

Un modelo de conectividad de paisaje y conservación para el jaguar, *Panthera onca*, a lo largo de su distribución

Alan Rabinowitz* y Kathy A. Zeller



8 West 40th Street, Floor 18
New York, NY 10018

www.panthera.org

Por favor citar como:

Rabinowitz, A. and K. A. Zeller. 2010. A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. *Biological Conservation* 143, 949-945

Un modelo de conectividad de paisaje y conservación para el jaguar, *Panthera onca*, a lo largo de su distribución

Alan Rabinowitz*, Kathy A. Zeller
Panthera, 8 West 40th Street, Nueva York, NY 10018, USA

*Autor. Tel: +1 646 786 0403; fax: +1 646 786 0401
Correo electrónico: arabinowitz@panthera.org (A. Rabinowitz)

RESUMEN

Los carnívoros grandes y de amplia distribución enfrentan mayores amenazas y disminuciones más persistentes que la mayoría de las otras especies de mamíferos. Una herramienta de conservación importante para estos carnívoros han sido los ejercicios que intentan establecer las prioridades a lo largo de su distribución, que ayudan a identificar las amenazas críticas y las poblaciones clave. Sin embargo, dichos ejercicios a menudo no logran identificar corredores funcionales de movimiento o no toman en cuenta la conectividad genética. En el presente artículo se presenta un nuevo modelo para la conservación del jaguar (*Panthera onca*) que utiliza un sistema de información geográfica (SIG) e insumos de expertos para crear una superficie de costo de dispersión e identificar los corredores de menor costo que conecten las 90 poblaciones que se conocen a lo largo de la distribución del jaguar. Los resultados indican que el 78% de la distribución histórica del jaguar, un área de aproximadamente 14.9 millones de km², todavía tiene potencial para el movimiento y la dispersión del mismo. Hemos identificado 182 corredores potenciales entre las poblaciones, que varían de 3 a 1,607 km de largo; 44 de estos corredores se caracterizan por ser de interés inmediato debido a que son muy estrechos; y, por ende, están sujetos a perder su conectividad. Los mapas que se generaron, muestran las poblaciones y corredores prioritarios y se usan para dirigir la investigación y los esfuerzos de conservación en el campo. Actualmente, los corredores se están evaluando y refinando en el campo. Este es el primer intento por crear e implementar un modelo holístico de conservación, a lo largo de la distribución de una especie de carnívoro grande.

2010 Elsevier Ltd. Derechos reservados.

1. Introducción

Durante el siglo pasado, la extinción de las especies se aceleró a un estimado de 1,000 veces más rápido de lo esperado con respecto a las tasas que se venían dando (Pimm et al., 1995; Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Las causas reconocidas para dichas tasas de extinción incluyen la pérdida extensiva de hábitats silvestres y el deterioro de la diversidad genética dentro de poblaciones cada vez más pequeñas y aisladas. Las especies de carnívoros grandes de amplia distribución histórica han mostrado períodos de extensas reducciones en su distribución y altas tasas de extinción (Purvis et al., 2001), y están, actualmente, en persistente y continua disminución (Ginsbert, 2001).

Los ejercicios que intentan establecer las prioridades para carnívoros grandes a lo largo de su distribución, han sido una herramienta importante para cambiar el paradigma de conservación tradicional, de un enfoque hacia poblaciones específicas o ciertas regiones geográficas, a uno en donde se evalúa cómo las poblaciones en conjunto o las meta poblaciones contribuyen a la biología, conservación y potencial de extinción de la especie como un todo (Wikramanayake et al., 1998, 2004; Sanderson et al., 2002, 2006; Thorbjarnarson et al., 2005). Dichos ejercicios también necesitan una ideología de conservación que vaya más allá de las áreas protegidas, hacia regiones donde la mortalidad de los carnívoros es mayor (Woodroffe y Ginsberg, 1998). Desafortunadamente, la mayoría de los ejercicios que establecen prioridades a nivel de toda la distribución de una especie se han quedado cortos al abordar el tema de corredores y conectividad. Los corredores pueden satisfacer uno de los requisitos más básicos para el intercambio y la persistencia genética de las especies. La reducción o pérdida del intercambio genético lleva a tamaños de población efectiva más pequeños (Frankham, 1996), a un aumento en la deriva genética y en la endogamia (Soulé y Mills, 1998; Young y Clarke, 2000; Stockwell et al., 2003), y a potenciales efectos dañinos en la producción de esperma, a la habilidad de copular, a la fecundidad de las hembras y a la sobrevivencia de los juveniles (Frankman et al., 2002). Tales efectos eventualmente comprometen el potencial adaptativo (Saccheri et al., 1998; Lehmann y Perrin, 2006), reducen la condición física y contribuyen al riesgo de extinción de la población y, en definitiva, para la especie (Frankham, 2005). Finalmente, los corredores pueden aumentar las oportunidades de aumentar la resistencia en poblaciones pequeñas al proveer opciones para aminorar los efectos negativos de la condición demográfica y ambiental (Brown y Kodric-Brown, 1977; Hilty et al., 2006).

En este artículo se presenta un enfoque que va más allá de los modelos tradicionales de conservación de especies con amplia distribución, evaluando e implementando potenciales corredores de dispersión entre las poblaciones núcleo de jaguar (*Panthera onca*). El jaguar, una especie amenazada (IUCN, 2009) y el felino más grande en el Nuevo Mundo, históricamente ocupó una distribución continua desde el sur de los Estados Unidos hasta el centro de Argentina (Swank y Teer, 1989). Para finales del Siglo XX, la cacería para el comercio de pieles, la persecución por depredación de ganado y la pérdida de hábitat provocó una reducción estimada de 54% en la distribución histórica del jaguar, con altos niveles de fragmentación del hábitat (Sanderson et al., 2002). Sin embargo, los estudios de variación genética en jaguares, usando ADN mitocondrial de muestras fecales, mostraron poca evidencia de fragmentación geográfica y de barreras al flujo de genes a lo largo de su distribución (Eizirik et al., 2001; Johnson et al., 2002; Ruiz-García et al., 2006). La información genética respaldó los análisis morfométricos previos (Larson, 1997) indicando una única taxa, contraria a la división de los jaguares en las ocho subespecies aceptadas hasta ese momento (Pocock, 1939).

Estos estudios resaltan el hecho que el jaguar ha mantenido niveles relativamente elevados de flujo genético a lo largo de su distribución en el pasado reciente. Dado esto, y los beneficios demográficos de los corredores, se reconoce que la identificación de la conectividad entre las áreas de reproducción del jaguar es un componente vital en la planificación de la conservación de las especies. Este documento describe el proceso realizado para identificar corredores potenciales para jaguares entre las 90 poblaciones conocidas de la especie, o Unidades de Conservación del Jaguar (UCJs), identificadas en ejercicios previos relacionados con el establecimiento de prioridades en amplias distribuciones (Sanderson et al., 2002; Zeller, 2007).

2. Métodos

Se eligió un modelo de conectividad funcional de menor costo (Adriaensen et al., 2003; Epps et al., 2007) para analizar la distribución de los jaguares, con el objetivo de buscar corredores potenciales. Debido a que la conectividad funcional requiere que se analice la estructura del paisaje y las respuestas de la especie a este paisaje (Pither y Taylor, 1998), se usó un modelo de cuadrículas en el que los costos de movimiento se asignaron a cada elemento del paisaje que interviene en la matriz (Ray et al., 2002). Buscamos cuantificar la dificultad potencial, o la facilidad, con la que los jaguares se podían mover a lo largo de los paisajes dentro de la distribución del jaguar en una matriz de permeabilidad (Bélisle, 2005; McRae, 2006). El usar dicha matriz permite abarcar mucho más que el simple concepto de conectividad de hábitat, donde dos parches están conectados por una franja de un tipo de hábitat similar, cuantificando diferentes características del paisaje que pueden usar los carnívoros grandes como el jaguar (Singleton et al. 2002). Una vez que se tiene esta matriz de paisaje, podemos entonces realizar un análisis de los corredores de menor costo entre las poblaciones conocidas de jaguares con el fin de delinear los corredores potenciales de movimiento a lo largo de la matriz.

2.1 Recopilación de las capas de información del Sistema de Información Geográfica (SIG)

Usando el software ArcGIS v9, se seleccionaron seis características de paisaje basados en SIG que afectan en mayor medida el movimiento y la sobrevivencia del jaguar: tipo de cobertura del terreno, porcentaje de cobertura de árboles y arbustos, elevación, distancia a las carreteras, distancia a los asentamientos y densidad de población humana (Cuadro 1). El tipo de cobertura del terreno, el porcentaje de cobertura de árboles y arbustos y la elevación están íntimamente relacionados con la conducta de movimiento en muchas especies de mamíferos grandes (Carroll et al., 2003; Naves et al., 2003; Dickson et al., 2000), mientras que la distancia a las carreteras, la distancia a los asentamientos y la densidad de población humana se consideran correlacionados con la persecución humana a los jaguares, incluyendo la mortalidad directa (Naves et al., 2003; Rabinowitz, 2005; Woodroffe et al., 2005). Los niveles fueron estandarizados a la misma proyección y se muestrearon en cuadrículas de 1 km². Las capas vectoriales de carreteras y asentamientos se convirtieron en cuadrículas de distancia usando la función Analista Espacial de Distancia Euclideana.

2.2 Creación de superficie de costo o matriz de permeabilidad

Los análisis de rutas de menor costo y los modelos de movimiento basados en individuos, para los animales de amplia distribución, dependen de entender cómo se mueven los individuos (Dickson et al., 2005). Como no existen datos científicos sobre la dispersión de jaguares, pedimos a 15 expertos en jaguares a lo largo de su distribución que asignaran valores de costo a los atributos de las capas individuales del paisaje, indicando qué tan costoso sería un atributo para el movimiento de un jaguar. Los valores de costo variaron de 0 (ningún costo para el movimiento del jaguar) a 10 (un alto costo para el movimiento del jaguar). Los atributos podían recibir un N/A si las características físicas de esa celda evitarían que el jaguar se mueva a través de ella. Los expertos también proporcionaron un valor que representa el costo acumulado de todas las capas, más allá del cuál un jaguar no pasaría. Se promediaron los valores a lo largo de la distribución del jaguar para obtener un costo general de movimiento para los atributos de cada capa del paisaje (Cuadro 2). Luego, los costos de movimiento se aplicaron a cada celda de las seis cuadrículas y estas se combinaron en una

capa agregándolas al Calculador Raster. Para crear la superficie de costo final o matriz de permeabilidad, reclasificamos los resultados del Calculador Raster para que todos los pixeles cuyas sumas estaban por encima de 25 (el puntaje acumulado promedio que indica una barrera al movimiento) representaran un fraccionamiento en la matriz.

Cuadro 1

Base de datos geográficos usados para crear la matriz de permeabilidad del jaguar.

Base de Datos	Nombre y escala del conjunto de datos	Año de los datos	Fuente
Elevación	Conjunto de datos de elevación global de 30 arc-segundos Resolución 1 km	1996	Centro para la Observación y la ciencia de los Recursos de la Tierra (EROS)
Tipo de cobertura del terreno	Cobertura global del terreno 2000 Resolución 1 km	1999-2000	Cobertura Global del Terreno 2000
Porcentaje de cobertura de árboles y arbustos	Campos de vegetación continua Resolución 500 m	2000	Centro de Cobertura Global del Terreno
Asentamientos de población	Mapa vectorial nivel 0 de asentamientos de población Escala 1: 1,000,000	1960s – 1990s	Agencia Nacional de Imágenes y Mapas (NIMA)
Densidad de población humana	Población del mundo en cuadrículas v3 Resolución 2.5 min	2000	Centro para la Red Internacional de Información de Ciencias de la Tierra (CIESIN)
Carreteras	Mapa vectorial de nivel 0 de carreteras Escala 1: 1,000,000	1960s – 1990s	Agencia Nacional de Imágenes y Mapas (NIMA)

2.3 Delineación del Corredor

Para determinar las rutas óptimas de movimiento a lo largo de la matriz de permeabilidad, se usó la función Costo-Distancia en el Spatial Analyst para crear cuadrículas de costo de movimiento para cada una de las 90 UCJs. Esta herramienta acumula costos conforme se aleja de una población núcleo de jaguar, tomando en cuenta la distancia y la dirección. Estas cuadrículas de costo-distancia fueron usadas como insumos para la función del Corredor en el Spatial Analyst. Usamos la función de Corredor entre todos los pares de poblaciones de jaguar que estuvieron próximos, para derivar corredores de menor costo entre estas poblaciones. Para combinar todos los corredores superpuestos y desplegar las mejores rutas para el movimiento del jaguar, utilizamos el método del mosaico mínimo y luego extrajimos los valores más bajos de 0.1% en las celdas de la cuadrícula. Aunque no existen datos empíricos sobre el ancho en el que los corredores pierden completamente su funcionalidad, el ancho se hace más importante conforme aumenta su largo. Beier (1993) sugirió que los corredores para los pumas deberían tener al menos 400 m de ancho, mientras que la subespecie pumas de Florida se dispersan a través de áreas de 3-7 km de ancho (Kautz et al., 2006). En este modelo, se diferenciaron los corredores que tuvieran menos de 10 km de ancho en cualquier punto de su recorrido; estos fueron designados como *corredores en riesgo* debido a la posibilidad que tienen de llegar a perder la conexión por completo o convertirse en cuellos de botella genéticos.

2.4 Evaluación del corredor en el campo y refinamiento del corredor

Mientras que los corredores de menor costo enfocan nuestros esfuerzos en áreas con conexiones potenciales entre poblaciones de jaguares, estos análisis no toman en cuenta la disponibilidad de presas para el jaguar, errores inherentes con los datos de SIG, cambios en el

Cuadro 2

Capa de Paisaje	Tipo de Cobertura de Suelo	Porcentaje de Cobertura Arbórea y Arbustiva		Densidad de Población Humana (personas/km ²)		Elevación (metros)		Distancia a Caminos (kilómetros)		Distancia a Poblados (kilómetros)	
		Clase	Valor de costo	Clase	Valor de costo	Clase	Valor de costo	Clase	Valor de costo	Clase	Valor de costo
	Cobertura Arbórea. latifoliada. siempreverde	0-10	9	0-20	1	0-1000	0	0 a 2	7	0 a 2	8
	Cobertura Arbórea. latifoliada. decidua	10-20	7	20-40	5	1000-2000	2	2 a 4	4	2 a 4	5
	Cobertura Arbórea. bosque de pino. siempreverde	20-40	5	40-80	7	2000-3000	7	4 a 8	2	4 a 8	4
	Cobertura Arbórea. Pino mixta	40-60	2	80-160	9	3000-5000	10	8 a 16	1	8 a 16	1
	Cobertura Arbórea. normalmente inundada. agua dulce	60-80	0	160-320	10	>5000	N/A	>16	0	>16	0
	Cobertura Arbórea. normalmente inundada. agua salina	80-100	0	>320	N/A						
	Compueta: Cobertura arbórea / otra vegetación natural										
	Cobertura Arbustiva. siempreverde										
	Cobertura Arbustiva, decidua										
	Cobertura Herbácea										
	Cobertura herbácea o cobertura arbustiva dispersa										
	Cobertura arbustiva v/o herbácea normalmente inundada										
	Áreas cultivadas y manejadas										
	Compueta: Área de cultivo/Cobertura Arbórea/ Otra Vegetación										
	Compueta: Área de cultivo/Cobertura arbustiva o de pasto										
	Áreas descubiertas										
	Cuerpos de Agua										
	Nieve v Hielo										
	Superficies artificiales y áreas asociadas										

paisaje desde que se recolectaron los datos de SIG y el error relacionado con la opinión subjetiva de expertos sobre los valores de resistencia (Beier et al., 2008). Por lo tanto, actualmente estamos evaluando en el campo los corredores basados en el SIG. Usando clasificaciones detalladas de cobertura del terreno desarrolladas a partir de imágenes satelitales recientes para áreas entre las UCJs, se examinó el paisaje en busca de hábitats que pudieron ser excluidos erróneamente del análisis de corredores de menor costo. Luego, aplicamos un protocolo de recolección de datos basado en cuadrículas usando técnicas estandarizadas en entrevistas a pobladores locales, preguntándoles sobre jaguares y sus especies presa (Zeller et al., resultados no publicados) como un índice indirecto para crear datos de presencia-ausencia y usarlos en un análisis de ocupación (MacKenzie et al., 2002; Stanley y Royle, 2005). Sólo se registraron los avistamientos de jaguares o sus señas que fueran de primera mano en las entrevistas. Se revisó la confiabilidad de las respuestas usando fotografías de las especies bajo estudio. También incluimos en los datos de presencia-ausencia los avistamientos o señas de jaguares recolectadas por equipos en el campo. Los resultados sobre la probabilidad de uso de hábitat de los jaguares y sus presas fueron utilizados para identificar los corredores más funcionales entre las UCJs. Cuando fue conveniente, los límites de los corredores se ajustaron con base en estos datos durante la evaluación en el campo.

3. Resultados

La matriz de permeabilidad final de este análisis (Fig. 1), representa áreas que potencialmente podrían ser usadas por un jaguar en dispersión. Los resultados indican que el 78% de la distribución histórica del jaguar todavía permitiría el movimiento potencial del jaguar. El análisis para determinar los corredores de menor costo resultó en corredores que conectan todas las UCJs exceptuando dos, Sierra de las Minas en el sur de Guatemala y Pico Bonito / Texiguat en la parte central cerca de la costa Atlántica de Honduras. La Figura 2 presenta los 182 corredores restantes. Estos corredores representan áreas que cuentan tanto con la distancia más corta, como con el menor costo de dispersión entre las poblaciones de jaguar. El área total de todas las 90 UCJs es de 1.9 millones de km² (Zeller, 2007), mientras que el área total de los corredores que conectan estas UCJs es de 2.562.378 km². Para México y Centroamérica, la extensión promedio de los corredores entre las poblaciones conocidas de jaguares es de 174.42 km (intervalo: 3 – 1,102 km), mientras que en Suramérica la extensión promedio de los corredores es de 489.14 km (intervalo: 12 – 1,607 km). Incluyendo la conexión mencionada entre Guatemala / Honduras, el modelo indica cinco *corredores en riesgo* en Centroamérica y México y 39 *corredores en riesgo* en Suramérica (Fig. 2).

De las 32 UCJs que fueron clasificadas como las de mayor prioridad para la conservación del jaguar (Zeller, 2007), 17 están vinculadas a otras UCJ mediante *corredores en riesgo*. Estas 32 UCJs de mayor prioridad y los *corredores en riesgo que las conectan* se encuentran agrupados en los extremos norte y sur de la distribución del jaguar, así como en Colombia, un vínculo crítico para la conectividad del jaguar entre Centroamérica y Suramérica (Fig. 2). Estas áreas serían aquellas en donde los esfuerzos que se inviertan pueden contribuir significativamente con una estrategia de conservación del jaguar a lo largo de su distribución.

4. Discusión

Los efectos negativos de la pérdida y fragmentación del hábitat, particularmente en carnívoros grandes de hábitos solitarios y de amplia distribución, están bien documentados (Crooks, 2002). La teoría de la biología de conservación sugiere que los corredores entre parches aislados de hábitat pueden mantener los niveles de intercambio genético a través de la dispersión inter-poblacional (Hanski y Ovaskainen, 2000; Mech y Hallett, 2001) y pueden contribuir de manera positiva con los factores demográficos y con la dinámica de meta poblaciones (Gilpin y Hanski, 1991; Hanski, 1998). Aunque el costo y la funcionalidad del corredor se pueden cuestionar (Simberloff y Cox, 1987; Simberloff et al., 1992; Horskins et al., 2006), una cantidad cada vez mayor de literatura respalda los corredores como herramientas valiosas de conservación (Beier y Noss, 1998) que pueden preservar la viabilidad de una especie (Gilpin y Soulé, 1986; Lidicker y Koenig, 1996; Mech y Hallett, 2001; Coulon et al., 2004; Wikramanayake et al., 2004; Hilty et al., 2006).

El nuestro es el primer intento de identificar e implementar corredores funcionales a lo largo de toda la distribución de una especie de carnívoro grande. En nuestro modelo, se utiliza una matriz de permeabilidad para identificar los corredores potenciales de dispersión entre poblaciones reproductivas de jaguar conocidas. Junto con datos de análisis previos (Sanderson et al., 2002; Zeller, 2007), nuestros resultados ayudan a establecer prioridades no sólo para las poblaciones individuales de jaguares, sino también para los corredores entre las poblaciones. De esta manera, se tiene un marco de trabajo verdadero para la conservación y planificación del jaguar a lo largo de su distribución.

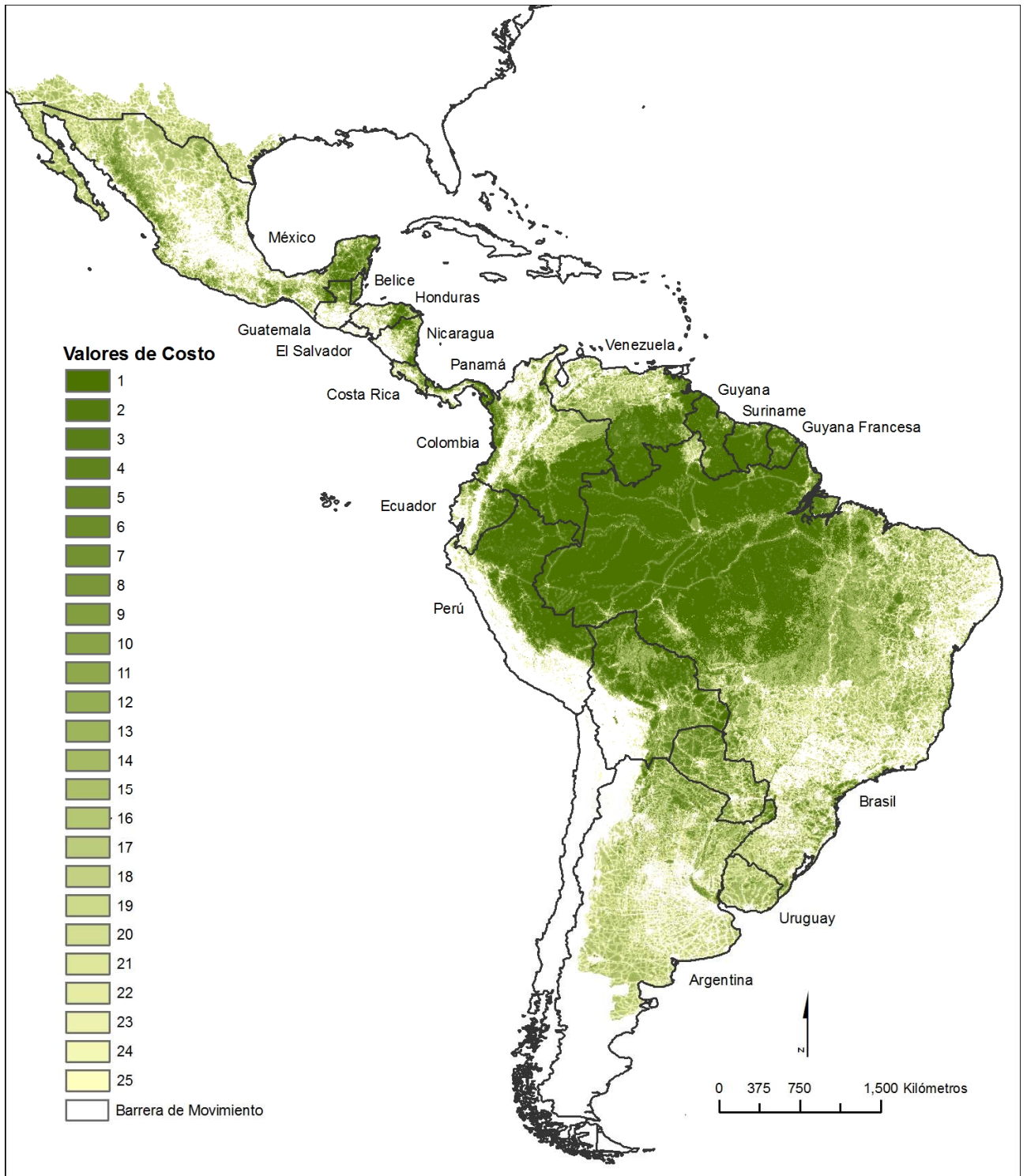


Fig. 1. Matriz de permeabilidad de dispersión del jaguar. Entre más bajo el valor más permeable es un pixel al movimiento del jaguar.

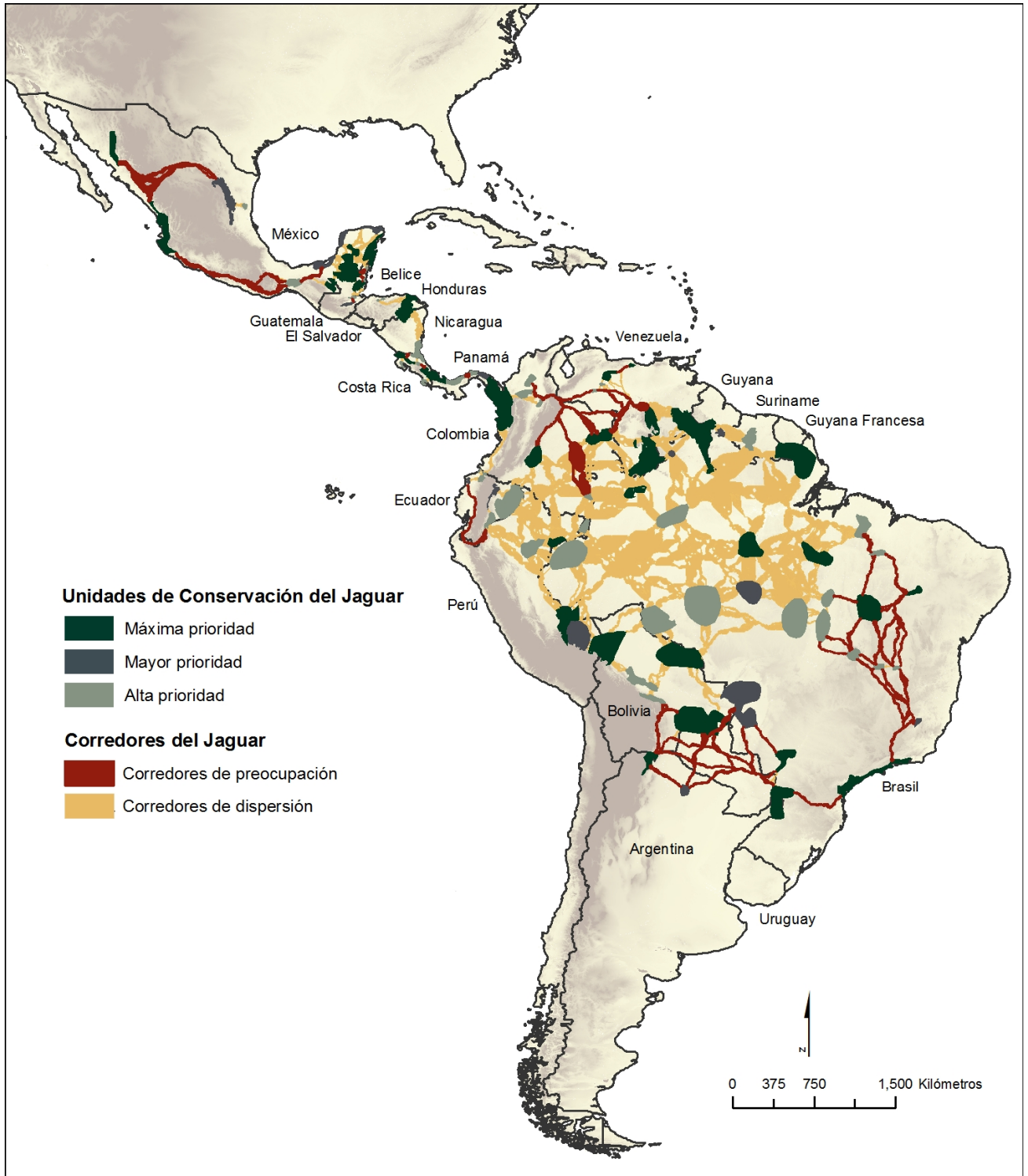


Fig. 2. Unidades de Conservación del Jaguar, Corredores de Menor Costo para el Jaguar, y Corredores en Riesgo. Las Unidades de Conservación del Jaguar y su nivel de prioridad a partir de los ejercicios de establecimiento de prioridades a lo largo de su distribución (Zeller, 2007), se muestran junto a los corredores de menor costo para el jaguar y los corredores en riesgo de nuestro modelo de conectividad para el jaguar.

La situación del jaguar es única. Mientras que la mayoría de los análisis de paisajes detectan la falta de continuidad genética de una especie después de que esta ha ocurrido (McRae y Beier, 2007), los datos genéticos preliminares sobre los jaguares indican que existen vínculos potenciales entre sus poblaciones que no fueron considerados previamente. Esto nos permite examinar cómo las características del paisaje pueden permitir, en lugar de evitar, la dispersión y movimientos del jaguar entre poblaciones aparentemente desiguales.

Para el jaguar, la matriz de permeabilidad se puede definir por características del paisaje que al parecer facilitan el movimiento y el flujo genético entre poblaciones separadas (Harris y Scheck, 1991). El 78% de la distribución histórica del jaguar todavía permite potencialmente el movimiento a través del paisaje, por lo que tenemos la oportunidad de identificar rutas específicas de desplazamiento que pueden ser utilizadas por los jaguares.

Aunque reconocemos que esto tal vez ya no es posible para la mayoría de las especies de carnívoros grandes de amplia distribución, las rutas potenciales de dispersión pueden mejorar los tamaños efectivos de la población o crear meta poblaciones y siempre deben ser consideradas en cualquier plan integral de conservación de las especies.

Aunque faltan datos científicos sobre la dispersión o los movimientos del jaguar a través de amplias extensiones, de Almeida (1990) indica que hay jaguares que se mueven 15 km o más en una única noche en patrullajes de cacería en el Pantanal Brasileño. Crawshaw y Quigley (1991) y Crawshaw (1995) documentaron distancias de dispersión de 30 y 64 km respectivamente, para jaguares machos en diferentes áreas de Brasil. Un jaguar se dispersó por tres meses y un segundo jaguar por ocho meses antes de ser asesinado. Leopold (1959) supuso que un jaguar asesinado en California en la década de 1950 había viajado más de 800 km desde su punto de origen.

Claramente, no es imposible pensar en corredores para jaguares de 3 a 1,607 km de largo a través de su distribución. Sin embargo, conforme las distancias entre poblaciones núcleo o reproductivas de jaguares aumentan, se hacen más importantes aquellos parches relativamente pequeños de hábitat, que normalmente no podrían mantener ni siquiera un único jaguar residente. Dichas islas, donde un jaguar puede descansar y/o alimentarse, aumentan en gran forma la posibilidad de los individuos para dispersarse (Sondgerath y Schroder, 2001) y, por lo tanto, se convierten en características importantes del paisaje para una posible conectividad (Harris, 1984). La identificación y mantenimiento de estas islas debe ser un elemento integral en la conservación y en la planificación de los corredores.

El hecho de que muchos carnívoros que están viajando de una población a otra son asesinados al salir de las áreas protegidas, se ve balanceado por el hecho de que sólo se necesita que unos pocos tengan éxito en su viaje hacia otras poblaciones. Mills y Allendorf (1996) sugirieron que las poblaciones necesitaban al menos un inmigrante, pero no más de 10 inmigrantes por generación para preservar el vigor genético. Datos recientes indican que las poblaciones aisladas de jaguares que han mostrado patrones genéticos divergentes eventualmente son "rescatadas" por el inmigrante ocasional que se dispersa hacia estas poblaciones (E. Eizirik, comunicación personal). Las simulaciones por computadora también indican que típicamente las poblaciones subdivididas preservan más alelos y mantienen más heterocigocidad al largo plazo, en comparación con las poblaciones intactas con el mismo número total de individuos (Boecklen, 1986). Esto último sugiere que las poblaciones más pequeñas conectadas por inmigrantes ocasionales pueden tener ventajas genéticas. Para mantener la estocasticidad ambiental y demográfica y aumentar de forma marcada la probabilidad de persistencia de la población, se encontró que de uno a cuatro jaguares deben migrar por década hacia una población pequeña (≈ 20 animales) (Beier, 1993).

Una meta importante de nuestro trabajo fue crear un marco de referencia válido para que los ejercicios de conservación sean prácticos en el campo. El modelo de corredor de menor

costo provee ese marco, al contar con un conjunto cuantificable de límites en las características físicas y biológicas importantes para los jaguares. La escala del análisis, el hecho de que los animales no siempre actúan de la forma en que nosotros predecimos, y las limitaciones de los corredores de menor costo (ver McRae (2006) y Theobald (2006)), nos dicen que el resultado de este modelo debe verse como una primera etapa y no como un sustituto de los estudios en el campo. La evaluación en el campo y la incorporación de datos sobre el uso real de un corredor por parte de los jaguares y sus presas, tienen que realizarse antes de que se fijen los límites del corredor y se presenten a los gobiernos, a las comunidades locales y a los que trabajan en la planificación de la conservación. Los datos de campo también nos permiten integrar la presencia de especies presa en la identificación de los corredores, haciendo que estas conexiones sean importantes no sólo para los jaguares, sino también para una variedad de especies, aumentando así su contribución a la conservación biológica del jaguar a lo largo de su distribución.

Los mapas y análisis presentados aquí representan una estrategia de conservación práctica a lo largo de la distribución del jaguar, así como una plataforma para los ejercicios regionales y en sitios específicos para la especie. También creemos que este modelo provee ideas importantes para la planificación de iniciativas de conservación para otras especies. La implementación del corredor del jaguar, incluyendo investigación adicional y la conservación en las UCJs, es perpetua y necesitará de monitoreo continuo. Mientras que los *corredores en riesgo* son nuestra primera prioridad, otros factores como las personas, las políticas y el financiamiento juegan un rol en términos de dónde, cuándo y cómo implementar el corredor del jaguar. Los estudios en campo realizados por nuestros equipos y otros científicos en México, Centroamérica, Colombia y Brasil ya han indicado la presencia del jaguar en áreas de corredor predichas por el modelo. Un dato reciente que ilustra esto es la fotografía de un jaguar en un *corredor en riesgo* en el centro de México, donde se consideraba que los jaguares ya no existían desde hacía largo tiempo (Monroy-Vilchis et al., 200)

Para que un corredor de tamaño importante tenga la oportunidad de ser exitoso y sostenible, los que trabajan en conservación deben lidiar con un laberinto de elementos que incluyen la tenencia de la tierra, el uso del suelo, aspectos de jurisdicción y asuntos legales, antes de decidir la estrategia y el enfoque a seguir. Cada corredor tiene su conjunto particular de condiciones, amenazas y oportunidades que deben abordarse para lograr su implementación. Los compromisos económicos y políticos a largo plazo son componentes claves del proceso.

Reconocimientos

Nos gustaría agradecer a los siguientes expertos en jaguares por sus insumos sobre los parámetros de dispersión utilizados en este análisis: M. Aranda, S. Cavalcanti, A. González-Fernández, B. Harmsen, M. Kelly, A. Kuroiwa, R. McNab, B. Miller, R. Moreno, A. Noss, J. Polisar, O. Rosas Rosas, S. Silver y R. Wallace. Deseamos expresar nuestro agradecimiento a la Fundación Liz Claiborne and Art Ortenberg, a la Sociedad para la Conservación de la Vida Silvestre (WCS), y al Departamento de Estado de los Estados Unidos por el financiamiento y apoyo a este trabajo. Deseamos agradecer a H. Quigley, L. Hunter y a los editores de la revista por realizar la revisión del manuscrito.

Referencias

- Adriaensen, F., Chardon, J.P., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H., Matthysen, E., 2003. The application of 'least-cost' modeling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64, 233-247.
- Beier, P., 1993. Determining minimum habitat areas and habitat corridors for cougars. *Conservation Biology* 7, 94-108.
- Beier, P., Majka, D., Spencer, W.D., 2008. Forks in the Road: Choices in Procedures for Designing Wildland Linkages. *Conservation Biology* 22, 836-851.
- Beier, P., Noss, R., 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12, 1241-1252.
- Bélisle, M., 2005. Measuring Landscape Connectivity: The challenge of behavioural landscape ecology. *Ecology* 86, 1988-1995.
- Boecklen, W.J., 1986. Optimal design of nature reserves: consequences of genetic drift. *Biological Conservation* 38, 323-338.
- Brown, J.H., Kodric-Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58, 445-449.
- Carroll, C., Noss, R.F., Paquet, P.C., Schumaker, N.H., 2003. Use of population viability analysis and reserve selection algorithms in regional conservation plans. *Ecological Applications* 13, 1773-1789.
- Coulon, A., Cosson, J.F., Angibault, J.M., Cargnelutti, B., Galan, M., Morellet, N., Petit, E., Aulangnier, S., Hewison, J.M., 2004. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology* 13, 2841-2850.
- Crawshaw Jr., 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 Jr., P.G., 1995. Comparative ecology of ocelot (*Felis pardalis*) and jaguar (*Panthera onca*) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina. Unpublished Thesis, University of Florida, Gainesville.
- Crooks, K.R., 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* 16, 488-502.
- De Almeida, T., 1990. Jaguar hunting in the Mato Grosso and Bolivia. Safari Press, Long Beach, CA.
- Dickson, B.G., Jenness, J.S., Beier, P., 2005. Influence of vegetation, topography, and roads on cougar movement in southern California. *Journal of Wildlife Management* 69, 264-276.
- Eizirik, E., Kim, J., Menotti-Raymond, M., Crawshaw Jr., P.G., O'Brien, S.J., Johnson, W.E., 2001. Phylogeography, population history and conservation genetics of jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). *Molecular Ecology* 10, 65-79.
- Epps, C.W., Wehausen, J.D., Bleich, V.C., Torres, S.G., Brashares, J.S., 2007. Optimizing dispersal and corridor models using landscape genetics. *Journal of Applied Ecology* 44, 714-724.
- Frankham, R., 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* 10, 1500 - 1508.
- Frankham, R., 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation* 126, 131-140.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A., 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gilpin, M., Hanski, I., 1991. Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. Academic Press, San Diego, California.
- Gilpin, M.E., Soulé, M.E., 1986. Minimum viable populations: process of species extinctions, In: Soulé, M.E. (Ed.), Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 19-34.
- Ginsberg, J., 2001. Setting priorities for carnivore conservation: what makes carnivores different? In: Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D., Wayne, R.K. (Eds.), Carnivore Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 498-523.
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41-49.
- Hanski, I., Ovaskainen, O., 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404, 755-758.

- Harris, L.D., 1984. The fragmented forest: Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. The University of Chicago Press, Chicago.
- Harris, L.D., Scheck, J., 1991. From implications to applications: the dispersal corridor principle applied to the conservation of biodiversity. In: Saunders, D.A., Hobbs, R.J. (Eds.), *Nature Conservation 2: The role of corridors*. Chipping Norton, New South Wales, Australia, pp. 189-220.
- Hilty, J.A., Lidicker Jr., W.Z., Merenlender, A.M., 2006. *Corridor ecology: the science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation*. Island Press, Washington D.C.
- Horskins, K., Mather, P.B., Wilson, J.C., 2006. Corridors and connectivity: when use and function do not equate. *Landscape Ecology* 21, 641-655.
- IUCN, 2009. IUCN Red List of Threatened Species, In Version 2009.1. <www.iucnredlist.org>.
- Johnson, W.E., Eizirik, E., O'Brien, S.J., 2002. Evolution and genetics of jaguar populations: Implications for future conservation efforts. In: Medellin, R.A., Equihua, C., Chetkiewicz, C., Crawshaw Jr., P.G., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J., Sanderson, E., Taber, A. (Eds.), *Jaguars in the new millennium: A status assessment, priority detection, and recommendations for the conservation of jaguars in the Americas*. Universidad Nacional Autonoma de Mexico and Wildlife Conservation Society, Mexico D.F., pp. 519-534.
- Kautz, R., Kawula, R., Hoctor, T., Comiskey, J., Jansen, D., Jennings, D., Kasbohm, J., Mazzotti, F., McBride, R., Richardson, L., Root, K., 2006. How much is enough? Landscape-scale conservation for the Florida panther. *Biological Conservation* 130, 118-133.
- Larson, S.E., 1997. Taxonomic re-evaluation of the jaguar. *Zoo Biology* 16, 107-120.
- Lehmann, L., Perrin, N., 2006. On metapopulation resistance to drift and extinction. *Ecology* 87, 1844-1855.
- Leopold, A.S., 1959. *Wildlife of Mexico*. University of California Press, Berkeley.
- Lidicker Jr., W.Z., Koenig, W.D., 1996. Responses of terrestrial vertebrates to habitat edges and corridors. In: McCullough, D.R. (Ed.), *Metapopulations and wildlife conservation*. Island Press, Washington D.C., pp. 85-109.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, A., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 2248-2255.
- McRae, B.H., 2006. Isolation by Resistance. *Evolution* 60, 1551-1561.
- McRae, B.H., Beier, P., 2007. Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings National Academy of Sciences* 104, 19885-19890.
- Mech, S.G., Hallett, J.G., 2001. Evaluating the effectiveness of corridors: a genetic approach. *Conservation Biology* 15, 467-474.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, Washington, D.C.
- Mills, L.S., Allendorf, F.W., 1996. The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology* 10, 1509-1518.
- Monroy-Vilchis, O., Sanchez, O., Aguilera-Reyes, U., Suarez, P., Urios, V., 2008. Jaguar (*Panthera onca*) in the state of Mexico. *The Southwestern Naturalist* 53, 533-537.
- Naves, J., Wiegand, T., Revilla, E., Delibes, M., 2003. Endangered species constrained by natural and human factors: the case of brown bears in northern Spain. *Conservation Biology* 17, 1276-1289.
- Noss, R.F., 1987. Corridors in real landscapes: a reply to Simberloff and Cox. *Conservation Biology* 1, 159-164.
- Pimm, S.L., Russell, G.J., Gittleman, J.L., Brooks, T.M., 1995. The future of Biodiversity. *Science* 269, 347-350.
- Pither, J., Taylor, P.D., 1998. An experimental assessment of landscape connectivity. *Oikos* 83, 242-257.
- Pocock, R.I., 1939. The races of jaguar (*Panthera onca*). *Novitates Zoologicae* 41, 406-422.
- Purvis, A., Mace, G.M., Gittleman, J.L., 2001. Past and future carnivore extinctions: a phylogenetic perspective. In: Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D., Wayne, R.K. (Eds.), *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 11-34.
- Rabinowitz, A., 2005. Saving jaguars throughout their range: from theory to practice. In: Guynup, S. (Ed.), 2006 *State of the Wild: a global portrait of wildlife, wildlands, and oceans*. Island Press, Washington, D.C., pp. 178-185.

- Ray, N., Lehmann, A., Joly, P., 2002. Modeling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation* 11, 2143-2165.
- Ruiz-Garcia, M., Payan, E., Murillo, A., Alvarez, D., 2006. DNA Microsatellite characterization of the jaguar (*Panthera onca*) in Colombia. *Genes Genet. Syst.* 81, 115-127.
- Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W., Hanski, I., 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly population. *Nature* 392, 491-494.
- Sanderson, E., Forrest, J., Loucks, C., Ginsberg, J., Dinerstein, E., Seidensticker, J., Leimgruber, P., Songer, M., Heydlauff, A., O'Brien, T., Bryja, G., Klenzendorf, S., Wikramanayake, E., 2006. Setting Priorities for the Conservation and Recovery of Wild Tigers: 2005-2015. The Technical Assessment. WCS, WWF, Smithsonian, and NFWF-STF, New York-Washington, D.C. .
- Sanderson, E.W., Redford, K.H., Chetkiewicz, C.B., Medellin, R.A., Rabinowitz, A.R., Robinson, J.G., Taber, A.B., 2002. Planning to Save a Species: the Jaguar as a Model. *Conservation Biology* 16, 58-71.
- Simberloff, D., Cox, J., 1987. Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology* 1, 63-71.
- Simberloff, D., Farr, J.A., Cox, J., Muhlman, D.W., 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology* 6, 493-504.
- Singleton, P.H., Gaines, W., Lehmkuhl, J.F., 2002. Landscape Permeability for Large Carnivores in Washington: A Geographic Information System Weighted Distance and Least-Cost Corridor Assessment. In: U.S. Forest Service Department of Agriculture (Ed.), Research Paper. PNW-RP. U.S.F.S. Pacific Northwest Research Station.
- Sondgerath, D., Schroder, B., 2001. Population dynamics and habitat connectivity affecting the spatial spread of populations: A simulation study. *Landscape Ecology* 17, 57-70.
- Soulé, M.E., Mills, L.S., 1998. No need to isolate genetics. *Science* 282, 1658-1659.
- Stanley, T.R., Royle, J.A., 2005. Estimating site occupancy and abundance using indirect detection indices. *Journal of Wildlife Management* 69, 874 - 883.
- Stockwell, C.A., Hendry, H.P., Kinnison, M.T., 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 94-101.
- Swank, W.G., Teer, J., 1989. Status of the jaguar -- 1987. *Oryx* 23, 14-21.
- Theobald, D.M., 2006. Exploring the functional connectivity of landscapes using landscape networks, In: Crooks, K.R., Sanjayan, M. (Eds.), *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 416-443.
- Thorbjarnarson, J., Mazzotti, F., Sanderson, E., Buitrago, F., Lazcano, M., Minkowski, K., Muniz, M., Ponce, P., Sigler, L., Soberon, R., Trlancia, A.M., Velasco, A., 2005. Regional habitat conservation priorities for the American crocodile. *Biological Conservation* 128, 25-36.
- Wikramanayake, E., Dinerstein, E., Robinson, J.G., Karanth, U., Rabinowitz, A., Olson, D., Mathew, T., Hedao, P., Conner, M., Hemley, G., Bolze, D., 1998. An ecology-based method for defining priorities for large mammal conservation: the tiger as case study. *Conservation Biology* 12, 865-878.
- Wikramanayake, E., McKnight, M., Dinerstein, E., Joshi, A., Gurung, B., Smith, D., 2004. Designing a conservation landscape for tigers in human-dominated environments. *Conservation Biology* 18, 839-844.
- Woodroffe, R., Ginsberg, J.R., 1998. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280, 2126-2128.
- Woodroffe, R., Thirgood, S., Rabinowitz, A., 2005. *People and wildlife: conflict and coexistence*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Young, A.G., Clarke, G.M., 2000. Conclusions and future directions: What do we know about the genetic and demographic effects of habitat fragmentation and where do we go from here? In: Young, A.G., Clarke, G.M. (Eds.), *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, England, pp. 361-366.
- Zeller, K.A., 2007. *Jaguars in the New Millennium Data Set Update: The State of the Jaguar in 2006*. Wildlife Conservation Society, Bronx, New York.