

TAMAÑO POBLACIONAL Y CONSERVACIÓN DEL JAGUAR EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA DE CALAKMUL, CAMPECHE, MÉXICO

Gerardo Ceballos, Cuauhtémoc Chávez,
Antonio Rivera y Carlos Manterola

Abstract: Jaguars are among the world's most attractive and charismatic wildlife species. Historically they roamed from southern United States to northern Argentina, but habitat destruction and illegal hunting has reduced both the jaguar's geographic range and population size. The species is globally considered near-threatened and endangered in several countries. Of all the large cats of the world, jaguars are ecologically the least known. In this study we evaluate the population ecology and conservation status of jaguars in the Calakmul biosphere reserve in southern Mexico. We captured eight jaguars, five males and three females, and radio-tracked them from 1997 to 1999. Home-range size for four jaguars was on average 41 km² with a range from 32 to 59 km²; males have larger home-ranges than females. We estimated a density of 1 individual per 15 km², indicating an estimated population size in the reserve of 482 jaguars. The jaguar population size in major forest reserves (> 1 000 km²) in the Mayan region, that is southern Mexico, and northern Guatemala and Belize was estimated at 2 000 individuals. However, only reserves in Mexico and Guatemala were large enough to maintain a jaguar population larger than 400 individuals. Our results have clear implications for the conservation of jaguars in Calakmul and the Mayan region, indicating that any strategy for their long-term maintenance has to consider the size and connectivity of reserves, the minimum population size of jaguars in specific reserves or sets of reserves, the incorporation as reserves of key areas for the movements of jaguars, and the conservation of the semi-natural matrix of forest remnants and human dominated habitats through incentives in order to reduce reserve isolation.

Resumen: El jaguar se encuentra entre las especies de fauna silvestre más carismáticas y atractivas. En tiempos históricos se distribuyeron desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina; sin embargo, la destrucción del hábitat y la cacería ilegal han causado una seria reducción en su área de distribución y tamaño poblacional. Actualmente se le considera una especie amenazada y en peligro de extinción en varios países. El jaguar es, entre los grandes felinos, la especie menos estudiada. En este estudio evaluamos la ecología poblacional y el estado de conservación de esta especie en la reserva

Palabras clave: Jaguar, ecología, población, conservación, Campeche, México.

de la biosfera de Calakmul. En el estudio capturamos ocho jaguares, de los cuales cinco eran machos y tres hembras, y los seguimos con radiocollares de 1997 a 1999. El área de actividad de cuatro ejemplares fue de 41 km² en promedio, con un rango de 32 a 59 km²; los machos tuvieron áreas de actividad mayores que las hembras. Con estos datos estimamos una densidad poblacional de 1 individuo por cada 15 km², lo que sugiere que la población total de la reserva es, probablemente, de alrededor de 482 jaguares. La población de las mayores reservas (> 1 000 km²) de la Región Maya, es decir, del sureste de México y noroeste de Guatemala y Belice, fue estimada en 2 000 individuos. Sin embargo, sólo las reservas en México y Guatemala fueron suficientemente grandes para mantener poblaciones de más de 400 individuos. Nuestros resultados tienen claras implicaciones para la conservación de los jaguares en Calakmul y la selva maya, e indican que una estrategia adecuada para su conservación a largo plazo requiere de consideraciones sobre el tamaño y la conectividad de las reservas, el tamaño mínimo de las poblaciones de jaguares en reservas específicas o grupos de reservas, la incorporación como reservas de áreas críticas para los movimientos de los jaguares, y la conservación de la matriz seminatural de remanentes de selva y ambientes perturbados por actividades humanas, a través de incentivos, para reducir el aislamiento de las reservas.

INTRODUCCIÓN

Los jaguares se encuentran entre las especies de fauna silvestre más carismáticas del planeta. Para las antiguas culturas mesoamericanas como los Mayas y los Aztecas, eran un símbolo que representaba la excelencia, lo sagrado y lo misterioso; eran los *Señores* de las selvas tropicales de América. Históricamente, los jaguares se distribuyeron desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina (Seymour, 1989). Sin embargo, la destrucción de los ecosistemas naturales y la cacería ilegal han tenido como resultado una gran reducción tanto de su área de distribución como del tamaño de sus poblaciones, de tal manera que mundialmente la especie está considerada amenazada de extinción y, en diversos países, en peligro de extinción (UICN, 1996; SEDESOL, 1994). De hecho, los jaguares prácticamente han desaparecido de algunos países como El Salvador y los Estados Unidos, y de grandes regiones de sus límites de distribución norte y sur en México y Argentina.

De todos los grandes felinos del mundo, los jaguares son de los menos conocidos, ya que existe muy poca información cuantitativa sobre aspectos importantes de su ecología de poblaciones, historia de vida y patrones de actividad (Sunquist, este volumen). Son carnívoros en la cima de las cadenas tróficas, que necesitan de áreas muy extensas para mantener poblaciones viables. Por ejemplo, con el fin de asegurar su existencia en el Pantanal de Brasil, sería necesario proteger dos áreas de entre 2 000 y 3 000 km² cada una, conectadas por un corredor de vegetación riparia (Quigley y Crawshaw, 1992). En México, las tendencias en la destrucción

del hábitat y deforestación, y la información cualitativa sobre la distribución de los jaguares, indican que la especie ha desaparecido en muchas regiones (Ceballos y Navarro, 1991; Aranda, 1998), por lo que se le considera en peligro de extinción (SEDESOL, 1994).

El último reducto extenso de selvas en México y Centroamérica se encuentra en la denominada Región Maya, que abarca una gran proporción del sureste de México y el noreste de Guatemala y Belice. Tales selvas forman un macizo natural que alberga la población más grande de jaguares al norte del Ecuador (Swank y Teer, 1989; Vaughan, este volumen). Sin embargo, el avance de la agricultura y la cría de ganado están fragmentando rápidamente las selvas de esta región. Por ejemplo, en México la cobertura de la selva tropical perennifolia ha sido reducida a menos de 40% de su extensión original (Maser *et al.*, 1997; Cuarón, 1997). Por otro lado, la fragmentación del hábitat en Centroamérica ha llevado a que Archie Carr III propusiera el establecimiento de una red de reservas y corredores, denominada Paseo Pantera, para mantener una población viable de jaguares en toda la región (Vaughan, este volumen).

Los jaguares están protegidos en México y su cacería está estrictamente prohibida (SEDESOL, 1994). En un esfuerzo por proteger a esta y otras especies tropicales con problemas de conservación, el gobierno mexicano decretó una extensa área natural protegida, denominada reserva de la biosfera Calakmul, en Campeche en 1989. Calakmul es una región que todavía mantiene aproximadamente un millón de hectáreas de selvas tropicales relativamente bien conservadas (Cuarón, 1997), donde los jaguares son relativamente comunes (Aranda, 1990). Con objeto de diseñar una estrategia adecuada para la conservación a largo plazo del jaguar en Calakmul se necesita información sólida sobre su densidad, tamaño poblacional y requerimientos de hábitat. Esto es relevante en particular cuando se considera que, en las últimas décadas, miles de inmigrantes se han establecido en las áreas que rodean la reserva (Ericson *et al.*, 1999), incrementando la fragmentación de la selva en las mismas a través de la deforestación, la cacería furtiva y la posibilidad de conflictos de jaguares con los intereses de ganaderos.

En 1997 iniciamos un programa sobre la ecología y conservación de los jaguares en la reserva de Calakmul, con el objetivo de entender los problemas a los que estos países se enfrentan en la región y generar información que sirviera de base para diseñar estrategias para su conservación a largo plazo en la misma. En este trabajo resumimos los resultados preliminares de nuestro estudio, que específicamente enfocó las siguientes preguntas: ¿Cuál es la densidad del jaguar en Calakmul? ¿Cuál es el tamaño poblacional? ¿De qué tamaño es su área de actividad? ¿Hay diferencias en el área de actividad entre machos y hembras? ¿Cuál es el patrón de actividad diaria y estacional? ¿Difiere éste entre machos y hembras? ¿Có-

mo afecta la fragmentación del hábitat al jaguar a través del efecto de borde? ¿Cuál es la población total de jaguar en la Región Maya? ¿Es posible establecer una red de reservas para proteger a los jaguares en el sur de México y el norte de Centroamérica?

ÁREA DE ESTUDIO

Reserva de la biosfera de Calakmul

La reserva de la biosfera Calakmul (17° 09' a 19° 12'N y 89° 09' a 90° 08' O) se encuentra en el municipio de Calakmul, estado de Campeche, en el sureste de México (Fig. 1). Es un área relativamente plana que varía de 100 a 300 msnm, cubriendo un área de 723 185 hectáreas. La reserva tiene dos zonas núcleo que abarcan un área aproximada de 248 000 ha y una zona de amortiguamiento de 479 924 ha (Fig. 1).

Las características físicas y bióticas de la región están descritas en detalle en Gómez Pompa y Dirzo (1995) y en el Plan de Manejo de la reserva (SEMARNAP, 2000), referencias de donde proviene la siguiente información. El clima tropical de la región está clasificado como caliente y húmedo, y se caracteriza por una estacionalidad marcada en las lluvias y una temperatura anual promedio de 24.9 °C. La lluvia se concentra en los meses de junio a noviembre, seguida de una estación seca pronunciada desde diciembre hasta mayo o junio. La precipitación anual promedio varía de 1 000 a 1 500 mm. Se han registrado aproximadamente 550 especies de vertebrados y más de 1 600 especies de plantas vasculares, muchas consideradas en riesgo de extinción. La fauna de la reserva está relativamente bien protegida. Hay poblaciones grandes de muchas especies consideradas en peligro de extinción en México como el pecarí de labio blanco (*Tayassu pecari*), el águila elegante (*Spizaetus ornatus*) y el zopilote rey (*Sarcoramphus papa*).

La composición de especies de plantas tiene un alto grado de heterogeneidad asociada con la profundidad y tipo de suelo y con el drenaje que presenta. Las comunidades vegetales más importantes de la reserva son la selva tropical perennifolia, la selva semi-decidual y la selva estacional caducifolia (Gómez Pompa y Dirzo, 1995). La selva tropical perennifolia se encuentra en 5% del área de la reserva y está dominada por árboles como *Manilkara achras*, *Talisia olivaeformis*, *Brosimum alicastrum*, *Stemmadenia donnell-smithi*, *Bursera simaruba* y *Cedrela odorata*. La selva semidecidual es la comunidad dominante y cubre alrededor de 50% de la reserva. Especies de plantas importantes en esta comunidad son *Vitex gaumeri*, *Lonchocarpus* sp., *L. yucatanensis*, *Malmea depresa*, *Croton reflexifolius*, *Caesalpinia*

basco, Veracruz, Chiapas y Michoacán. La reserva está dividida en dos por una carretera federal de dos carriles (núm. 186) y varios caminos de terracería (Fig. 1).

Campamento Costa Maya

Nuestro sitio de estudio se localiza en la parte sur de la reserva, al oeste del poblado Narciso Mendoza (Fig. 1). Comprende un área de aproximadamente 60 km² en una región denominada Costa Maya (18° 14' N, 90° 37.5' O). Este sitio se localiza en una de las áreas núcleo de la reserva, donde la única actividad permitida es la investigación científica. La vegetación dominante es la selva semidecidual, que fue afectada en décadas pasadas por la colecta de goma y algo de extracción de madera. La cacería ilegal de subsistencia todavía es relativamente común en las áreas cercanas a este poblado Narciso Mendoza. En el área de estudio hay un camino de terracería en forma de ocho, de 33 km de largo que usamos intensamente para el trabajo de campo.

MÉTODOS

Captura y rastreo

La captura de los jaguares se efectuó exclusivamente durante los meses secos del año, de enero a mayo entre 1997 y 1999. El trabajo de campo en los otros meses del año consistió exclusivamente en el rastreo de los animales con radiocollares. Las razones principales de este esquema de trabajo en el campo es que Calakmul se inunda parcialmente durante la estación de lluvias, lo que hace prácticamente imposible el trabajo de campo durante parte de ese período. Todos los jaguares fueron capturados utilizando sabuesos, con los que se les persiguió hasta que se encaramaron en un árbol. Esa técnica ha sido ampliamente utilizada en cacerías y estudios científicos (Crawshaw y Quigley, 1991; Hoogesteijn y Mondolfi, 1992). El uso de perros sabuesos es una técnica efectiva y segura, pues evita que los jaguares permanezcan atrapados en el campo por períodos prolongados. El área donde estamos llevando a cabo nuestro estudio está próxima a asentamientos humanos y un jaguar en una trampa sería una presa muy fácil para los cazadores furtivos.

Una vez que el animal había trepado un árbol, se evaluaba si era adecuado colocarle un radiocollar (figura 2). La evaluación consideró básicamente, si se tra-



Figura 2. Un jaguar macho (Tony) con radiocollar en nuestro sitio de estudio (marzo de 1999).

taba de una nueva captura, edad, condición física y apariencia general del animal. A los jaguares nuevos se les disparó un dardo a una distancia de 3 a 8 m, utilizando el poder más bajo del rifle. El dardo era apuntado a músculo sólido de las patas traseras. Si el gato había subido demasiado alto (> 8 m) no se le disparaba debido a que podría herirse al caer. Se retiraba de la trayectoria entre el rifle y el jaguar cualquier objeto que pudiera desviar el dardo y lastimara al animal. Los animales capturados fueron inmovilizados utilizando una dosis de 11 a 16 mg/kg de Ketamina, la cual variaba dependiendo de la masa corporal de los animales. Una vez que el felino estaba en el suelo, se le cubrían los ojos con un trapo limpio de color oscuro y se humectaban con gotas. La herida del dardo fue tratada con un aerosol para ayudarle a cicatrizar y para evitar infecciones. Los ritmos respiratorio y cardíaco fueron vigilados para evaluar los efectos de la droga. Se tomaron las medidas corporales estándar de cada gato y a cada uno se le dio un nombre y asignó un número. Se utilizó el color y el tamaño de las tetas y de la vulva para juzgar la condición reproductiva de las hembras. Se calculó la edad con base en la morfología, color de la piel y dentición (Ashman *et al.*, 1983). Los gatos fueron clasificados en cinco categorías básicas: adultos viejos, adultos maduros, subadultos, cachorros grandes y cachorros pequeños. Cuando menos una persona se sentaba en silencio y a una distancia considerable del jaguar mientras éste se recuperaba de la droga, para reducir las probabilidades de heridas, ahogamiento o de que fuera cazado furtivamente.

Se colectaron los datos de telemetría en veinte semanas desde noviembre de 1997 hasta junio de 1999, con el uso de un equipo de radiotelemetría de mano y tres estaciones receptoras fijas (sistemas pico-nulas, con antenas de 14 elementos; Telonics, Inc.), colocadas en los puntos más altos del sitio de estudio. Las localizaciones de los jaguares se obtuvieron por triangulación, con una estimación preliminar del error de las estaciones fijas de alrededor de 2 grados. Los datos de telemetría fueron analizados con el programa TRAKER (Camponotus, 1994) para calcular los movimientos y las áreas de actividad, las cuales fueron calculadas utilizando el método del Polígono Convexo Mínimo (MCP por sus siglas en inglés, Mohr, 1947).

Densidad y tamaño poblacional

La densidad poblacional de los jaguares fue calculada utilizando la información sobre las áreas de actividad y el número de individuos residentes en el sitio de estudio. En ambos casos el tamaño de muestra fue pequeño, por lo que nuestras conclusiones deben ser consideradas todavía como preliminares y ser usadas con reservas. Utilizamos el tamaño de ámbito hogareño promedio para ambos sexos y el solapamiento promedio para todos los jaguares con radiocollar. Extrapolamos dicha información a toda la reserva, suponiendo que no habría diferencias importantes en la densidad de jaguar entre las principales comunidades vegetales.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Área de actividad, densidad y tamaño poblacional

En el período de estudio capturamos ocho jaguares en el sitio de estudio, cinco machos y tres hembras; todos menos uno fueron individuos adultos. Probablemente dos de los jaguares eran transeúntes, y se alejaron del sitio de estudio, y dos jaguares fueron atrapados recientemente, por lo que no tenemos suficientes datos de ellos. Por lo tanto, aquí presentamos los resultados de cuatro jaguares residentes que hemos podido seguir por más de seis meses (cuadro 1). La recepción a corta distancia de las señales del collar de radio y la accesibilidad limitada al sitio de estudio durante la estación de lluvias limitaron el número de registros. Recientemente fueron instaladas tres antenas fijas que mejoraron considerablemente la recepción y el número de localizaciones. Por lo tanto, la confianza de nuestros re-

Cuadro 1. Área de actividad de cuatro jaguares (*Panthera onca*) en la reserva de la biosfera de Calakmul, Campeche, México

Número de localizaciones	Nombre y sexo del jaguar	Tamaño del área de actividad (km ²)	Distancia (km)	Intervalo de tiempo (días)
15	Tony (M)	40.8	40.2	184
27	Shoe (M)	33.0	48.6	730
19	Rica (F)	59.2	52.9	460
14	Mitcha (F)	31.7	24.0	257
Promedio		41.2	28.1	403

El área de actividad fue calculada utilizando el Polígono Convexo Mínimo (Mohr, 1947). La distancia indica la suma de kilómetros viajados por cada jaguar entre registros sucesivos. M = Macho; F = Hembra.

Cuadro 2. Estimaciones de densidades de jaguar (*Panthera onca*) en diversos estudios en México y Sudamérica

Región	Densidad (jaguares/km ²)	Método	Referencia
El Pantanal (Brasil)	1/31-62	Telemetría	Crawshaw y Quigley, 1991
El Pantanal (Brasil)	1/22-25	Telemetría	Schaller y Crawshaw, 1980
Cockscomb (Belice)	1/13-16	Telemetría	Rabinowitz y Nottingham, 1986
Chamela (México)	1/25-65	Telemetría	Nuñez <i>et al.</i> , 1997
Calakmul (México)	1/15-22	Telemetría	Este estudio

Nótese que la densidad de jaguares ha sido estimada a que sea un jaguar en 13 a 75 km².

sultados se incrementará en el futuro conforme se incremente el número de muestra.

El tamaño del área de actividad para los cuatro jaguares fue de 41 km² en promedio, con un rango de 32 a 59 km² (cuadro 1). El solapamiento promedio en las áreas de actividad fue de 35%, siendo mayor en los machos (50%) que en las hembras (20%). Estas estimaciones están dentro del intervalo de variación reportadas en la literatura. El área de actividad de los jaguares muestra una gran variación temporal y espacial. El sexo, la edad, el tipo de hábitat y su productividad, y la interferencia humana son factores importantes que influyen en el tamaño del área de actividad de los jaguares (Crawshaw y Quigley, 1991).

La densidad estimada de jaguares (individuos/km²) en el sitio de estudio fue de un individuo por cada 15 a 30 km² según el grado de solapamiento utilizado (cuadro 2). En los 60 km² de nuestra área de estudio hubo cuatro jaguares residentes cuya área de actividad estuvo incluida casi por completo, lo que significa una densidad de 1 jaguar por cada 15 km². Si consideramos un solapamiento de 35%, entonces la densidad cambia a 1/30 km². Utilizamos am-

bos números para calcular la población total de jaguares en la reserva. El menor de nuestros valores es similar a las estimaciones de otro estudio en Belice (Rabinowitz y Nottingham, 1986), sin embargo, el mayor de ellos está dentro del rango obtenido en la mayoría de los estudios. Por ejemplo, las estimaciones de densidades para los jaguares residentes varían de 1 por 22 a 62/km² en el Pantanal (Schaller y Crawshaw, 1980; Crawshaw y Quigley, 1991) a 1 por 33/km² en el oeste de México (Núñez *et al.*, 1997).

Suponiendo que la densidad de jaguares sea homogénea en toda la reserva de la biosfera de Calakmul, calculamos una densidad poblacional adulta de 181 a 482 jaguares en toda la reserva. Si se considera que hay más de 300 000 ha de bosques afuera de la reserva, el tamaño de la población total de jaguares en la región debe ser más alto.

Poblaciones de jaguares en la Región Maya

Con base en la densidad de jaguares calculada para Calakmul, estimamos el tamaño total de la población para las reservas forestales más extensas (> 1 000 km²) de la Región Maya (cuadro 3). Debido a que la densidad de la población de jaguares

Cuadro 3. Tamaños poblacionales del jaguar (*Panthera onca*) utilizando dos estimaciones de densidades en las principales reservas forestales tropicales (> 1 000) km² en la Región Maya de México, Guatemala y Belice

Reserva	Área (km ²)	Tamaño poblacional (densidad)	
		1 ind/15 km ²	1 ind/30 km ²
I. MÉXICO			
Montes Azules, Chiapas	3 312	221	110
Calakmul, Campeche	7 231	482	241
Sian Ka'an, Quintana Roo	5 282	352	176
Yum Balam, Quintana Roo	1 540	103	51
II. GUATEMALA			
Carmelita-Uaxactún-Melchor, El Petén	7 079	471	235
Laguna del Tigre, El Petén	2 700	180	90
Mirador-Río Azul, El Petén	1 011	68	34
III. BELICE			
Parque nacional Chiquibul, Montañas Mayas	1 159	77	38
Río Bravo, El Petén	1 000	67	33
TOTAL	30 314	2 021	1 008

El tamaño y ubicación de las reservas fueron tomados de Cuarón (1997).

varía de acuerdo con las variables ambientales, como el tipo de hábitat y el tamaño de la presa, estas estimaciones, aunque imprecisas, pueden ser utilizadas para tener una idea general del estado de conservación de la especie en la región. En la Región Maya de México, Guatemala y Belice, hay nueve grandes reservas o redes de reservas, que cubren alrededor de 30 000 km², que probablemente mantienen entre 1 000 y 2 000 jaguares. La mayoría de estas reservas son lo suficientemente grandes para mantener a, cuando menos, 50 jaguares, pero solamente dos, Calakmul en México y Carmelita-Uaxactún-Melchor en Guatemala, tienen una extensión suficiente para mantener poblaciones mayores que 400 individuos. No hay reservas suficientemente grandes para mantener poblaciones de 500 jaguares. Estos resultados ilustran la necesidad de tener áreas protegidas adicionales en la Región Maya que funcionen como corredores para unir las reservas forestales y poder así mantener poblaciones viables de jaguares. Si las nueve redes de reservas son manejadas y protegidas adecuadamente, probablemente podrían mantener una población viable de jaguares a largo plazo.

El efecto de borde en el tamaño poblacional

Un problema severo con las reservas en México y Centroamérica es el incremento en su aislamiento como consecuencia de la destrucción del hábitat por actividades antropogénicas en las áreas que las rodean. Para evaluar el efecto de la fragmentación del hábitat en el tamaño poblacional del jaguar en Calakmul calculamos el área de la reserva que podría ser afectada de forma directa por las actividades humanas, si la reserva terminara aislada completamente en el futuro. Entre tales actividades se encuentran la cacería furtiva, la cacería de las presas del jaguar y otros factores que puedan reducir la densidad de jaguares en el límite de la reserva. Supusimos que habría un efecto de borde de 3 a 5 kilómetros, con base en los movimientos regulares del jaguar en nuestro sitio de estudio. Los resultados son sorprendentes. El área de la reserva que sería afectada varió de 24 a 33% (figura 3), con una disminución correspondiente en el tamaño de la población de jaguar. En estos cálculos, asumimos que había una relación lineal entre el área y el tamaño poblacional; sin embargo, hay evidencia de que en muchas especies de mamíferos y aves los efectos en la densidad poblacional pueden ser mayores que lo esperado, es decir, no lineales. En muchos casos podrían esperarse efectos mayores conforme el área se va reduciendo (Laurance y Bierregaard, 1997; Woodrofe y Ginsberg, 1998).

Son evidentes dos consecuencias principales del efecto de borde. Por un lado, los jaguares en un área grande (24 a 33%) de la reserva serían afectados direc-

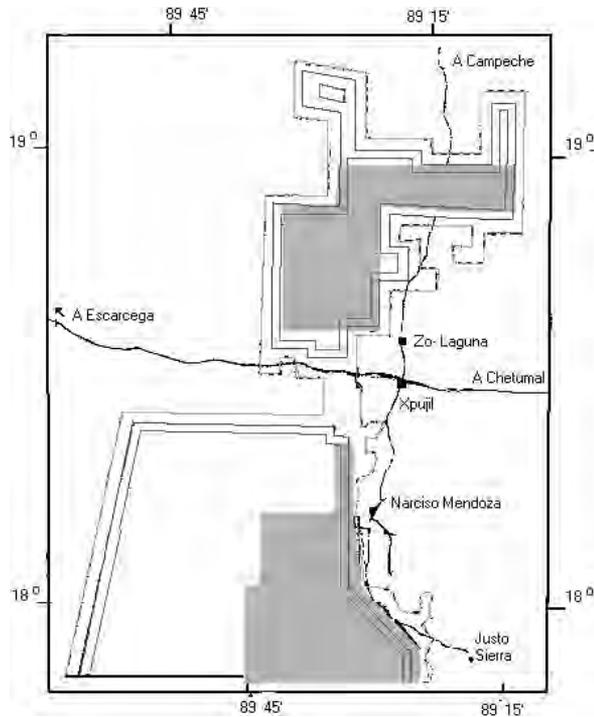


Figura 3. Pérdidas de área estimadas bajo efectos de borde de 3 y 5 km en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México.

tamente por la interferencia de los humanos y, en un caso extremo, el tamaño de la población de jaguar en la reserva podría ser afectado severamente (cuadro 4). Por el otro lado, en términos prácticos, las áreas núcleo de la reserva quedarían aisladas prácticamente y el tamaño de las zonas de amortiguamiento se reduciría. Los jaguares tendrían problemas para moverse libremente por la reserva. En estos escenarios creemos que el tamaño total de la población sería incluso menor que nuestras estimaciones, ya que la fragmentación progresiva del hábitat puede incrementar el riesgo de la extinción debido a factores demográficos, genéticos o estocásticos. Las poblaciones y reservas aisladas son más propensas a adquirir enfermedades, patógenos, depredadores e invasiones de especies exóticas (Wilcove, *et al.*, 1986; Robinson, *et al.*, 1995).

Cuadro 4. Estimaciones poblacionales de jaguares (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, asumiendo un efecto de borde de 3 y 5 km

	Área (ha)	Área perdida	Población de jaguar	
			1 ind/15 km ²	1 ind/30 km ²
Tamaño actual	723 185		482	241
Efecto de borde de 3 km	622 576	100 608 (24%)	415	207
Efecto de borde de 5 km	486 176	237 009 (33%)	324	162

Implicaciones para la conservación

Nuestros resultados tienen implicaciones claras para la conservación de los jaguares en Calakmul y la Región Maya. Aunque hay reservas con grandes extensiones en esta región, incluyendo Calakmul, muy pocas cuentan con un área suficiente para mantener poblaciones relativamente grandes de jaguares. Una recomendación con base en nuestro estudio es que se debe hacer un esfuerzo real para poner en práctica actividades fuera de las reservas orientadas a minimizar los efectos de borde y, consecuentemente, a reducir la fragmentación y aislamiento de las reservas. Es claro también que las reservas en la Región Maya tienen que estar unidas a través de corredores de hábitat adecuado para formar una red regional de reservas. Éste es un paso fundamental para incrementar el área protegida disponible, para reducir el aislamiento de las reservas y para crear condiciones adecuadas para el movimiento y dispersión de los jaguares y otras especies. Archie Carr III y otros científicos han propuesto ideas similares —el proyecto Paseo Pantera y el Corredor Biológico Mesoamericano.

Una ventaja de esta estrategia es que los jaguares, al ser carnívoros grandes que necesitan grandes extensiones de hábitat poco perturbado para mantener poblaciones viables, pueden ser utilizados como *especies sombrilla*, cuya conservación, y por lo tanto, la de áreas externas, asegurará la protección de muchas otras especies de plantas y animales (Newark, 1996; Terborgh, 1992). Hay cierto sentido de urgencia porque la degradación ambiental, especialmente la destrucción del hábitat, está progresando a una tasa rápida. A menos que se pongan en práctica medidas de conservación efectivas en las próximas décadas, muchas especies, como los jaguares, enfrentarán un alto riesgo de extinción en la Región Maya. La pérdida de estas especies seguramente tendrá efectos severos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas selváticos, reduciendo el valor de las reservas y poniendo en peligro la sobrevivencia de gran parte de la diversidad biológica regional. Aparte de la naturaleza trágica de este escenario, las implica-

ciones para el bienestar de los seres humanos son inmensas porque, conforme el bosque es destruido, los servicios naturales que provee también lo son.

AGRADECIMIENTOS

Hemos recibido el amable apoyo de muchos individuos e instituciones. Estamos extremadamente agradecidos con todos ellos. Sierra Madre, el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, Estafeta Mexicana, Safari Club Internacional, Ferrero de México y Kimberly Clark apoyaron el proyecto con financiamientos parciales. Quisiéramos agradecer a las autoridades mexicanas de la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP, INE, PROFEPA) y a la dirección de la reserva de Calakmul, por proporcionarnos los permisos para trabajar con los jaguares y ayudarnos a supervisar el proyecto. Patricio Robles Gil, Felipe Ramírez, Bill Wall, Howard Quigley, José de la Gala e Ignacio March han proporcionado apoyo y consejo en diferentes aspectos del estudio. Finalmente, queremos dar un reconocimiento al continuo apoyo de la Universidad Nacional Autónoma de México.

LITERATURA CITADA

- ARANDA, M. 1990. El jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de Calakmul: morfometría, dieta y densidad poblacional. Tesis de maestría, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- . 1996. Distribución y abundancia del jaguar (*Panthera onca*) en el estado de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 68:45-52.
- . 1998. Densidad y estructura de una población del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera Calakmul. Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 75:199-201.
- ASHMAN, D., CHRISTENSEN, G.C., HESS, M.C., TSUKAMOTO, G.K. y M.S. WICHERSHAM. 1983. The mountain lion in Nevada. Nevada Department of Wildlife, Reno, Nevada.
- CAMPONOTUS, AB. 1994. Tracker version 1.1. Wildlife tracking and analysis software. User manual. Sweden.
- CEBALLOS, G. y D. NAVARRO. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp. 167-198 *in* Latin American mammalogy: history, biodiversity and conservation (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- CUARÓN, A. 1997. Land Cover changes and mammal conservation in Mesoamerica. Tesis doctoral. Cambridge University, England.

- CRAWSHAW, P.G. y H.B. QUIGLEY. 1991. Jaguar spacing, activity, and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology* 223: 357-370.
- ERICSON, J., M.S. FREUDENBERGER, y E. BOEGE. 1999. Population dynamics, migration, and the future of the Calakmul biosphere reserve. Occasional Papers No. 1, American Association for the Advancement of Science, Washington.
- GOMEZ POMPA, A. y R. DIRZO. 1995. Areas naturales protegidas de México. SEMARNAP, México, D.F.
- HOOGESTEIJN, R. y E. MONDOLFI, 1992. El jaguar. Tigre Americano. Armitaño Editores, Caracas, Venezuela.
- IUCN. 1996. IUCN Red List of Threatened animals. IUCN, Gland, Suiza.
- LAURANCE, W.F. y R.O. BIERREGAARD. 1997. Tropical Forest Remnants. The University of Chicago Press, Chicago, IL. USA.
- MACARTHUR, R.H. y E.O. WILSON. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MASERA, O.R., M.J. ORDOÑEZ y R. DIRZO, 1997. Carbon emissions from Mexican Forests: Current Situation and Long-term Scenarios. *Climatic Change* 35:265-295.
- MCCULLOUGH, D.R. 1996. Metapopulations and Wildlife Conservation. Island Press, Washington, D.C.
- MOHR, C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American mammals. *American Midland Naturalist*, 37: 223-249.
- NEWARK, W.D. 1996. Insularization of Tanzanian parks and the local extinction of large mammals. *Conservation Biology* 10:1549-1556.
- NUÑEZ, R., B. MILLER, y F. LINDZEY. 1998. Home Range, activity and habitat use by jaguars and pumas in a neotropical dry forest of Mexico. Seventh International Congress (Abstracts). Acapulco, Mexico.
- QUIGLEY, H.B. y P.G. CRAWSHAW. 1992. A conservation plan for the Jaguar in the Pantanal region of Brazil. *Conservation Biology* 61: 149-157.
- RABINOWITZ A.R. y B.G. NOTTINGHAM. 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of the Zoological Society of London*. 210:149-159.
- ROBINSON, S.K., F.R. THOMPSON III, T.M. DONOVAN, D.R. WHITEHEAD y J. FAABORG. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267:1987-1990.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Editorial LIMUSA, México, D.F.
- SANDELL, M. 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. Pp 164-182 *in* Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution (J.L. Gittleman, ed.). Chapman and Hall, London.
- SCHALLER, G.B. y P.G. CRAWSHAW. 1980. Movement patterns of jaguars. *Biotropica* 12: 161-168.
- SEDESOL, 1994. Norma Oficial Mexicana, NOM-059-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial de la Federación*, 438:2-60.

SEMARNAP, 2000.

SEYMOUR, K.L. 1989. *Panthera onca*. Mammalian species No. 340: 1-9.

SUNQUIST, este vol.

SWANK, W.G. y J.G. TEER. 1989. Status of the Jaguar-1987. *Oryx*, 23:14-21.

TERBORGH, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24:283-292.

VAUGHAN, este vol.

WILCOVE, D.S., C.H. McLELLAN y A.P. DOBSON. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. Pages 237-256 *in* Conservation Biology: The science of scarcity and diversity (M.E. Soulé, ed.). Sinauer, Sunderland, Mass.

WILCOX, B.A. y D.D. MURPHY. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* 125:879-87.

WOODROFFE, R. y J.R. GINSBERG. 1998. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280: 2126-2128.