 2004). Por esto, se han establecido corredores biológicos y eslabones en varias partes del mundo, como por ejemplo los corredores biológicos de Yungas, Argentina (Somma, 2006) o la Red Ecológica de Florida (Hector et al., 2000).

Establecer un corredor biológico o un eslabón depende de la estructura del paisaje donde habitan las poblaciones. Estructuralmente, un corredor biológico es un hábitat continuo entre dos áreas naturales, que posee los recursos necesarios para mantener provisionalmente a los individuos que migran de una población a otra. El propósito funcional del corredor biológico es incrementar el flujo genético entre las poblaciones. Un eslabón, estructuralmente puede ser un hábitat continuo como el corredor o una reserva natural ubicada estratégicamente entre dos áreas naturales de mayor tamaño. A diferencia del corredor, su función es proveer hábitat adecuado no solo para permitir el flujo de individuos entre las poblaciones sino también para el establecimiento de una subpoblación (Bennett, 2003). La ubicación espacial de eslabones y/o corredores entre áreas naturales puede contribuir en la formación de una red ecológica de reservas a nivel regional.

Para *P. onca* se ha propuesto el establecimiento de corredores biológicos que permitan conservar la conectividad entre sus poblaciones (WCS, 2006; Rabinowitz & Zeller, 2010), debido a que gran parte de su área de distribución se encuentra fragmentada y

las poblaciones están quedando aisladas (Sanderson et al, 2002b). En el límite más norteño de su distribución, la población residente en el suroeste de Estados Unidos casi desapareció desde mediados de 1900's (Brown & López-González, 2001). En la actualidad, los registros recientes de jaguares machos en la frontera han despertado la esperanza de que la población podría recuperarse (McCain & Childs 2008). Sin embargo, las poblaciones más norteñas se localizan al noroeste de México en las sierras de Sahuaripa, Bacatete y Quirego en el estado de Sonora (López-González & Brown, 2002; Fig. 3). La población más grande se encuentra en Sahuaripa, ubicada en la región centro-este de Sonora, y está resguardada en 18, 000 ha que comprenden la Reserva del Jaguar del Norte decretada en el 2003. La población en Bacatete es pequeña y su conservación depende de los indios Yaquis que habitan en la zona, y la población al sur en Quirego es la menos estudiada (Naturalia, 2009). Como una estrategia binacional para conservar a los jaguares norteños, se ha identificado un posible corredor que permita el paso de individuos del noroeste de México hacia el suroeste de Estados Unidos (Grigione et al., 2009). No obstante, la conectividad entre las poblaciones de Sonora no ha sido evaluada.

Boydston & López-González (2005) estiman que existen alrededor de 367, 000 km² de hábitat continuo disponible para la distribución del jaguar desde la Sierra Madre Occidental en Sonora hasta el suroeste de los Estados Unidos. Este resultado sugiere que existe la conectividad estructural entre las poblaciones, definida como la estructura del paisaje que permite el paso de individuos de una población a otra (Taylor et al., 1993). Sin embargo, se desconoce el grado de conectividad funcional, es decir, la respuesta de los organismos a la estructura del paisaje que permita la inmigración (Taylor et al., 2006). En la región, la ganadería es la amenaza principal para conservar el hábitat (Brown & López-González, 2001) y las áreas protegidas no se ubican espacialmente entre las poblaciones de jaguar, por lo que no contribuyen en mantener la conectividad entre ellas. Por estas razones, es necesario identificar áreas como los eslabones, que promuevan la conectividad estructural y funcional entre las poblaciones y a su vez contribuyan en la formación de una red regional de áreas naturales protegidas.

En los últimos años, los eslabones y corredores biológicos se han identificado mediante el uso de modelos espacialmente explícitos, ya que falta conocer aún más sobre el proceso de dispersión para la mayoría de las especies elusivas, como los grandes carnívoros (Carroll, 2006). Los modelos más usados son los Modelos de Dinámica Poblacional y Metapoblacional, y los Modelos de Movimientos Basados en Individuos (MMBI). La diferencia entre los modelos, es que los primeros explican el proceso de dispersión a nivel de población, es decir, muestran el comportamiento de toda la población durante la dispersión (Carroll, 2006; Fagan & Lutscher, 2006), mientras que los segundos identifican dentro de una población el comportamiento de cada individuo durante la dispersión, simulando el proceso de dispersión a nivel de individuos (Tracey, 2006).

Los MMBI se han aplicado para observar el proceso de dispersión con poblaciones de alces (*Cervus canadensis*, Rupp & Rupp, 2010) y para identificar corredores biológicos y sitios de conservación con poblaciones de grandes carnívoros como el oso café (*Ursus arctos*) y puma (*Puma concolor*) (Wiegand et al., 1998; Cramer, 1999). Algunas de sus ventajas son las posibilidades de identificar patrones de movimientos y diferencias entre los individuos dispersores, la obtención de probabilidad de colonización en nuevos sitios según el sexo del individuo, y la evaluación de la conectividad entre poblaciones (Grimm, 1999). Tales características hacen de este modelo una herramienta útil para cumplir con los objetivos de este estudio, los cuales fueron 1) simular y analizar la dispersión de jaguares en las poblaciones del noroeste de México” y 2) identificar los eslabones que conecten éstas poblaciones”.

MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio incluye los estados de Sonora y Chihuahua en el noroeste de México, y los condados de Arizona y Nuevo México en el suroeste de Estados Unidos, cubriendo una superficie total de 1,040,932 km² (Fig. 3). Ésta región posee características topográficas con elevaciones que varían entre los 400 y 3,000 msnm, dando origen a cañones y valles (USGS, 1993). La precipitación y la temperatura media diaria dependen de

la estacionalidad y varía entre los 100 y 700 mm, y 10-30°C en la época seca y húmeda respectivamente (Brown, 1994). De acuerdo a Defries et al. (1998), los tipos de uso de suelo en la región incluyen bosques siempre verdes y deciduos de hoja delgada y hoja ancha, bosques mixtos, bosques abiertos, bosques abiertos con pastizales, matorral cerrado y abierto, pastizales, tierras de cultivo, suelos descubiertos y áreas urbanas. La estructura vegetal actual que constituye el hábitat adecuado para el jaguar (principalmente bosques abiertos) es el resultado del manejo histórico de los ecosistemas y de los cambios ambientales en la región, en su mayoría provocados por la industria ganadera desde 1820 (Bahre & Bradbury, 1978; Bahre & Shelton, 1996).

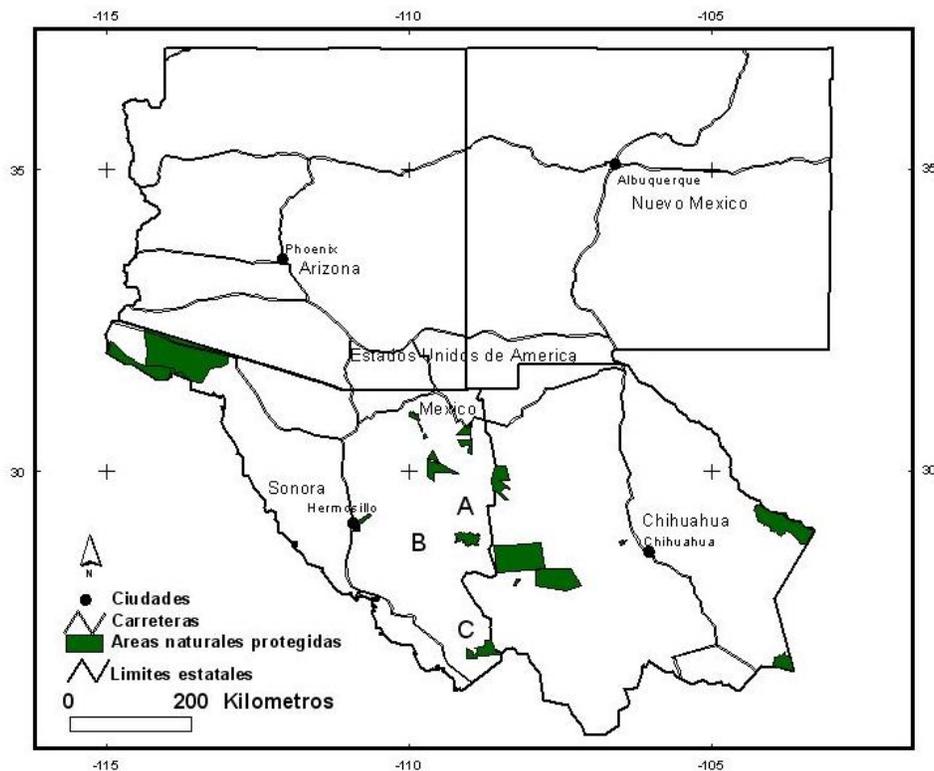


Figura 3. Mapa del área de estudio mostrando la ubicación de las poblaciones de jaguar: A) Sahuaripa, B) Bacatete, y C) Quirego.

Desarrollo del Modelo

Se aplicó un MMBI que emplea un paisaje virtual que representa características estructurales importantes para la dispersión, establecimiento y reproducción de los jaguares;

y reglas de movimientos que reflejan el comportamiento de dispersión del jaguar según la estructura del paisaje. Se desarrolló un paisaje virtual de hábitat adecuado para la dispersión del jaguar en una cuadrícula con celdas de 1x1 km de resolución. Las variables incluidas fueron la elevación (USGS, 1993), tipos de uso de suelo (Defries et al., 1998), e indicadores de impacto humano como la densidad de ganado (Robinson et al., 2007) y la huella humana que incluye información de densidad de población humana, cambios de uso de suelo, infraestructura eléctrica y de caminos (Sanderson et al., 2002a). Éstas variables fueron unificadas usando la teoría de conjuntos difusos en el programa Spatial Analysis and Modeling Tool 2.86 (SAMT; Wieland et al., 2006). La teoría de conjuntos difusos es una extensión de la teoría de conjuntos clásicos (Zadeth, 1965). En la teoría de conjuntos clásicos, un objeto es o no es un elemento de un conjunto dado, correspondiendo a un valor de membresía 1 ó 0. En la teoría de conjuntos difusos un objeto puede tener una membresía parcial en un conjunto dado correspondiendo a valores entre 0 y 1. Por ejemplo, la variable de elevación se dividió en los conjuntos: *baja* (0-400 msnm, recibe valor 0.2), *media* (300-1,100 msnm, recibe valor 0.4), *alta* (1,000-1,800 msnm, recibe valor 0.6) y *extrema* (>1,600 msnm, recibe valor 0.8). Entonces, una celda con elevación entre 300 y 400 msnm pertenece parcialmente a los conjuntos *baja* y *media*.

Se combinó la información disponible para cada celda de la cuadrícula mediante conjuntos de reglas SI-ENTONCES, por ejemplo, SI la densidad de ganado es baja, y SI la huella humana es baja, ENTONCES el impacto humano es bajo. Las reglas difusas fueron formuladas con base en 127 registros de jaguar reportados en el área de estudio durante los últimos 100 años (Brown & López-González, 2001; Apéndice 2). Los valores de las variables de entrada de una celda dada fueron evaluados en un proceso llamado “inferencia difusa” mediante la activación de las reglas correspondientes. El resultado de este proceso fue un valor numérico entre 0 y 1 para la variable resultante. Se usaron tres nodos de reglas para combinar todas las variables y desarrollar el hábitat adecuado para la dispersión del jaguar (Fig. 4), donde 0 representa el paisaje con menor permeabilidad para que pasen los jaguares y 1 el paisaje con mayor permeabilidad (Apéndice 1).

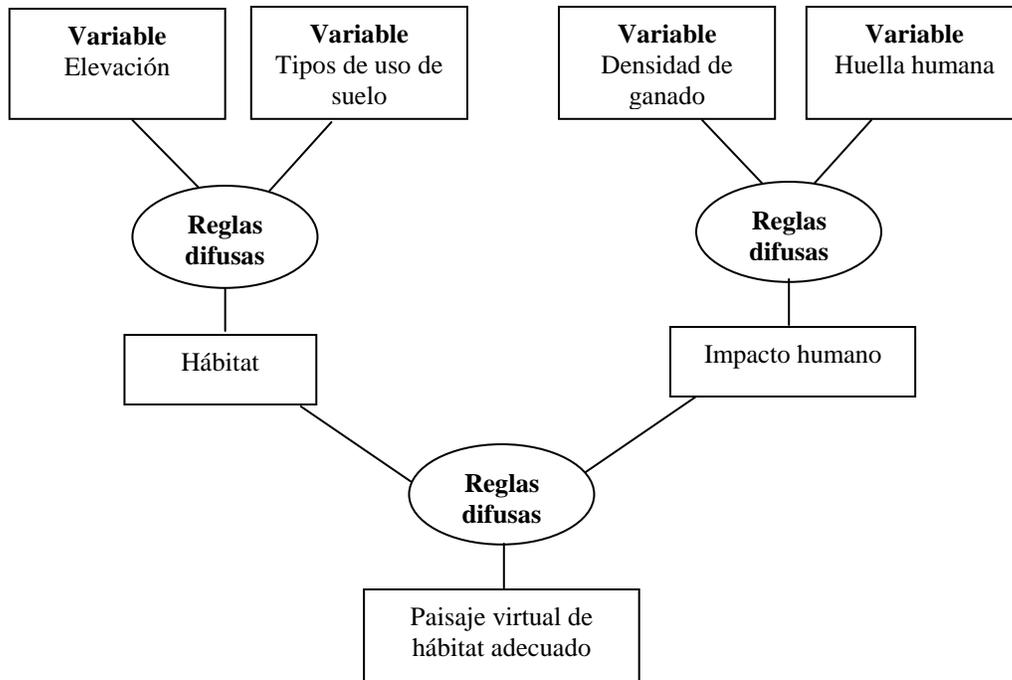


Figura 4. Modelo basado en reglas difusas para el desarrollo del paisaje virtual para la dispersión del jaguar.

Los movimientos del jaguar fueron simulados mediante un modelo espacialmente explícito basado en individuos usando información del comportamiento de dispersión obtenida a partir de registros y estudios de radioteleetría. Los movimientos fueron definidos en lenguaje C++ implementado en SAMT. Se establecieron movimientos correlacionados al azar porque se ha observado en el campo que los felinos perciben la estructura del paisaje a larga distancia y siguen una misma dirección mientras el paisaje sea permeable (Tracey, 2006). La distancia lineal máxima recorrida durante la dispersión por los jaguares virtuales fue de 300 km para los machos y de 150 km para las hembras. La mayoría de los machos, sin embargo, tuvieron mayor probabilidad de recorrer distancias lineales entre los 65 y 150 km y las hembras entre 35 y 70 km. Tales probabilidades corresponden a las distancias lineales recorridas por jaguares (Crawshaw, 1995; Ceballos et al., 2002; Quigley & Crawshaw, 2002; Hernández-Santin, 2007) y pumas (Beier, 1995; Sweanor et al., 2000, Stoner et al., 2008) reportadas en estudios de telemetría. Se incluyó la

información de dispersión de pumas en los Estados Unidos por la similitud en las condiciones ambientales con el noroeste de México, lo cual puede provocar que ambos felinos tengan un comportamiento de dispersión similar (López-González & Brown, 2002). La mortalidad de los individuos dispersores reportada en la literatura varío de acuerdo la región, por lo tanto en este estudio se estimó que fuera de 30% para ambos sexos de acuerdo al trabajo con pumas de Beier (1993) y Logan & Sweanor (2001), y con jaguares de Eiziritz et al. (2002) y Carrillo et al. (2007). Los jaguares virtuales se movieron en el paisaje mediante el cumplimiento de una secuencia de pasos similares al modelo J-Walk propuesto por Gardner & Gustafson (2004):

Paso 1. Cada jaguar virtual comenzó la dispersión en una celda al azar dentro de un área de 160 km² en el centro de las poblaciones de Bacatete, Sahuaripa y Quirego. Paso 2. Para cada jaguar se determinó al azar el sexo y la distancia que podía recorrer según la distribución de frecuencias de las distancias lineales establecidas en el modelo. Paso 3. Cada jaguar virtual recibe una dirección correlacionada al azar al principio de su dispersión. Paso 4. La probabilidad de que el jaguar se mueva hacia una de las ocho celdas vecinas (dirección N, NE, E, SE, S, SO, O, NO) fue calculada mediante el análisis del valor de hábitat adecuado de cada celda vecina y la dirección correlacionada al azar asignada al principio de la dispersión. Paso 5. Una nueva elección de dirección al azar entre 0 y 1 determina la dirección del siguiente movimiento. El Paso 4 y 5 se repiten hasta que el jaguar muere o excede la distancia máxima de dispersión determinada en el paso 2. La dirección tomada en cada paso 5 fue salvada y usada para seleccionar una nueva dirección en el paso 4.

Simulación de la dispersión

Para representar la simulación se utilizaron 24 eventos únicos (incluyendo 12 machos y 12 hembras) partiendo de cada una de las poblaciones de jaguar (Sahuaripa, Quirego y Bacatete). En cada evento de dispersión se hicieron 1,000 iteraciones. El número de eventos de dispersión se determinó a partir de un tamaño de población de 100 individuos de jaguar en Sahuaripa, donde se supone la presencia de 50 hembras adultas

aproximadamente (Brown & López-González, 2001) y donde el 50% de las hembras se reproducen al año, procreando dos crías cada una y solo una sobrevive hasta la etapa juvenil (Eiziritz et al., 2002; Carrillo et al., 2007).

Análisis de la dispersión e identificación de eslabones

Los aspectos evaluados en el proceso de dispersión fueron la distancia lineal recorrida, el tiempo invertido en la dispersión, la dirección de movimiento impuesta por la configuración del paisaje y el éxito de inmigración. La distancia lineal recorrida se obtuvo de la celda donde inició la dispersión a la celda donde ocurrió el último movimiento del individuo. El tiempo invertido en la dispersión se refiere a la distancia total recorrida por el individuo durante cada simulación entre la distancia diaria promedio recorrida en ambientes con disponibilidad estacional de recursos (ej. 6 km usando telemetría, Hernández-Santin, 2007). La dirección de movimiento impuesta por la configuración del paisaje se analizó con la prueba de hipótesis de Rayleigh, en donde se investigó si los movimientos fueron al azar o no, y posteriormente se evaluaron diferencias significativas entre sexos y poblaciones con la prueba no paramétrica de Mardia-Watson-Wheneer (Zar, 1999) en el paquete de estadística circular Oriana v3. El éxito de inmigración es el número de veces que logró llegar un individuo a otra población en el total de las iteraciones. Cada aspecto fue comparado entre sexos y entre poblaciones mediante un análisis de varianza y una prueba *a posteriori* usando el paquete estadístico PASW v18.

Los eslabones se identificaron mediante la sobreposición de los movimientos de dispersión de jaguares (machos y hembras) de las distintas poblaciones usando ArcView v3.2. En estudios de radiotelemetría, se supone que los movimientos de dispersión son movimientos exploratorios realizados fuera del área de actividad del individuo, y en la mayoría de los casos representan el 5% del total de los movimientos (ej. Logan & Swenor, 2001). La identificación de eslabones se llevó a cabo para cada par de poblaciones (Sahuaripa-Bacatete, Sahuaripa-Quirego, y Bacatete-Quirego), así como entre las tres poblaciones. Para estos últimos eslabones se analizaron características que se contemplan en la creación de reservas naturales, como su extensión, hábitat disponible para la especie,

cercanía a las áreas naturales protegidas, y principales amenazas antropogénicas (Primack, 2000), con la finalidad de determinar su viabilidad estructural como área de conservación para conectar las poblaciones de jaguar y a su vez conectar las áreas protegidas del norte y sur de Sonora.

RESULTADOS

Análisis de la dispersión

Los movimientos de los jaguares virtuales fueron más frecuentes cerca de su población natal, y conforme se alejaron de ésta se observaron las diferentes rutas de dispersión que recorrieron los organismos, lo cual demuestra la biología de la especie representada en el modelo. Se estimó que las hembras de Sahuaripa invirtieron en promedio 396.6 ± 7.1 días, las de Bacatete 530.7 ± 24.6 días, y las de Quirego 592.4 ± 32.5 días, encontrándose diferencias significativas entre sí (ANOVA $F=210.40$, $gl_1=2$, $gl_2=11$, $P<0.001$; *post hoc* Tukey $P<0.001$). En los machos se observó que, en Sahuaripa invirtieron 1029.9 ± 28.9 días, en Bacatete 1077.7 ± 33.6 días, y en Quirego 1147.5 ± 49.7 días, observándose que los individuos de Sahuaripa y Bacatete invirtieron tiempos similares en la dispersión (ANOVA $F=28.35$, $gl_1=2$, $gl_2=11$, $P<0.001$; *post hoc* Tukey $P=0.013$). Asimismo, se observó que los jaguares de ambos sexos de Quirego recorrieron mayor distancia que los de Bacatete y Sahuaripa (Kruskal-Wallis $H=10611.93$, $P<0.001$, *post hoc* Tukey, $P>0.001$). En promedio, las hembras de Quirego se alejaron de su área natal 78.21 ± 32.70 km, las de Bacatete 54.09 ± 28.86 km, y las de Sahuaripa 55.88 ± 26.55 km. Los machos de Quirego recorrieron 124.66 ± 47.10 km, los de Bacatete 98.97 ± 37.14 km, y los de Sahuaripa 96.83 ± 36 km.

Para ambos sexos, los jaguares virtuales de la población de Quirego se dirigieron hacia el norte con un ángulo promedio de $38.3^\circ \pm 56.8^\circ$ ($r=0.61$, Rayleigh $Z:3984.34$, $P<0.001$), los de Bacatete se movieron hacia el noreste en promedio hacia los $46.9^\circ \pm 57.8^\circ$ ($r=0.60$, Rayleigh $Z:3692.42$, $P<0.001$), y los de Sahuaripa se movieron al azar, no encontrándose un ángulo promedio por la baja correlación de los datos ($r=0.15$, Rayleigh

Z:285.94; $P:0.522$, Fig. 5). Al comparar la dirección de movimiento promedio entre poblaciones se observó que la dirección de movimiento impuesta por la configuración espacial del paisaje fue distinta en las tres poblaciones (Mardia-Watson-Wheeler, $P<0.01$).

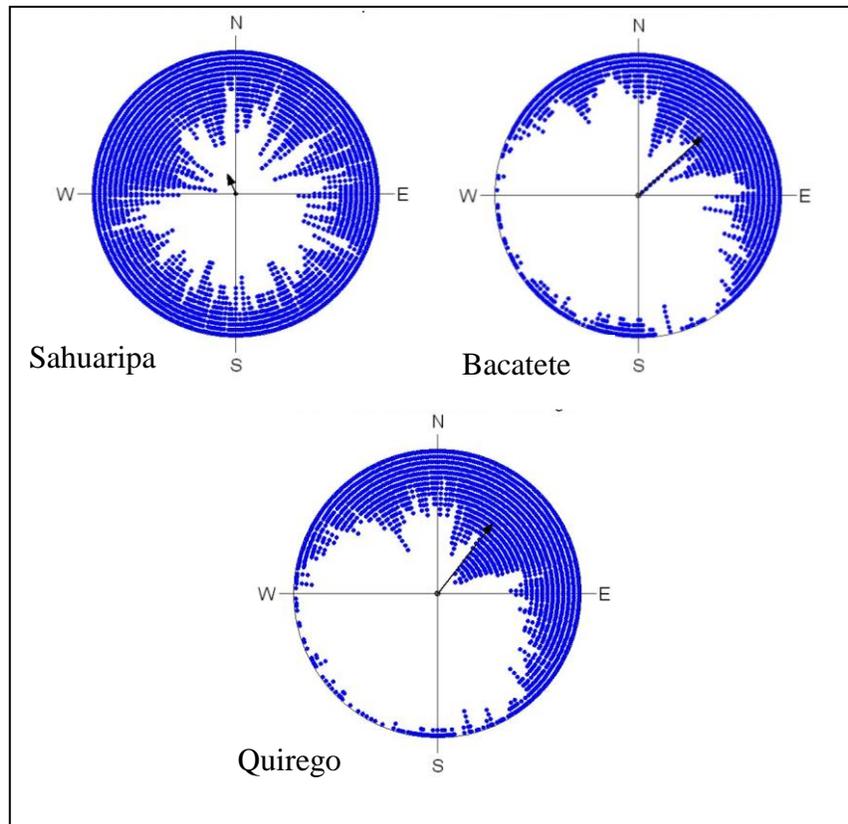


Figura 5. Distribución de frecuencias de la dirección de movimientos de dispersión realizados por hembras y machos en las tres poblaciones

El éxito de inmigración en los modelos disminuyó entre las poblaciones más lejanas, como Sahuaripa y Quirego (Cuadro 5). Se estimó que la dirección de migración no fue un factor que causó diferencias significativas en el éxito de inmigración de machos (Bacatete-Sahuaripa $t=2.2$, $gl=22$, $P=0.039$; Bacatete-Quirego $t=-1.47$, $gl=22$, $P=0.15$; Sahuaripa-Quirego $t=-1.5$, $gl=22$, $P=0.13$) y de hembras (Bacatete-Sahuaripa $t=0.48$, $gl=22$, $P=0.63$; Bacatete-Quirego $t=-7.3$, $gl=22$, $P=0.002$; Sahuaripa-Quirego $t=2.4$, $gl=22$, $P=0.021$). Sin embargo, se observaron diferencias significativas al comparar el éxito de inmigración entre poblaciones en machos (ANOVA $F=185.7$, $gl1=2$, $gl2=71$, $P<0.001$;

post hoc Tukey $P<0.001$) y hembras (ANOVA $F=48.6$, $g1=2$, $g2=71$, $P<0.001$; *post hoc* Tukey $P<0.001$).

Cuadro 5. Éxito de inmigración del jaguar en las poblaciones del noroeste de México.

Dirección de migración	Eventos exitosos de inmigración* ($n=12,000$)		Probabilidad de éxito de inmigración por generación	
	Hembras	Machos	hembras	Machos
Bacatete a Quirego	203 ± 3.1 (1.7%)	483 ± 6.3 (4%)	0.017	0.040
Quirego a Bacatete	99 ± 2.6 (0.8%)	439 ± 5.8 (3.6%)	0.008	0.036
Quirego a Sahuaripa	30 ± 0.9 (0.2%)	149 ± 2.3 (1.2%)	0.002	0.012
Sahuaripa a Quirego	41 ± 0.9 (0.3%)	132 ± 2.1 (1.1%)	0.003	0.011
Bacatete a Sahuaripa	82 ± 2.2 (0.7%)	327 ± 3.5 (2.7%)	0.007	0.027
Sahuaripa a Bacatete	88 ± 2.8 (0.7%)	277 ± 5.6 (2.3%)	0.007	0.023
Sahuaripa a E.U.A.	0.0 (0%)	1 (0.0083%)	0.0	0.000083
Tres poblaciones a Chihuahua	118 ± 98.8 (0.9%)	93 ± 54.4 (0.7%)	0.009	0.007

*Número de veces que llegó un individuo (macho y hembra) a otra población en el total de eventos de dispersión (12,000 iteraciones para cada sexo)

+Entendiéndose por generación desde el comienzo de la dispersión hasta la inmigración a una población.

Identificación de eslabones

El encuentro de individuos no siempre ocurrió de manera lineal entre las poblaciones (Fig. 6). Los eslabones se identificaron en promedio en una altitud de 483.4 ± 306.6 msnm, con 96% del área con hábitat adecuado clasificado como woodlands, el cual está compuesto de un estrato herbáceo, y árboles siempre verdes o deciduos que exceden los 5m de altura con una cobertura de dosel entre 40% y 60% (Defries et al, 1998), con una densidad de ganado de 11.7 ± 4.2 cabezas/km², con un impacto humano muy bajo de 8.4 ± 6.5 (de un valor máximo de 100; Sanderson et al., 2002a). Los eslabones que conectan las tres poblaciones se localizan al este de Sonora en la región de Yecora, aproximadamente a 137 km del área protegida de Álamos al sur y a 144 km de la Sierra de Ajos-Bavispe al norte (Fig. 6). Los eslabones para hembras cubren un área de 5, 106 km² y para machos cubren 8, 174 km² (Fig. 7). El área donde coinciden los eslabones para hembras y para machos cubre aproximadamente 2,116 km².

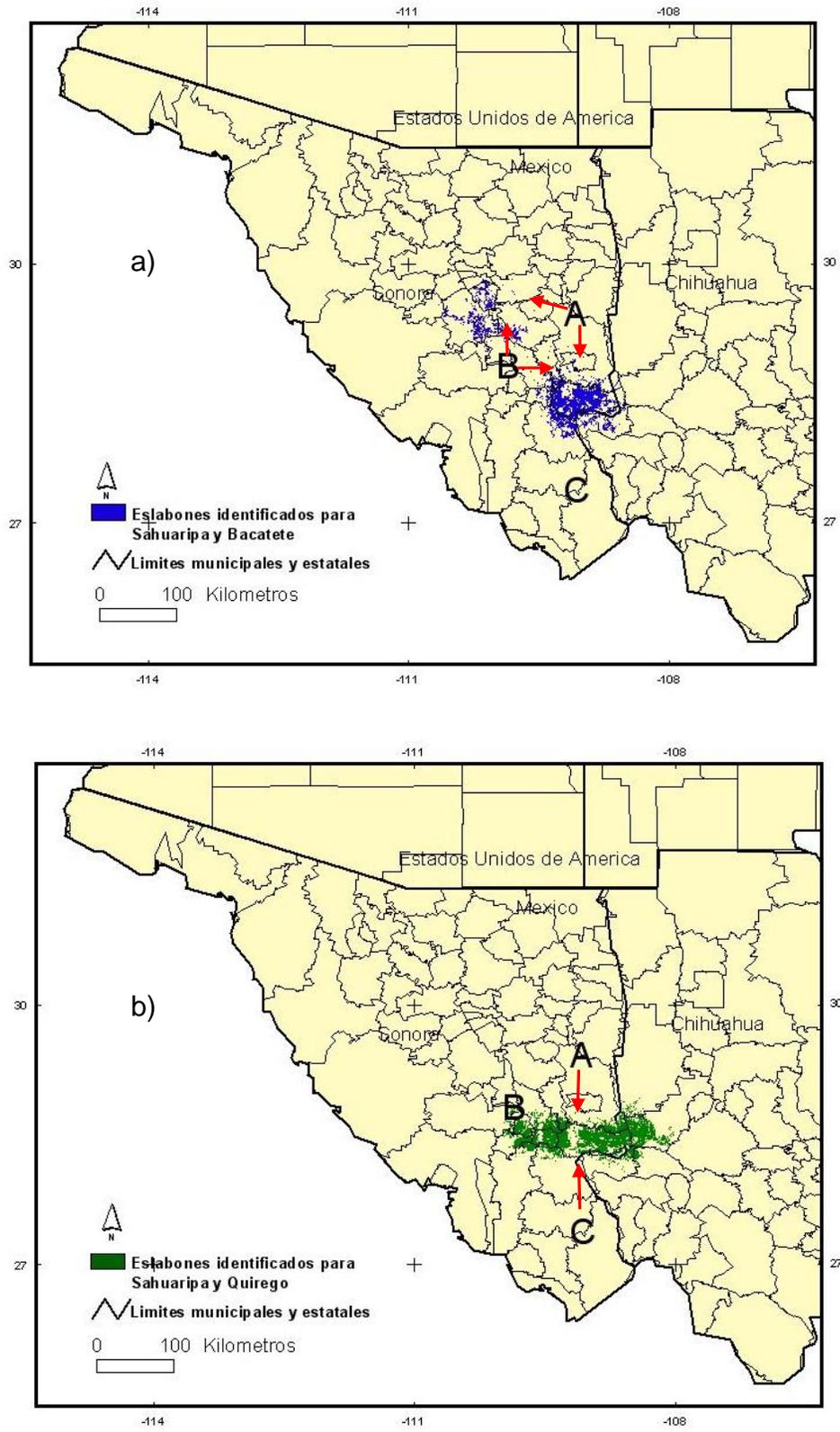


Figura 6. Eslabones identificados entre las poblaciones. Sahuaripa y Bacatete (a), Sahuaripa y Quirego (b).

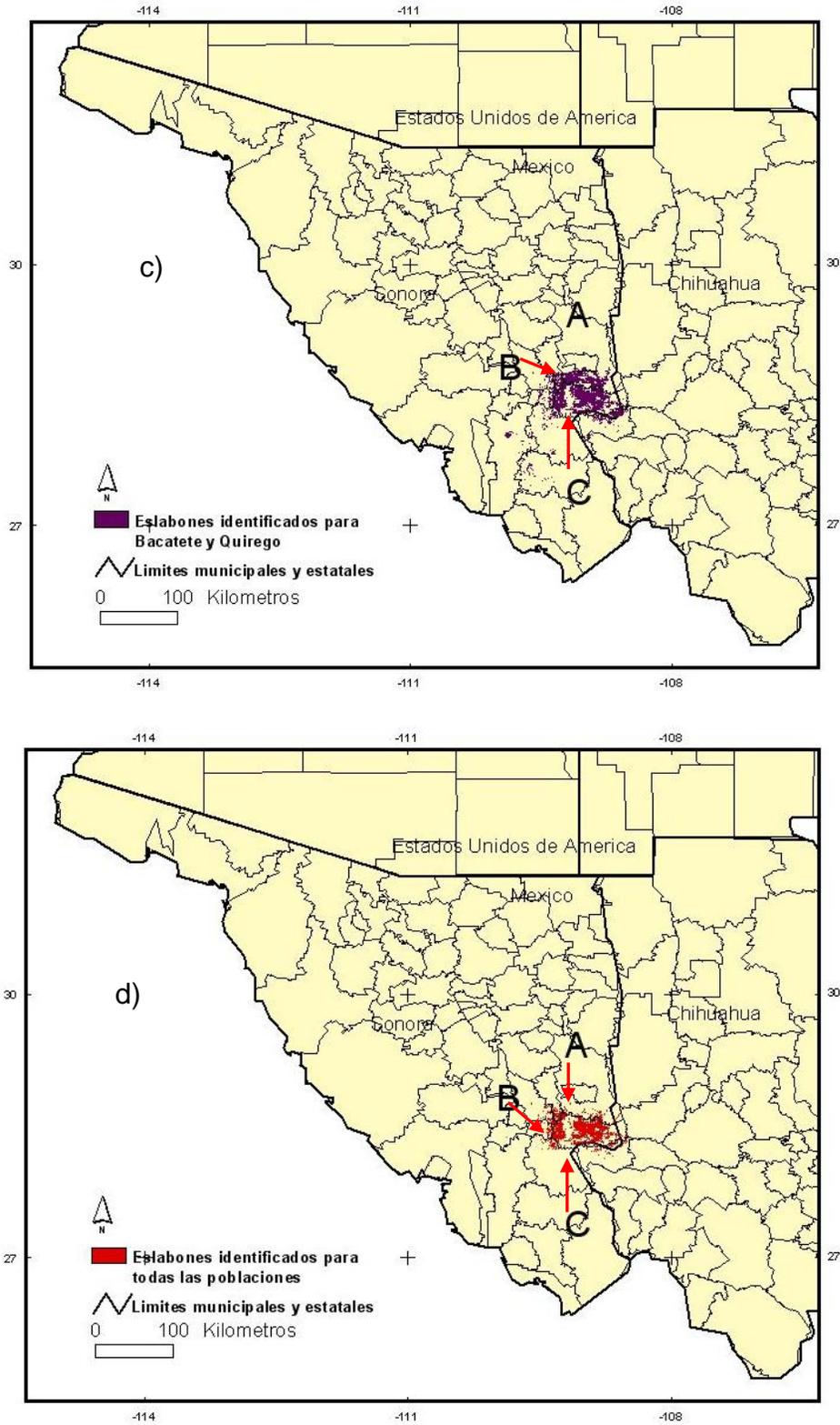


Figura 6.- Eslabones identificados entre las poblaciones. Bacatete y Quirego (c), y entre las tres poblaciones (d).

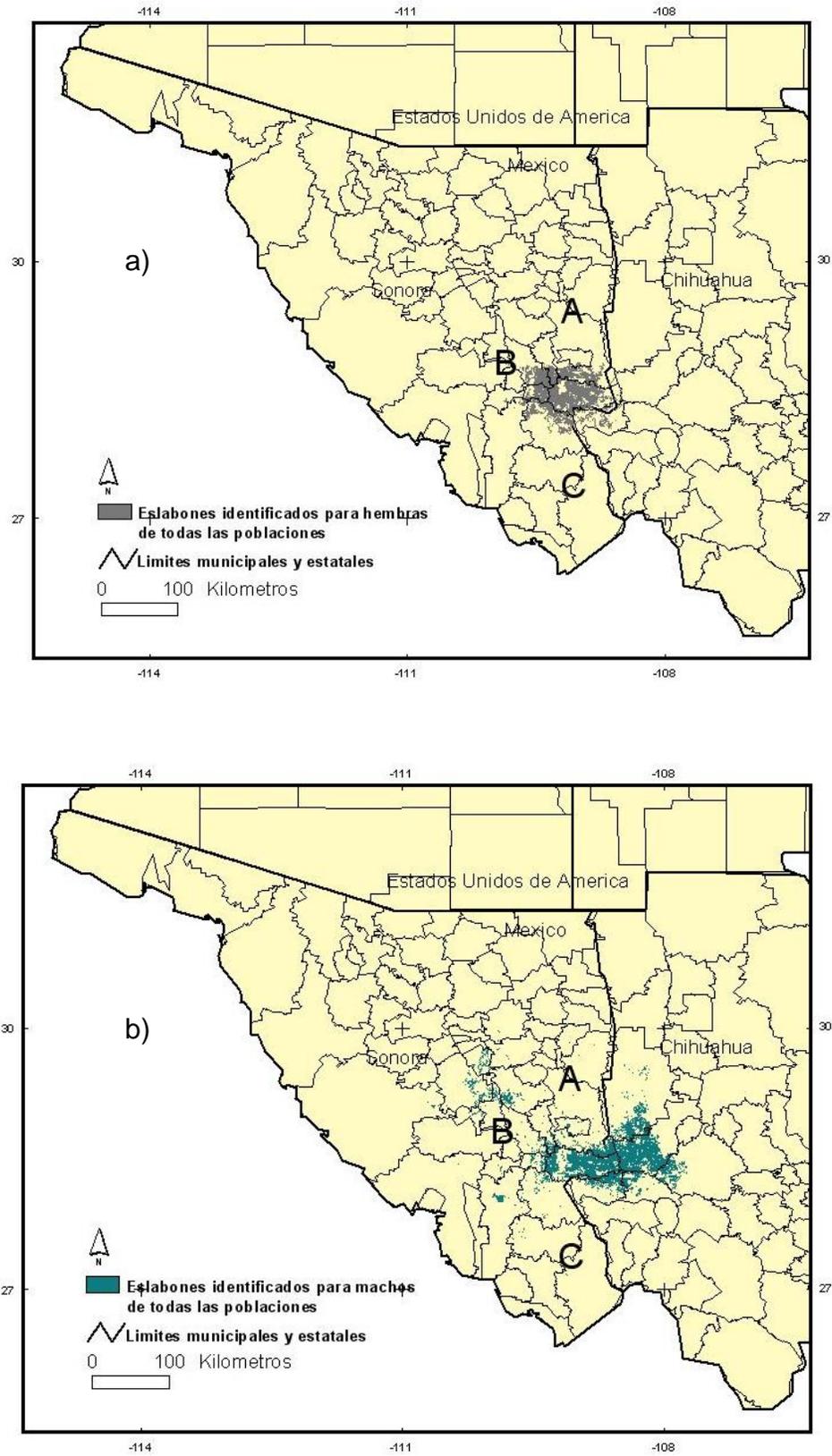


Figura 7.- Eslabones identificados para hembras (a) y para machos (b) entre las tres poblaciones.

DISCUSIÓN

Dispersión de los jaguares virtuales

La dispersión es un proceso que realizan los juveniles para emigrar de su población natal y establecer su propia área de actividad, y es utilizada para analizar aspectos como la conectividad entre poblaciones, la colonización de sitios vacantes y la inmigración de individuos (Clobert et al., 2001). El comportamiento de dispersión de grandes felinos generalmente es similar entre las especies y está influenciado por factores intrínsecos (ej. edad, sexo) y extrínsecos (ej. permeabilidad del hábitat, estructura social, recursos alimenticios). En este estudio, los modelos muestran el efecto que tienen el sexo, la edad, y la permeabilidad del hábitat en la dispersión de jaguares. Los resultados obtenidos deben considerarse como una aproximación del comportamiento real de los individuos.

En los modelos se observó que la dispersión de jaguares virtuales fue semejante a la dispersión real de pumas en los Estados Unidos, más que a la dispersión de jaguares del sur de México y Sudamérica. Al oeste de los Estados Unidos el puma recorre largas distancias utilizando las cadenas montañosas como rutas de dispersión (Stoner et al., 2008), y en Nuevo México al suroeste del país se mueve entre los núcleos montañosos, concentrando sus movimientos hacia una dirección y atravesando hábitats no adecuados (Sweaner et al., 2000). En ambos casos, los pumas utilizan las montañas para dispersarse y establecer su área de actividad porque son zonas con muy bajo impacto humano. Sin embargo requieren desplazarse largas distancias posiblemente porque las áreas de actividad sobrepasan los 300 km² (ej. Stoner et al., 2008) como resultado de la baja densidad de presas característica de las zonas semiáridas. Por el contrario, los jaguares en el sur de México y Sudamérica parecen no dispersarse más allá de los 50 km de su población natal, lo cual se deba a que los ámbitos hogareños oscilan entre los 30 y 50 km² (ej. Ceballos et al., 2002). Probablemente la similitud de las condiciones ambientales en el noroeste de México y suroeste de los Estados Unidos causa un comportamiento similar de ambos felinos (López-González & Brown, 2002).

La distancia lineal promedio recorrida por los jaguares virtuales estuvo por encima de la distancia recorrida por jaguares monitoreados por medio de radiotransmisores en Brasil (hembras 7.8 km y machos 30.4 km; Quigley & Crawshaw, 2002), Brasil y Argentina (un macho 64 km; Crawshaw, 1995); Paraguay (hembras 19 km y machos 25.2 km; Hernández-Santin, 2007), y el sur de México (hembras 38.4 km y machos 44.4 km; Ceballos et al., 2002). En contraste, los pumas hembras en Nuevo México recorrieron en promedio una distancia de 73.5 km y los machos de 187.1 km (Sweaner et al., 2000), similar a lo estimado en los jaguares virtuales. Es posible que los resultados de los modelos difieran de las otras poblaciones de jaguares porque en el noroeste de México se observa una matriz continua de hábitat permeable entre las poblaciones por lo cual pueden moverse sin alguna barrera evidente como lo hicieron los pumas entre los núcleos montañosos en Nuevo México (Sweaner et al., 2000). En un estudio realizado con pumas en Utah, Colorado, los autores suponen que uno de los factores que permitió el desplazamiento de largas distancias de una hembra fue el acceso al hábitat que tuvo a lo largo de la cadena montañosa (Stoner et al., 2008). La validez biológica de esta aseveración se sustenta en la suposición que cada organismo percibe la configuración del paisaje, identifica objetos que amenazan su supervivencia y decide hacia donde debe de ir para evitar éstos objetos (Tracey, 2006). Asimismo, el hecho de que los jaguares de Quirego hayan recorrido mayores distancias que los de Sahuaripa y Bacatete se debe probablemente a que el paisaje no era adecuado para su establecimiento.

El tiempo que invirtieron los jaguares virtuales en la dispersión fue mayor al tiempo que invirtieron los jaguares en el Pantanal, Brasil (hembras 180 días y machos 210 días; Quigley & Crawshaw, 2002) y un puma en Utah Colorado al oeste de los Estados Unidos (210 días; Stoner et al., 2008). Se cree que los jaguares virtuales invirtieron más tiempo debido a que no se consideró en los modelos la disponibilidad de alimento ni la disponibilidad de sitios vacantes para colonizar, los cuales se han observado que intervienen en el establecimiento de las áreas de actividad (ej. Quigley & Crawshaw, 2002). Por otro lado, suponiendo que los machos virtuales iniciaron la dispersión a los 1.5 años como se estima en vida libre (Seymour, 1989) y sumando los 3 años aproximadamente que

invertieron en la dispersión, se supone que probablemente los jaguares virtuales estarían estableciendo su área de actividad alrededor de los 5 años, lo cual es similar a la edad que suponen deben haber tenido los dos jaguares reportados en Arizona (McCain & Childs, 2008). Esta inferencia deja entrever el tiempo que necesitarían invertir los jaguares de Sahuaripa para atravesar la frontera de México y Estados Unidos.

La dirección de los movimientos realizados por los individuos virtuales estuvo influenciada por la configuración del hábitat tal como se reporta en estudios de telemetría, donde los individuos se desplazan siguiendo cadenas montañosas, ríos, y/o evadiendo sitios cuya permeabilidad está afectada por una barrera (Sweaner et al, 2000; Hernández-Santin, 2007; Stoner et al., 2008). Es probable que la pérdida del hábitat en el oeste de Sonora debido a las actividades agrícolas (INEGI, 2009) haya obligado a los jaguares de Quirego y Bacatete a moverse hacia el noreste y este respectivamente. Por el contrario, la disponibilidad de hábitat alrededor de la población de Sahuaripa permitió que los individuos se movieran indistintamente. Un estudio realizado en la población de Sahuaripa estima que alrededor de la población existe la misma probabilidad de colonizar los sitios vacantes, demostrando que los jaguares no tienen preferencia por colonizar áreas en una dirección específica (López-González et al., 2009).

En estudios de metapoblación, se estima que la distancia entre las subpoblaciones es un factor decisivo en el éxito de inmigración de los individuos y por ende de la conectividad (Sweaner et al., 2000; Moilanen & Hanski, 2006). Entre Quirego y Sahuaripa que son las poblaciones más lejanas entre sí, se estimó una probabilidad de inmigración baja, donde pueden llegar entre 0.5 y 2.5 individuos de cada 100 individuos que se dispersan en una generación. Este resultado es semejante al modelo propuesto por Lacy (1987), en el cual se estima que la variabilidad genética de una población es mantenida por el aporte de material genético de un solo individuo inmigrante por generación. No obstante, hay que considerar que no todos los individuos inmigrantes tienen éxito en la reproducción, por lo cual este resultado refleja la necesidad de aumentar la conectividad entre las poblaciones para evitar la extinción local (Reed, 2004). También se observa que el éxito de

inmigración de las tres poblaciones hacia Chihuahua es bajo, y mucho menor es de Sahuaripa hacia los Estados Unidos. Del lado de Chihuahua se observa que existe hábitat adecuado para los jaguares (Boydston & López-González, 2005), sin embargo son pocos los registros que se tienen de la presencia del felino en la zona. Esto probablemente ocurre porque los dispersores encuentren sitios vacantes antes de llegar a la frontera con Chihuahua. Por otro lado, entre la frontera de México con los Estados Unidos se observan solo dos corredores que pueden promover el paso de los dispersores (Grigione et al., 2009), por lo tanto con este resultado se puede suponer que los jaguares tienen poca probabilidad de llegar hasta los Estados Unidos por la baja permeabilidad en el paisaje.

Conservación de eslabones

La conservación de sitios de conexión trae beneficios a largo plazo para la especie y el paisaje mismo. El beneficio principal para la especie es mantener la conectividad entre las poblaciones. No obstante, cuando ocurre la reproducción y/o se logra establecer una nueva población dentro del área se obtiene un beneficio adicional para los individuos y contribuye en el tamaño de la población total. En el paisaje, un sitio de conexión asegura la permanencia de una estructura compleja entre las áreas naturales y permite que se lleven a cabo funciones ecológicas (Bennet, 2003).

Los eslabones identificados en el noroeste de México promueven la conectividad entre las diferentes poblaciones, pero no todos contribuyen a formar una estructura de red entre las áreas naturales protegidas del sur y norte de Sonora. Los eslabones identificados en la región centro oriental de Sonora (Yecora) parecen aportan beneficios a la especie y al paisaje. Ésta región se ha identificado como parte del área de distribución potencial del jaguar (Boydston & López-González, 2005) y de la unidad de conservación de felinos (Grigione et al., 2009). En este estudio se asume que estos eslabones incrementan la conectividad entre las poblaciones más lejanas (Sahuaripa-Quirego) y podrían contribuir al mantenimiento y/o establecimiento de una subpoblación de jaguares, si los encuentros de individuos de las diferentes poblaciones favorecen la reproducción y por ende un

intercambio genético (Bennet, 2003). Entonces, si se establece una subpoblación de jaguares en el eslabón se asume que el riesgo de extinción local sería bajo como un efecto de la extensión que cubre (2,000 km² aproximadamente), asimismo se necesitarían entre 1 y 4 individuos inmigrantes cada 10 años para aumentar la probabilidad de persistencia a largo plazo (Beier, 1993). Al observar por separado los eslabones para machos y hembras se encuentra una diferencia evidente en el área que ocupan, requiriendo los machos mayor área que las hembras para sus actividades (Sweanor et al., 2000; Boydston & López-González, 2005).

Los aspectos sociales entre los eslabones presentan un alto grado de incertidumbre donde se desconocen las posibles amenazas tanto actuales como futuras que podrían poner en riesgo su funcionalidad. En el noroeste de México, la principal amenaza para la conservación de los jaguares es el conflicto con los seres humanos, donde la ganadería es importante por el número de eventos de depredación por parte del jaguar (Brown & López-González, 2001), por eso es necesario validar la presencia del jaguar en la región, para en el futuro promover la protección legal de este eslabón como área de conservación y establecer políticas de manejo del hábitat con los dueños de los predios. También se recomienda modelar la pérdida de hábitat en las próximas décadas para identificar las áreas más vulnerables dentro de los eslabones y proponer posibles soluciones. El modelo empleado fue una herramienta útil para identificar los eslabones como una estrategia de conservación a nivel de paisaje. Se recomienda emplear los resultados de ésta tesis como una aproximación de las posibles variaciones en la dispersión entre los individuos y de la conectividad que puede existir entre las poblaciones.

CONCLUSIONES

La recopilación de los estudios realizados en las poblaciones de jaguar a lo largo de su área de distribución, dio un panorama general del estado del conocimiento que se tiene de ésta especie, tanto de su distribución como de su ecología. Por lo tanto, la información en el primer capítulo permite identificar que aún existen regiones donde se desconoce su estado de conservación actual y la falta de estudios sobre el grado de conectividad entre las poblaciones.

Los resultados de los modelos presentados aportan un conocimiento nuevo sobre la posible conectividad entre las poblaciones, y aún más resulta en la propuesta del establecimiento de eslabones como estrategia de conservación de la conectividad entre las poblaciones de jaguar y entre las reservas naturales. Si bien, ésta propuesta se basa en modelos espaciales, es una herramienta robusta y rápida que puede aplicarse con otras especies y en otras regiones para tomar decisiones de conservación a nivel de paisaje, y a su vez dirigir los esfuerzos de muestreos hacia sitios específicos.

BIBLIOGRAFÍA

- Aranda, M. & Sánchez-Cordero, V. (1996) Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in tropical forests of Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 31, 65-67.
- Azuara, D. & Medellín, R. (2007) Fototrampeo como herramienta para el estudio del jaguar y otros mamíferos en la selva lacandona, Chiapas, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 143-153. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Beier, P. (1993) Determining minimum habitat areas and habitat corridors for cougars. *Conservation Biology*, 7, 94-108.
- Bennett, A.F. (2003) *Linkages in the landscape: The role of corridors and connectivity in wildlife conservation*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Bahre, C.J. & Bradbury, D.E. (1978) Vegetation change along the Arizona-Sonora boundary. *Annals of the Association of American Geographers*, 68, 145-165.
- Bahre, C.J. & Shelton, M.L. (1996) Rangeland destruction: cattle and drought in southeastern Arizona at the turn of century. *Journal of the Southwest*, 38, 1-21.
- Boydston, E.E. & López-González, C.A. (2005) Sexual differentiation in the distribution potential of northern jaguars (*Panthera onca*). *United States Department of Agriculture Forest proceedings RMRS*, 36, 51-56.
- Brown, D.E. (1994) *Biotic communities: southwestern United States and northwestern Mexico*. University of Utah Press, Salt Lake City, USA.
- Brown, D.E. & López-González, C.A. (2001) *Borderland jaguars, Jaguares de la frontera*. University of Utah Press, Salt Lake City, USA.
- Carrillo, L., Ceballos, G., Chávez, C., Cornejo, J., Faller, J.C., List, R. & Zarza, H. (2007) Análisis de viabilidad de poblaciones y hábitat del jaguar en México, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 187-224. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Carroll, C. (2006) Linking connectivity to viability insights from spatially explicit population models of large carnivores, en *Connectivity conservation* (eds K.R. Crooks & M. Sanjayan), pp 369-389. Cambridge University Press, New York, USA.
- Caso, A. (2007) Situación del jaguar en el estado de Tamaulipas, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 19-24. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Ceballos, G., Chávez, C., Rivera, A., Manterota, C. & Wall, B. (2002) Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 403-417. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.
- Chávez, C., Ceballos, G. & Amín, M. (2007) Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para la conservación en la Península de Yucatán, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C.

- Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 91-100. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (2001) *Dispersal*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- Cramer, P.C. (1999) *Modeling florida panther movements to predict conservation strategies in north Florida*. PhD thesis, University of Florida, Florida, USA.
- Crawshaw, P.G. (1995) *Comparative ecology of ocelot (Felis pardalis) and jaguar (Panthera onca) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina*. PhD. dissertation, University of Florida, Gainesville, USA.
- Crawshaw, P.G. & Quigley, H.B. (1991) Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology (London)*, 223, 357-370.
- Crawshaw, P.G. & Quigley, H.B., 2002. Hábitos alimentarios del jaguar y el puma en el Pantanal, Brasil, con implicaciones para su manejo y conservación, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 223-236. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.
- Crooks, K.R. & Sanjayan, M. (2006) Connectivity conservation: maintaining connections for nature, en *Connectivity conservation* (eds K.R. Crooks & M. Sanjayan), pp. 369-389. Cambridge University Press, New York, USA.
- Cruz, E., Palacios, G. & Guiris, M. (2007) Situación actual del jaguar en Chiapas, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 81-89. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- DeFries, H.M.R., Townshend, J.R.G. & Sohlberg, R. (1998) UMD Global land cover classification 1km versión 1.0. Department of Geography, University of Maryland, College Park, Maryland, 1981-1994.
- Eiziritz, E., Indrusiak, C.B. & Johnson, W.E. (2002) Análisis de la viabilidad de las poblaciones jaguar: evaluación de parámetros y estudios de caso en tres poblaciones remanentes del sur de Sudamérica, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 232-237. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.
- Fagan, W.F. & Lutscher, F. (2006) Average dispersal success: linking home range, dispersal, and metapopulation dynamics to reserve design. *Ecological applications*, 16, 820-828.
- Gardner, R.H., Gustafson, E.J. (2004) Simulating dispersal of reintroduced species within heterogeneous landscape. *Ecological Modelling*, 171, 339-358.
- Grigione, M.M., Menke, K., López-González, C., List, R., Banda, A., Carrera, J., Carrera, R., Giordano, A.J., Morrison, J., Sternberg, M., Thomas, R. & Van Pelt, B. (2009) Identifying potential conservation areas for felids in the USA and Mexico: integrating reliable knowledge across an international border. *Oryx*, 43, 78-86.
- Grimm, V. (1999) Ten years of individual-based models in ecology: what have we learned and what could we learn in the future?. *Ecological Modelling*, 115, 129-148.

- Harmsen B.J., Scott R.J., Silver, C., L.E.T, Ostro & Doncaster, C.P. (2009) Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in neotropical forest. *Journal of mammalogy*, 90, 612-620.
- Hatten, J.R., Averill-Murray, A. & Van Pelt, W.E. (2005) A spatial model of potential jaguar habitat in Arizona. *Journal of Wildlife Management*, 63, 1-10.
- Hernández-Satin, L. (2007) *Movements and range sizes of jaguars in Paraguay based on GPS-Telemetry*. MSc thesis. Sul Ross State University, Texas, USA.
- Hector, T.S., Carr, M.H. & Zwick, P.D. (2000) Identifying a Linked Reserve System Using a Regional Landscape Approach: The Florida Ecological Network. *Conservation Biology*, 14, 984-100.
- INEGI (2009) Carta de uso de suelo y vegetación, 1: 250 000. INEGI, México. <http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/son/agri.cfm> [accesado 10 octubre 2009].
- Janson, C.H. & Emmons, L.H. (1990) Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru, en *Four Neotropical rainforests* (eds A.H. Gentry), pp. 314-338. Yale University Press. New Haven, USA.
- Lacy, R.C. (1987) Loss of genetic diversity from managed populations: interacting effects of drift, mutation, immigration, selection, and population subdivision. *Conservation Biology* 1, 143-158.
- Leyequien, L. & Balvanera, R.M. (2007) El jaguar en el este de la huasteca potosina, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 51-58. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Lira-Torres, I. & Ramos-Fernández, G. (2007) Situación del jaguar en la región de los chimalapas, Oaxaca, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 71-80. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Logan, K.A. & Sweanor, L.L (2001) *Desert puma evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore*. Island Press, Washington D.C., USA.
- López-González, C.A. & Brown, D.E. (2002) Distribución y estado de conservación actuales del jaguar en el noroeste de México, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 379-391. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.
- López-González, C.A., Gutiérrez-González, C.E., Gómez-Ramírez, M.A., Ramírez-Bravo, E., De León-Orozco, E., Carrillo-Percastegui, S.E. & Lorenzana-Pina, G. (2009) *Jaguar monitoring in Sonora, Mexico (1999-2009): Towards a recovery for the northern populations*. Conference during Carnivores Meeting 2009, Defenders of Wildlife, November 15-19.
- McCain, E.B. & Childs, J.L. (2008) Evidence of resident jaguars (*Panthera onca*) in the southwestern United States and the implications for conservation. *Journal of Mammalogy*, 89, 1-10.

- Miller, B. & Rabinowitz, A., 2002. ¿Por qué conservar al jaguar?, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 303-315. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.
- Moilanen, A. & Hanski, I. (2006) Connectivity and metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes, en *Connectivity conservation* (eds K.R. Crooks & M. Sanjayan), pp. 44-71. Cambridge University Press, New York, USA.
- Naturalia (2009) Reserva del Jaguar del Norte. Programa de Conservación. <http://www.naturalia.org.mx/es/conservacion/jaguar.aspx?id=1> [accesado 12 abril 2010].
- Navarro-Serment, C.J., López-González, C.A. & Gallo-Reynoso, J.P. (2004) Occurrence of jaguar (*Panthera Onca*) in Sinaloa, México. *Southwestern Naturalist*, 50, 102-106.
- Navarro-Serment, C. J., Remolina-Suárez, J.F. & Pérez-Ramírez, J.J. (2007) El jaguar en Yum Balam y el norte de Quintana Roo, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 123-130. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Nelson, E.W. & Goldman, E.A. (1933) Revision of the jaguars. *Journal of Mammalogy*. 14, 221-240.
- Núñez, R. (2007) Distribución y situación del jaguar en el occidente de México, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 25-40. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Núñez, R., Millar, B. & Lindzey, F. (2002) Ecología del jaguar en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 107-126. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.
- O'Brien, S.J. & Johnson, W.E (2007) The evolution of cats. *Scientific American Magazine*, 8, 68-75.
- Pereira-Lara, L.F. (2006) *Análisis de la distribución del jaguar (Panthera onca L.) en el estado de Yucatán. México*. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán.
- Primack, R.B. (2000) *A primer of conservation biology*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland Massachusetts, USA.
- Quigley, H.B. & Crawshaw, P.G. (1992) A conservation plan for the jaguar *Panthera onca* in the Pantanal region of Brazil. *Biological Conservation*, 61, 149-157.
- Quigley, H.B. & Crawshaw, P.G. (2002) Reproducción, crecimiento y dispersión del jaguar en la región del Pantanal de Brasil, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 284-302. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.

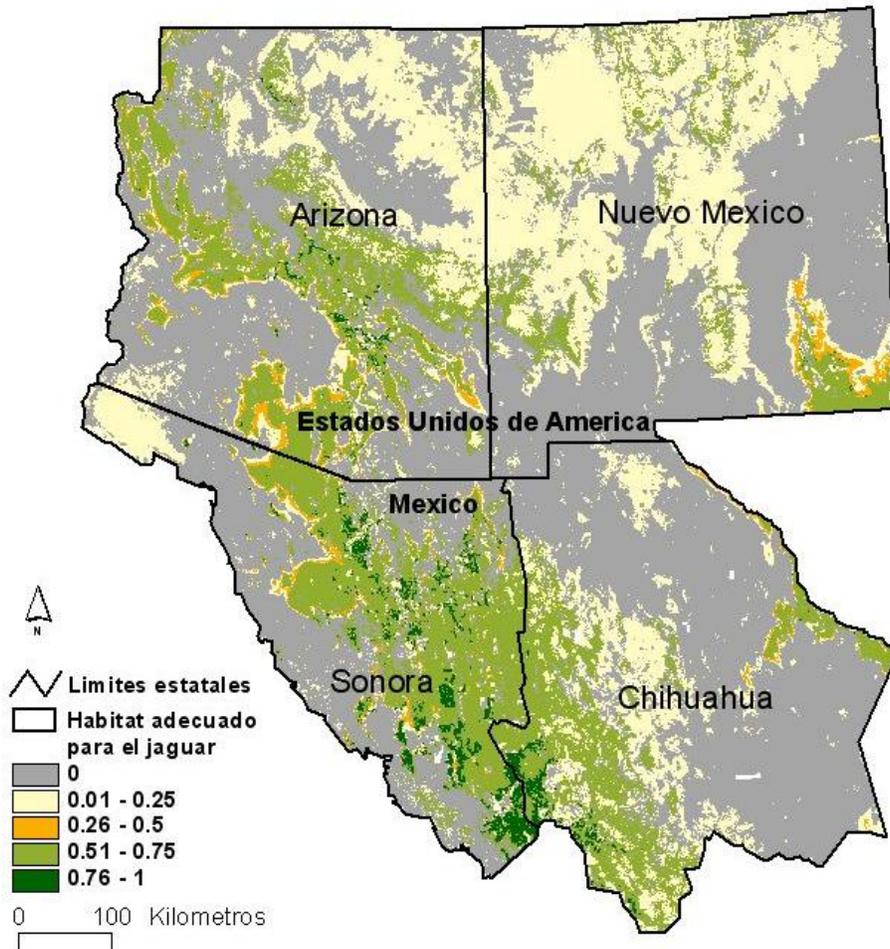
- Rabinowitz, A.R. & Nottingham, B.G. (1986) Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology (London)*, 210, 149-159.
- Rabinowitz, A.R. & Zeller, K. A. (2010) A range-wide model of landscape connectivity and conservation of the jaguar, *Panther onca*. *Biological Conservation*, 143, 939-945.
- Ramírez-Bravo, O.E. & López-González, C.A. (2007) Determinación de áreas críticas para la supervivencia del jaguar en la sierra madre oriental, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 41-50. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Reed, D.H. (2004) Extinction risk in fragmented habitats. *Animal Conservation*, 7, 181-191.
- Robinson, T.P., Franceschini, G. & Wint, W. (2007) The food and agriculture organization's gridded livestock of the world. *Veterinaria Italiana*, 43, 745-751.
- Rosas-Rosas, O.C. 2006. *Ecological status and conservation of jaguars in northeastern Sonora, Mexico*. PhD dissertation, New Mexico State University, Las Cruces.
- Rosas-Rosas, O.C. & López-Soto, J.H. (2002) Distribución y estado de conservación del jaguar en Nuevo León, México, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 393-402. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.
- Rosas-Rosas, O. C., Valdez, R. & Bender, L.C. (2007) Conservación del jaguar y puma en el noreste de Sonora, en *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (eds G. Ceballos, C. Chávez, R. List, & H. Zarza), pp. 11-18. Conabio, Alianza WWF Telcel & Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Rupp, S.P. & Rupp, P. (2010) Development of an individual-based model to evaluate elk (*Cervus elaphus nelsoni*) movement and distribution patterns following the Cerro Grande Fire in north central New Mexico, USA. *Ecological Modelling*, 221, 1605-1619.
- Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A.V. & Woolmer, G. (2002a) The human footprint and the last of the wild. *Bioscience*, 52, 891-904.
- Sanderson, E.W., Chetkiewicz, C.L.B., Medellín, R.A., Rabinowitz, A., Redford, K.H., Robinson, J.G. & Taber, A.B. (2002b) Un análisis geográfico del estado de conservación y distribución de los jaguares a través de su área de distribución, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 551-600. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.
- Schaller, G.B. & Crawshaw, P.G. (1980) Movement patterns of jaguar. *Biotropica*, 12, 161-168.
- Scognamillo, D., Maxit, I.E., Sunquist, M. & Farrel, L. (2002) Ecología del jaguar y el problema de la depredación de ganado en un hato de los Llanos venezolanos, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G.

- Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 139-150. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.
- Seymour, K.L. (1989) *Panthera onca*. Mammalian species. *American Society of Mammalogists*, 340, 1-9.
- Soisalo, M.K. & Cavalcanti, S.M.C. (2006) Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation*, 129, 487-496.
- Somma, D.J. (2006) *Interrelated modeling of land use and habitat for the design of an ecological corridor. A case study in the Yungas, Argentina*. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, the Netherlands.
- Stoner, D.C., Rieth, W.R., Wolfe, M.L., Mecham, M.B. & Neville, A. (2008) Long-distance dispersal of a female cougar in a basin and range landscape. *Journal of Wildlife Management*, 72, 933-939.
- Swenar, L.L., Logan, K.A. & Hornocker, M.G. (2000) Cougar dispersal patterns, metapopulation dynamics, and conservation. *Conservation Biology*, 14, 798-808.
- Taylor, P.D., Fahring, L., Henein, K. & Merriam, G. (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68, 571-573.
- Taylor, P.D., Fahrig, L. & With, K.A. (2006) Landscape connectivity: a return to the basics, en *Connectivity conservation* (eds K.R. Crooks & M. Sanjayan), pp. 29-43. Cambridge University Press, New York, USA.
- Tracey, J.A. (2006) Individual-based modeling as a tool for conserving connectivity, en *Connectivity conservation* (eds K.R. Crooks & M. Sanjayan), pp. 343-368. Cambridge University Press, New York, USA.
- USGS (1993) Digital elevation models, data user guide 5. USGS, Reston Virginia.
- Valdez, R., Martínez-Mendoza, A. & Rosas-Rosas, O.C. (2002) Componentes históricos y actuales del hábitat del jaguar en el noreste de Sonora, México, en *El jaguar en el nuevo milenio* (eds R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber), pp. 367-378. Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society & Fondo de Cultura Económica, D.F. México.
- Valera-Aguilar, D. (2008) *Modelado de la distribución histórica del jaguar en el estado de Tabasco, norte de Chiapas y oeste de Campeche, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco.
- Villordo-Galván, J.A., Rosas-Rosas, O., Tarango-Arámbula, L.A., Clemente-Sánchez, F. & Martínez-Montoya, J.F. (2006) Distribución y estado de conservación del jaguar en San Luis Potosí, México en *Memoria de resúmenes del VIII Congreso Nacional de Mastozoología*, Sociedad Mexicana de Mastozoología., Zacatecas, México.
- Wayne, R.K., Benveniste, R.E., Janczewski, D. & O'Brien, S. (1989) Molecular y biological evolution of the carnivore, en *Carnivore behaviour, ecology and evolution* (eds J.L. Gittleman), pp. 465-494. Comstock Pub Associates, Asia.
- WCS (2006) "WCS is paving the way of jaguars". WCS, New York, USA. <http://www.wcs.org/new-and-noteworthy/wcs-is-paving-the-way-for-jaguars.aspx>. [accesado 11 septiembre 2009].

- Wiegand, J.N., Stephan, T. & Fernández, A. (1998) Assessing the risk of extinction for brown bear (*Ursus arctos*) in the cordillera Cantabrica, Spain. *Ecological Monographs*, 68, 539-570.
- Wieland, R., Vossa, M., Holtmann, X., Mirschel, W. & Ajibefun, E. (2006) Spatial analysis and modeling tool (SAMT): 1. Structure and possibilities. *Ecological Informatics*, 1, 67-76.
- Woodroffe, R. (2000) Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation*, 3, 165-173.
- Zuloaga, J.G. (1995) *Densidad de población, hábitos alimenticios y anotaciones sobre hábitat natural del jaguar (Panthera onca L.) en la depresión inundable del bajo San Jorge, Colombia*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Colombia, Bogota, Colombia.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey, USA.
- Zadeh, L.A. (1965) Fuzzy sets. *Information and control*, 8, 338-353.

APÉNDICE

Apéndice 1. Modelo de hábitat adecuado para la dispersión del jaguar, incluye variables de elevación, tipos de uso de suelo, densidad de ganado y presencia humana. Los valores representan la probabilidad de permeabilidad en el hábitat.



Apéndice 2. Probabilidad asignada en cada variable de hábitat para definir los conjuntos difusos de los modelos de hábitat, impacto humano y hábitat adecuado para la dispersión.

Modelos	Probabilidad*				
	0.00	0.25	0.50	0.75	1.00
<i>Hábitat</i>					
Elevación (m)	>1,800	0-300 y 1,101-1,800	300-600	300-600	601-1,100
Uso de suelo	Bosque deciduo, agua, cultivos	Bosque mixto, pastizal, bosque siempre verde y matorral	Bosques con pastizales	Bosques con pastizales	Bosques abiertos
<i>Impacto humano</i>					
Presencia humana	41-60	26-40	16-25	8-15	1-7
Densidad de ganado/km ²	51-100	36-50	21-35	11-20	0-10
<i>Hábitat adecuado</i>					
Hábitat	Muy bajo	Bajo	Medio	Alto	Muy alto
Impacto humano	Muy alto	Alto	Medio	Bajo	Muy bajo

* Los valores fueron asignados mediante un proceso llamado “inferencia difusa” basado en el análisis de 127 registros de jaguar colectados en la región durante los últimos 100 años (Brown & López-González, 2001).