



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

**MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y RECURSOS
NATURALES**

**CONECTIVIDAD DEL PAISAJE PARA GRANDES CARNÍVOROS EN EL
NORTE DE MÉXICO**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES**

P R E S E N T A:

ÁNGEL BALBUENA SERRANO

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado de México. Febrero de 2022.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

**MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y RECURSOS
NATURALES**

**CONECTIVIDAD DEL PAISAJE PARA GRANDES CARNÍVOROS EN EL
NORTE DE MÉXICO**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES**

P R E S E N T A:

ÁNGEL BALBUENA SERRANO

COMITÉ DE TUTORES

Dra. Martha Mariela Zarco González. Tutora académica

Dr. Octavio Monroy Vilchis. Tutor adjunto

Dr. Rogelio Carrera Treviño. Tutor adjunto

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado de México. Febrero de 2022.

Resumen

La pérdida y fragmentación del hábitat tiene efectos negativos sobre las poblaciones de grandes carnívoros. La conectividad del hábitat es esencial para mitigar los efectos de la fragmentación, mantener los procesos ecológicos, el intercambio de individuos y el flujo de genes entre poblaciones aisladas. En las últimas dos décadas se ha destacado la importancia de la conectividad del hábitat para las especies silvestres y ha aumentado el número de estudios que abordan este tema.

En el primer artículo de esta investigación se propusieron tres objetivos: 1) identificar áreas prioritarias para la conservación de tres grandes carnívoros en el norte de México, 2) los corredores que pueden mantener la conectividad entre ellas, e 3) identificar puntos de constricción que amenazan la conectividad. Se generaron modelos de distribución de especies para obtener un modelo de consenso de la distribución de cada carnívoro. Mediante la función inversa del gradiente de probabilidad de los modelos se calculó la matriz de resistencia entre las áreas prioritarias. Con el software Linkage Mapper, generamos los corredores, se calculó su centralidad (importancia) y la de las áreas prioritarias y se identificaron las áreas donde los corredores son más estrechos (es decir, puntos de constricción). Finalmente, se identificaron los principales elementos de fragmentación antrópica en los corredores más importantes.

Se identificaron 6 áreas prioritarias para jaguar, 20 para puma y 21 para oso negro, además de 5 corredores para jaguar, 22 para puma y 29 para oso negro. Los puntos de constricción fueron producidos por campos agrícolas, asentamientos humanos, carreteras o combinaciones de estos factores. Dependiendo del elemento de fragmentación en cada corredor, se propusieron estrategias específicas en los puntos críticos, por ejemplo, aplicar programas de restauración, incluidos los cruces de vida silvestre para mitigar los casos de muertes en carretera, promover programas de pago por servicios ambientales o compensación en casos de conflicto, para aumentar el apoyo de los habitantes locales para la conservación.

Los objetivos del segundo artículo fueron: 1) realizar una revisión de la literatura publicada sobre la conectividad del hábitat para los carnívoros en el continente americano y 2) caracterizar los países continentales de América a partir de tres variables y su relación con el número de estudios de conectividad realizados.

Mediante una revisión sistemática de artículos publicados entre los años 2000 y 2020 se cuantificó el número de estudios por región, país, familia y especie. Identificamos vacíos de información y caracterizamos cada país incluyendo la proporción de hábitat no modificado, la riqueza y el porcentaje de carnívoros amenazados, así como el porcentaje de territorio dentro de áreas protegidas. Se realizaron pruebas de G para verificar si el número de estudios de conectividad publicados correspondía con estas variables.

Se identificó que existe una tendencia creciente en el número de estudios a través del tiempo, sin embargo, el número de estudios no es proporcional entre países, entre familias o entre especies de carnívoros. La mayoría de los estudios se han realizado en Norteamérica, centrándose en grandes especies de carnívoros como jaguares, pumas y osos negros. Hay pocos estudios sobre la conectividad del hábitat en países con mayores tasas de fragmentación, altos porcentajes de especies amenazadas y poco territorio en áreas protegidas.

Esta investigación generó y actualizó el conocimiento sobre los corredores para tres grandes carnívoros en el norte de México y brindó una descripción general de los países y especies de carnívoros que han sido menos estudiadas en el continente americano.

Abstract

Habitat loss and fragmentation have negative effects on populations of large carnivores. Habitat connectivity is essential to mitigate the effects of fragmentation, maintain ecological processes, exchange of individuals, and gene flow between isolated populations. In the last two decades, the importance of habitat connectivity for wild species has been highlighted and the number of studies addressing this issue has increased.

In the first article of this research, three objectives were proposed: 1) identify priority areas for the conservation of three species of large carnivores in northern Mexico, 2) corridors that can maintain connectivity between them, and 3) constriction points. meaning habitat loss that threatens connectivity.

Species distribution models were generated to obtain a consensus model of the distribution of each carnivore. Using the inverse function of the probability gradient of the consensus models, the resistance matrix between the priority areas was calculated. Using Linkage Mapper software, we generated the corridors, calculated their centrality (importance) and priority areas, and identified the areas where the corridors are narrowest (i.e., pinch points). Finally, the main elements of anthropic fragmentation in the most important corridors were identified.

Six priority areas were identified for jaguars, 20 for pumas, and 21 for black bears, in addition to 5 corridors for jaguars, 22 for pumas, and 29 for black bears. The pinch points were produced by agricultural fields, human settlements, roads, or combinations of these factors. Depending on the element of fragmentation in each corridor, specific strategies were proposed at critical points, for example, applying restoration programs, including wildlife crossings to mitigate cases of road deaths, promoting payment programs for environmental services or compensation in cases of conflict, to increase local people's support for conservation.

The objectives of the second article were: 1) to review the published literature on habitat connectivity for carnivores in the American continent and 2) to characterize the continental

countries of America based on three variables and their relationship with the number of studies of connectivity made.

Through a systematic review of articles published between the years 2000 and 2020, we quantified the number of studies by region, country, family, and species. We identify information gaps and characterize each country including the proportion of unmodified habitat, the richness and percentage of threatened carnivores, as well as the percentage of territory within protected areas. G tests were performed to verify whether these variables corresponded to the number of published connectivity studies.

There is a growing trend in the number of studies over time, however, the number of studies is not proportional between countries, between families or between carnivore species. Most of the studies have been conducted in North America, focusing on large carnivore species such as jaguars, cougars, and black bears. There are few studies on habitat connectivity in countries with higher rates of fragmentation, high percentages of threatened species, and little territory in protected areas.

This research generated and updated the current knowledge about the corridors for three large carnivores in northern Mexico and provided a general description of the countries and species that have been less studied in the American continent.

Agradecimientos

Al pueblo mexicano, que a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) me otorgó una beca para la obtención del grado.

Índice

Resumen	3
Abstract	5
Agradecimientos	7
Índice de cuadros	9
Índice de figuras	10
Capítulo 1.- Introducción general	11
Capítulo 2.- Antecedentes	17
Capítulo 3.- Justificación	20
Capítulo 4.- Objetivos	22
Capítulo 5.- Material y método	23
- Artículo 1	23
Connectivity of priority areas for the conservation of large carnivores in northern Mexico.	
- Artículo 2	32
Biases and information gaps in the study of habitat connectivity for carnivores in the Americas	
Capítulo 6.- Resultados	36
- Artículo 1	36
Connectivity of priority areas for the conservation of large carnivores in northern Mexico.	
- Artículo 2	38
Biases and information gaps in the study of habitat connectivity for carnivores in the Americas.	
Capítulo 7.- Discusión general	40
Capítulo 8.- Conclusión general	44
Referencias	45
Material complementario del primer artículo	54

Índice de cuadros

Cuadro 1.- Variables utilizadas para generar los modelos de distribución potencial de puma, jaguar y oso negro en el norte de México.

Índice de figuras

Figura 1.- Área de estudio delimitada por provincias biogeográficas de la región norte de México.

Figura 2.- Método utilizado para identificar áreas prioritarias y su conectividad para la conservación del jaguar, puma y oso negro en el norte de México.

Figura 3.- Evidencia del primer artículo de investigación aceptado en la revista "*Journal for Nature Conservation*".

Figura 4.- Evidencia del segundo artículo de investigación enviado a la revista "*Mammal Review*".

Introducción general

Pérdida y fragmentación del hábitat

En las últimas décadas la demanda de recursos naturales se ha incrementado debido a las actividades antrópicas, como el desarrollo urbano, los sistemas agropecuarios, la deforestación y la creación de megaproyectos en prácticamente todos los ecosistemas (Wilson et al., 2016). Los efectos negativos de estas actividades pueden ser directos e indirectos, pero principalmente se reflejan en la pérdida de biodiversidad, disminución del tamaño de las poblaciones y sus áreas de distribución, así como en las funciones y servicios que brindan los ecosistemas. El incremento de estas actividades ha favorecido la pérdida y fragmentación del hábitat que actualmente son consideradas como una de las principales causas de pérdida de biodiversidad en todo el mundo (Crooks et al., 2017).

La pérdida de hábitat o su transformación favorece la fragmentación del hábitat, definida como el proceso en que áreas grandes y continuas de hábitat son reducidas y divididas en fragmentos o parches pequeños y aislados (Hilty et al., 2019). Esta división y produce cambios importantes, tanto en el ambiente físico como en el ecológico, afectando a todos los niveles de organización biológica y modificando el funcionamiento de los ecosistemas (Kutschera et al., 2016).

Consecuencias de la pérdida y fragmentación del hábitat

Los efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat han sido estudiados ampliamente, y se ha reportado que su impacto puede tener efectos diferentes sobre las especies, dependiendo del origen de la fragmentación (natural o inducida por humanos) existen variaciones entre la velocidad y los patrones de cambio, la escala de cambio (espacial y temporal) o la capacidad para restaurarse después del cambio (Hilty et al., 2019).

Derivado de esto podemos generalizar ciertas características, por ejemplo, la velocidad y los patrones de cambio en la fragmentación natural ocurren más lentamente comparado con la fragmentación antrópica. Por otra parte, la escala a la que ocurre la fragmentación humana es mucho mayor, afectando la gran mayoría de los ecosistemas. Finalmente, se han

observado periodos de recuperación menos prolongados en áreas fragmentadas de manera natural, en contraste, la fragmentación por acción humana que a menudo es irreversible, debido a la drástica pérdida de hábitat o las frecuentes modificaciones en el entorno que impiden la sucesión ecológica (Valenzuela-Aguayo et al., 2020).

Los impactos de la fragmentación sobre el hábitat son variables, el primer efecto será la división del hábitat en múltiples parches más pequeños, como consecuencia, aumentará el efecto de borde, la presencia de especies exóticas, pérdida de especies y diversidad genética. La variabilidad del número de parches, el tamaño y el aislamiento son factores que determinan en gran medida la vulnerabilidad de las especies a la fragmentación (Prugh et al., 2008).

Estudios han demostrado que la riqueza de especies aumenta a medida que incrementa el área de los parches, que existe correlación entre el área de los parches y el riesgo de extinción, y que la persistencia de las especies es mayor en parches de hábitat que no han sido aislados (Hanski, 2015). Si el proceso de pérdida de hábitat continua es más probable que los parches de hábitat más pequeños desaparezcan o queden completamente aislados.

El aislamiento de parches de hábitat es uno de los problemas más graves generados por la fragmentación del hábitat, esto es especialmente importante, ya que existen especies que requieren grandes áreas y es común que se desplacen entre parches para satisfacer sus requerimientos ecológicos. Estas especies pueden sobrevivir como meta-poblaciones aisladas, pero solo si la ubicación de dichos parches están lo suficientemente interconectados unos con otros (Hanski y Ovaskainen, 2003; Rybicki et al., 2020).

Las especies con altas tasas de movilidad teóricamente pueden sobrevivir al aislamiento ya que pueden moverse entre parches, sin embargo, esto no ocurre en todos los casos, aquellas especies que no tengan esta capacidad de moverse o la matriz de hábitat lo impida, disminuirán sus tasas de dispersión, el intercambio de individuos, la diversidad genética y por lo tanto el riesgo de extinción incrementará (Rybicki et al., 2020).

La conectividad del hábitat

Diversos enfoques se han empleado para mejorar la conectividad de los parches de hábitat que han quedado aislados (Correa-Ayram et al., 2016). En este documento se define a la conectividad como la medida de la capacidad de los organismos para moverse entre parches de hábitat (matriz), de esta manera, el grado de conectividad será variable para cada especie (o individuo), según su capacidad para dispersarse (Diniz et al., 2020). La matriz son todos los elementos diferentes a los parches de hábitat; entonces, si los parches consisten en bosques nativos, la matriz es otra cosa, por ejemplo: campos de cultivo, bosques talados, asfalto, fraccionamientos, centros comerciales y estacionamientos. Dependiendo del tipo de matriz, la capacidad de los animales para moverse a través de esta varía, ya que la matriz puede ser más o menos permeable, es decir, más fácil o difícil de atravesar para determinadas especies (Zeller et al., 2012; Diniz et al., 2018; Smith et al., 2019a).

Para mejorar la conectividad en zonas fragmentadas, los elementos más utilizados han sido los corredores ecológicos (Correa-Ayram et al., 2016), estos son rutas de hábitat que conectan y facilitan el movimiento no selectivo de especies entre los parches aislados. Entre otras características, los corredores deben permitir el desarrollo de interacciones ecológicas como la propagación de plantas y el intercambio genético (Santos et al., 2018; Hilty et al., 2019). Desde un punto de vista temporal, los corredores deben facilitar el movimiento de individuos, ya sea por minutos, horas o incluso diferentes periodos generacionales (Hilty et al., 2019), respecto a la escala de estos, esta puede variar, ya que existen corredores continentales como el Corredor Biológico Mesoamericano (Meyer et al., 2020), entre estados o áreas protegidas (regionales) como el Corredor Biológico para jaguar Calakmul-Laguna de Términos (Hidalgo-Mihart et al., 2018), o a nivel local como los cruces de fauna (Manteca-Rodríguez et al., 2021).

Conectividad estructural y funcional

Hay varias maneras de categorizar la conectividad, una distinción clave para los corredores ecológicos es que la conectividad tiene componentes tanto estructurales como funcionales.

La conectividad estructural es una medida de la permeabilidad del hábitat en función de las características físicas y la disposición de los parches de hábitat, las perturbaciones y otros elementos terrestres que son importantes para que los organismos se desplacen por su entorno (Hilty et al., 2019). El modelado de conectividad estructural tiene como objetivo identificar áreas a través de las cuales una variedad de especies puede moverse (Dickson et al., 2017). La conectividad funcional describe qué tan bien se realizan las funciones de los individuos como el movimiento de individuos y el intercambio genético (Rudnick et al., 2012; Weeks, 2017).

Identificación, diseño y evaluación

En los últimos años, la identificación, el diseño y la evaluación de la conectividad se han facilitado por el incremento de enfoques cuantitativos que pueden integrar grandes cantidades de información sobre las historias de vida de los organismos, como la calidad del hábitat y otras características esenciales para evaluar la conectividad de una población o especie (s) determinada (Diniz et al., 2020). Sin embargo, existen desafíos que en algunos casos pueden limitar la implementación de los corredores. Anteriormente los esfuerzos de planificación de conectividad han empleado tradicionalmente un enfoque de especies focales. Este método se basa en elegir un número limitado de especies para que sirvan como sustitutos de un conjunto más grande de especies (Paviolo et al., 2016) y modelar redes de conectividad para estas especies focales. Cuando los corredores se crean considerando el uso de especies objetivo, es de gran importancia comprender la biología de las especies para conocer las fortalezas y limitaciones que pueden mejorar la conectividad sobre la matriz de hábitat.

La opinión de expertos a menudo se usa para guiar la parametrización del modelo, por ejemplo, al asignar valores a la resistencia de ciertos elementos de la matriz e identificar rutas probables para las especies (Rabinowitz y Zeller, 2010). Los métodos de especies focales se han utilizado durante décadas y los estudios empíricos sugieren que han tenido éxito. Sin embargo, el modelado de conectividad de especies focales se vuelve difícil de implementar a gran escala; el proceso para realizar un análisis completo de conectividad de especies focales normalmente puede requerir meses o años y una gran inversión financiera

(Beier et al., 2011), no obstante, el uso de los Sistemas de Información Geográfica (SIG, por sus siglas en inglés) han sido una herramienta que ha facilitado el diseño de corredores con un buen desempeño (Correa-Ayram et al., 2016; Dickson et al., 2019).

Algunos de los aspectos que se consideran imprescindibles en el diseño del corredor son el tipo de hábitat utilizado por la especie, los requerimientos de dispersión (ámbito hogareño), los hábitos de las especies (especialistas o generalistas), el comportamiento o su tolerancia a las actividades antrópicas (Dolrenry et al., 2020). Por otra parte, la escala espacial y temporal tendrán gran importancia sobre la conectividad estructural y planificación de la conectividad, por ejemplo, la extensión geográfica influye en la calidad de los datos del hábitat que serán utilizados para identificar y priorizar los corredores (Weeks, 2017; Jezuino et al., 2021).

Identificar enfoques efectivos para mantener y restaurar la conectividad plantea varios desafíos, y nuestra comprensión de cómo se debe diseñar la conectividad para mitigar los impactos de la pérdida y fragmentación del hábitat aún no está completa. Los científicos y administradores deben enfrentar y superar varios desafíos inherentes a la evaluación y planificación de la conectividad (Jennings et al., 2020; Keeley et al., 2021). Es necesario mejorar la eficacia del diseño y la implementación de los corredores, principalmente durante la evaluación, ya que se necesita reducir la incertidumbre asociada con los modelos de conectividad, mediante la investigación sobre la persistencia de las especies, la ecología del comportamiento y la estructura de la comunidad, más aún para las especies que no han sido estudiadas, ya sea por falta de recursos o por la falta de datos (Petsas et al., 2020).

Evaluar y probar las respuestas de conectividad al cambio climático será fundamental para lograr los objetivos de conservación frente a los rápidos cambios que enfrentarán muchas comunidades y ecosistemas (Keeley et al., 2018). Todas estas áreas potenciales de avance no alcanzarán los objetivos de conservación si durante el diseño no se consideran aspectos sociales del paisaje, ya que es poco probable que los corredores puedan ser socialmente aceptados sin comunicar las decisiones al público en general, esto debe realizarse haciendo

uso de un lenguaje claro y significativo, resaltando la importancia de la conectividad para mejorar la conciencia y fortalecer las políticas para garantizar la conservación.

Antecedentes

Los estudios enfocados a estudiar la conectividad de paisaje en ecosistemas terrestres, dulceacuícolas y marinos han incrementado de manera considerable durante las últimas dos décadas (Correa-Ayram et al., 2016; Dickson et al. 2019). Los estudios se han centrado en la precisión de los métodos de evaluación (Kindlmann y Burel, 2008; Keeley et al. 2021), conectividad genética (Sork y Smouse, 2006), del paisaje (Rudnick et al., 2012) y conectividad climática (Keeley et al., 2018). También se han desarrollado métodos para modelar la conectividad del hábitat, incluida la teoría de grafos (Galpern et al., 2011), las rutas de menor costo (Adriaensen et al., 2003) y la teoría de circuitos (McRae y Beier, 2007; McRae et al., 2008). Además, se han desarrollado nuevos softwares, como Circuitscape (Dickson et al., 2019), UNICOR (Landguth et al., 2012) y LSCORRIDORS (Ribeiro et al., 2017), los cuales al estar asociados a sistemas de información geográfica han facilitado su diseño y evaluación.

Estos métodos se han utilizado con éxito para modelar la conectividad del hábitat de diferentes especies (Grafius et al., 2017; Pinaud et al., 2018; Suksavate et al., 2019) y para mitigar los conflictos entre humanos y vida silvestre (Buchholtz et al., 2020; Zeller et al., 2020). Los estudios realizados bajo estos enfoques han demostrado ser eficientes para identificar corredores para diferentes especies, incluidos grandes herbívoros o especies migratorias (Suksavate et al., 2019). La mayor cantidad de estudios de conectividad del hábitat se han centrado en los mamíferos, principalmente los grandes carnívoros (Correa-Ayram et al., 2016; Dickson et al., 2019). Se consideran especies importantes en los ecosistemas ya que juegan un papel clave en la regulación de las interacciones ecológicas, y los efectos de la fragmentación en sus poblaciones son severos, especialmente en aquellas con hábitos de especialistas (Ripple et al., 2014; Di Minin et al., 2016; Prugh y Sivy, 2020). Debido a que los grandes carnívoros son considerados como especies paraguas, existe un sesgo importante en cuanto al estudio de la conectividad.

En México existen estudios de conectividad del hábitat para jaguar en su área de distribución (Rabinowitz y Zeller, 2010) y en países como Argentina (Paviolo et al., 2018); Brasil (Morato et al., 2014; Silveira et al., 2014; Castilho et al., 2015) y México (Rodríguez-Soto et al., 2013). También análisis a nivel regional en la selva Maya (de la Torre et al., 2017) y la Sierra Madre Oriental (Dueñas-López et al., 2015). Los estudios de Rabinowitz y Zeller (2010) y Rodríguez-Soto et al. (2013) incluyeron todo México, pero identificaron diferentes corredores, probablemente por el método utilizado, ya que el primero se basó en la opinión de expertos y el segundo en modelos de distribución potencial (Rodríguez-Soto et al., 2011) y conectividad.

Para oso negro los estudios de conectividad se han realizado principalmente en Estados Unidos, demostrando que los corredores son más efectivos si se mantiene la cubierta forestal nativa y zonas ribereñas (Gantchoff y Belant, 2017). En México el modelo de distribución potencial más actual se realizó en 2016 (Monroy-Vilchis et al., 2016), considerando la presión ejercida sobre esta especie por la pérdida y fragmentación del hábitat es indispensable el diseño de corredores, ya que existen pocos estudios de conectividad para esta especie que es afectada por actividades antrópicas como la urbanización, red de carreteras y la seguridad fronteriza con Estados Unidos. Para puma se han realizado varios estudios sobre conectividad, con distintos estudios en Argentina (Paviolo et al., 2018), Brasil (Castilho et al., 2015) y la mayor cantidad en Estados Unidos (Dickson et al., 2013; Angelier et al., 2016). Aunque el puma es una especie con amplia distribución, se ve afectada por la fragmentación derivada del crecimiento urbano y la creación de vías de comunicación (Dickson et al., 2013).

En México los carnívoros son el cuarto Orden más diverso del grupo de los mamíferos y aproximadamente el 63% se encuentra en alguna categoría de riesgo (SEMARNAT, 2010), sin embargo, el número de estudios de conectividad realizado para carnívoros pequeños no ha sido proporcional al de grandes carnívoros, aunque también son susceptibles a la fragmentación del hábitat (Roemer et al., 2009).

De la misma manera el estudio de la conectividad también ha tenido sesgos importantes en las regiones donde se han estudiado, ya que la mayor cantidad de estudios (aproximadamente el 27%) hasta 2013 se completaron en los Estados Unidos de América. Investigadores europeos y norteamericanos realizaron el 79% de todos los estudios (Correa-Ayram et al., 2016). Este efecto podría deberse a las diferencias socioeconómicas entre países, ya que aquellos con mayores tasas de crecimiento económico son más tendenciosos a realizar investigaciones, ya que los países de bajos ingresos generalmente invierten menos en investigación y conservación de la biodiversidad (Waldron et al., 2013; Lindsey et al., 2017; da Silva et al., 2020).

Justificación

La pérdida y fragmentación del hábitat son consideradas las principales amenazas a la biodiversidad. Esta situación afecta especialmente a los carnívoros ya que son especies que requieren grandes áreas de hábitat para satisfacer sus requerimientos ecológicos. Uno de los métodos utilizados para mitigar los efectos de la fragmentación ha sido la implementación de corredores que mejoran la conectividad entre los parches de hábitat aislados, esta herramienta ha sido aplicada exitosamente a diferentes especies de carnívoros y uno de los enfoques ampliamente recomendados es la identificación de corredores para múltiples especies de carnívoros.

Este enfoque permite integrar la mayor cantidad de rasgos funcionales de los ecosistemas dentro del corredor con la finalidad de favorecer a una mayor cantidad de especies. Los grandes carnívoros han sido las especies más utilizadas para la identificación de corredores en gran parte de los estudios realizados, esta situación puede observarse en México con el jaguar ya que es la especie con mayor cantidad de estudios de conectividad, comparado con otros grandes carnívoros.

Derivado de esta situación, se considera necesaria la realización de nuevos estudios enfocándose a múltiples especies de carnívoros, en los cuales se desarrollen estrategias que permitan la identificación, diseño, priorización y restauración de los corredores más vulnerables a la fragmentación. Por otra parte, estudios previos han demostrado que existe sesgos en el estudio de la conectividad para los carnívoros, reflejándose en mayor cantidad de estudios para especies de grandes tallas comparados con carnívoros medianos o pequeños, así como en las regiones donde se han realizado dichos estudios.

Es necesario conocer la situación actual del estudio de la conectividad en un nivel más amplio. La conectividad del hábitat es una herramienta importante en biología de la conservación, ya que ofrece la posibilidad de identificar corredores ecológicos que facilitan la dispersión de los individuos. A partir de la identificación de los sesgos y los vacíos de información para las especies menos estudiadas y para las regiones donde existe menor

cantidad de estudios, la creación y aplicación de estrategias como las áreas naturales transfronterizas o la cooperación internacional puede ser más viable, especialmente en países con altas tasas de fragmentación, mayor porcentaje de especies amenazadas y menor porcentaje de territorio en áreas protegidas.

Objetivos

- 1.- Identificar áreas prioritarias para la conservación de tres especies de grandes carnívoros en el norte de México.
- 2.- Identificar los corredores que pueden mantener la conectividad entre ellos
- 3.- Identificar los puntos críticos donde podría haber una pérdida de hábitat que amenace la conectividad.
- 4.- Revisar y describir los estudios de conectividad de hábitat para carnívoros en las Américas e identificar las brechas de información.
- 5.- Caracterizar los países continentales de América según la proporción de área no modificada, porcentaje de especies en riesgo, porcentaje del territorio dentro de áreas protegidas y su relación con el número de estudios de conectividad.

Material y método

Artículo 1

Connectivity of priority areas for the conservation of large carnivores in northern Mexico.

Área de estudio

Se incluyeron once provincias biogeográficas del norte de México (Del Cabo, Baja California, California, Sonorense, Costa del Pacífico, Sierra Madre Occidental, Altiplano Norte, Altiplano Sur, Sierra Madre Oriental, Tamaulipeca y Golfo de México). El área de estudio fue de aproximadamente 1,346,786.8 km², su límite sur estaba delimitado por la provincia Eje Neovolcánico Transversal (CONABIO, 1997). Los tipos de vegetación predominantes son matorrales, bosques templados y bosques caducifolios tropicales. Las altitudes varían de 0 a 3.700 metros sobre el nivel del mar. Es una región fragmentada con ciudades de hasta 8,000 habitantes por km² y una red de carreteras de 95,674 km, con una densidad vial aproximada de 0.078 km/km² (Fig. 1).

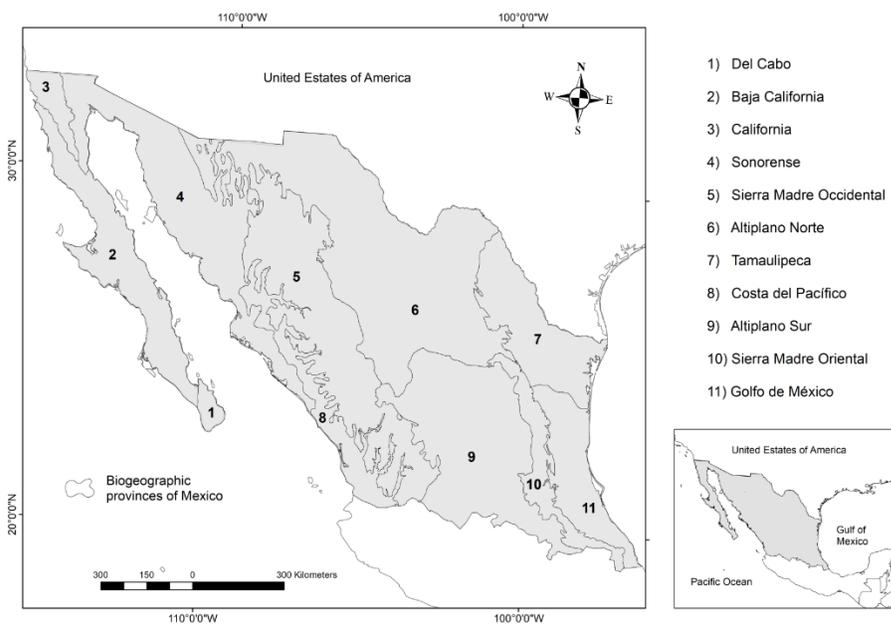


Fig. 1 Área de estudio delimitada por provincias biogeográficas de la región norte de México.

Obtención de registros

Los registros de presencia de los tres carnívoros se obtuvieron de tres fuentes: 1) Bases de datos digitales: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Fondo Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF) e iNaturalist. Solo consideramos registros en estas bases de datos con las siguientes características: a) individuos reportados en la naturaleza (es decir, excluimos registros de carnívoros en cautiverio), b) registros de museos y colecciones científicas, y b) datos de ciencia ciudadana.

Para estos últimos, solo se consideraron registros con un "grado de investigación", es decir, que fueron validados por al menos tres observadores, 2) registros de literatura científica si la publicación mencionaba las coordenadas del registro, y 3) registros derivados por cámara trampa. Se colocaron cámaras trampa y se georreferenciaron en cinco áreas protegidas (Ajos-Bavispe, Sierra de Zapalinamé, Parque Nacional Cumbres de Monterrey, Maderas del Carmen y Reserva de la Biosfera "El Cielo"), durante diferentes intervalos de tiempo en cada zona (2009, 2012 -2013 y 2014-2016).

Se generó una base de datos con fecha, especie, tipo de registro y coordenadas, incluyendo solo los del año 2000 al 2018. Para evitar la autocorrelación espacial entre registros, se aplicó filtrado espacial (Boria et al., 2014). Los grandes carnívoros se mueven a grandes distancias y tienen grandes áreas de distribución, por lo que es probable que dos registros espacialmente cercanos pertenezcan al mismo individuo. Esto podría resultar en una representación excesiva en las áreas de muestreo locales. Bajo esta suposición, consideramos los criterios de filtrado utilizando solo un registro dentro de un área igual al área de distribución reportada para cada especie.

Eliminamos los registros separados por una distancia menor que el radio del rango de hogar más grande reportado para cada especie en el área de estudio: 6 km para jaguar, 5.4 km para puma (Núñez-Pérez y Miller, 2019) y 3.2 km para oso negro. (Espinosa-Flores et al., 2012). Usamos la prueba de Morans I para determinar la autocorrelación entre los registros, específicamente para verificar si el patrón de dispersión cambió después del filtrado. Los

registros retenidos para cada especie se dividieron aleatoriamente en dos subconjuntos: 70% para calibrar y 30% para evaluar los modelos.

Procesamiento de variables

Para crear los modelos, incluimos 16 variables importantes para la distribución de carnívoros (González-Saucedo et al., 2021). Seleccionamos tipos de vegetación por su relación con la presencia del jaguar (Rodríguez-Soto et al., 2011); variables topográficas, ya que la altitud y la pendiente influyen en la presencia de oso negro y puma (Dickson et al., 2013; Monroy-Vilchis et al., 2016); y variables antrópicas por su efecto sobre la fragmentación del hábitat y los conflictos entre humanos y carnívoros (Lara-Díaz et al., 2021; Zarco-González et al., 2013). Se generaron mapas de distancia para variables categóricas con la función de distancia euclidiana en ArcGis 10.4.1 (Cuadro 1). La altitud, la pendiente y la densidad de población humana se redujeron a 500 m. Se procesó la densidad del ganado para aumentar su resolución, ya que todas las variables se procesaron en formato ráster a una resolución de 500m (0.25 km²).

Para evitar la autocorrelación, el sesgo y la sobrerrepresentación, realizamos un análisis de correlación de Pearson con todas las variables en BioMapper V4.0.6 (Hirzel y Le Lay, 2008). Cuando un par de variables presentaron correlación estadísticamente significativa (coeficiente de correlación $|r| > 0.70$), se eliminó la menos importante y se retuvo la más importante.

Cuadro 1.- Variables utilizadas para generar los modelos de distribución potencial de puma, jaguar y oso negro, en el norte de México.

Tipo	Variable	Unidad de medida	Fuente	Resolución o escala original
Vegetación	Bosque templado	Distancia (km)	Serie VI, Inventario Nacional Forestal (INEGI 2016)	1:250,000
	Matorral			
	Selva baja caducifolia			
	Pastizal natural			
	Vegetación acuática			
	Vegetación secundaria de bosque templado			
Topográficas	Altitud	Metros sobre el nivel del mar	Continuo de Elevaciones Mexicano (INEGI 2013)	60 m
	Pendiente	Grados		
	Cuerpos de agua	Distancia (km)	Serie VI, Inventario Nacional Forestal (INEGI 2016)	1:250,000
Antrópicas	Población humana	Densidad (Individuos/km ²)	Mexico Population 2018 (CIESIN, 2018)	100 m
	Carreteras	Distancia (km)	Red Nacional de Caminos (INEGI 2018)	1:50,000
	Ganado	Densidad (Individuos/km ²)	Cattle density of 2010 (Gilbert et al., 2018)	1 km
	Zonas urbanas	Distancia (km)	Serie VI, Inventario Nacional Forestal (INEGI 2016)	1:250,000
	Agricultura de temporal			
	Agricultura de riego			
	Pastizal cultivado			

Calibración y evaluación de los modelos

Se utilizaron dos algoritmos para crear los modelos de distribución de especies: Entropía máxima (MaxEnt 3.3.4v) y Modelos lineales generalizados (GLM). Usando un conjunto de variables ambientales y localidades de ocurrencia georreferenciadas, el modelo expresa en cada celda de la cuadrícula una probabilidad predicha de presencia para la especie objetivo (Phillips et al., 2006).

Usamos MaxEnt para generar los modelos modificando algunos parámetros, como dos niveles de regularización: 2 y 4, (Radosavljevic y Anderson, 2014). Para las clases de entidad usamos "Hinge features" (Phillips y Dudik, 2008). Sin embargo, los modelos generados con los parámetros predeterminados produjeron valores de Área Bajo Curva (AUC) más altos, por lo que mantuvimos los parámetros establecidos por defecto (Phillips et al., 2006).

Los GLM se crearon con el paquete "sdm" (Naimi y Araújo, 2016) en software R. Los GLM representan una generalización del método de regresión lineal clásico. Empleamos funciones paramétricas para vincular la variable de respuesta a una combinación de variables explicativas. Para ello especificamos una salida con distribución binomial (Link=logit, Shabani et al., 2016). Para calibrar GLM y MaxEnt, generamos 10,000 puntos de fondo aleatorios en toda el área de estudio.

Se generó un modelo individual para cada algoritmo, por especie. Los modelos se evaluaron con el área bajo la curva (AUC-ROC), la diferencia entre el AUC de calibración y evaluación (AUC_{diff}) y las tasas de omisión (Boria et al., 2014). Se calcularon dos valores de AUC a partir de los dos subconjuntos de registros: externo (AUC_{ext} , 30%) e interno (AUC_{int} , 70%, Hanley y McNeil, 1982).

Los modelos con $AUC_{ext} > 0.7$ se utilizaron para generar un modelo de consenso utilizando el promedio ponderado (Marmion et al., 2009). El resultado del modelo de consenso proporciona valores de 0 a 100, que representan la probabilidad de presencia de especies. Los modelos de consenso también se evaluaron a través de AUC utilizando el módulo Receiver Operating Characteristic (ROC) en el software IDRISI Selva.

Identificación de las áreas prioritarias

Los modelos de consenso para cada especie (Fig. 2 (paso 1)) se reclasificaron utilizando la máxima sensibilidad de la suma de prueba más la especificidad (maxSSS). Se ha demostrado que esta métrica es estadísticamente sólida para seleccionar umbrales de corte en SDM (De Barros et al., 2012; Smith et al., 2019b). El resultado fue un mapa binario de áreas con presencia de baja o alta probabilidad (paso 2).

Eliminamos todos los polígonos que eran más pequeños que el tamaño de área de distribución informado para cada especie. Aunque estos polígonos tenían condiciones de hábitat adecuadas, eran demasiado pequeños para mantener individuos. Los polígonos con áreas más grandes se identificaron como hábitat adecuado (paso 3). Una vez que se identificaron los parches de hábitat adecuados, aplicamos dos criterios más para considerarlos como áreas prioritarias para la conservación (paso 4): a) áreas con registros de la presencia de la especie, b) áreas con registros a una distancia menor que el radio del hogar rango. Estos criterios se basaron en el argumento de que los individuos pueden moverse fuera de los parches, pero no a una distancia mayor que su área de distribución normal (Paviolo et al., 2016). Las áreas prioritarias identificadas se utilizaron como nodos para la creación de los modelos de conectividad.

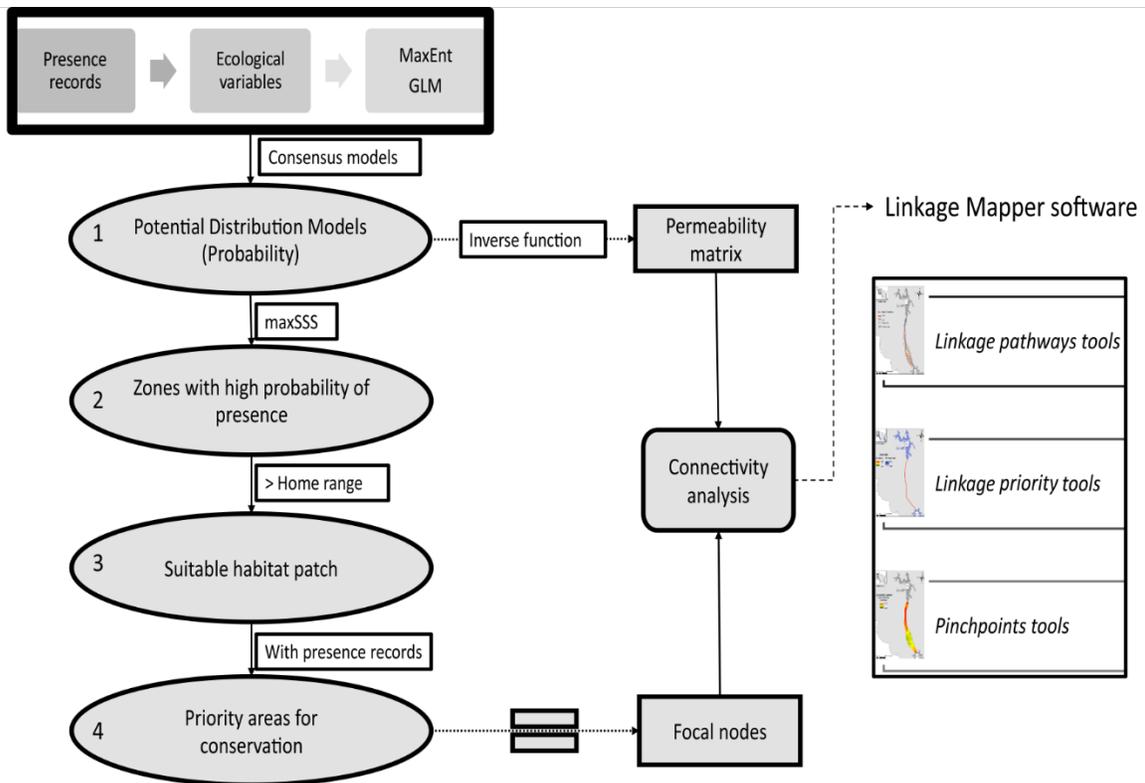


Fig. 2 Método utilizado para identificar áreas prioritarias y su conectividad para la conservación del jaguar, puma y oso negro en el norte de México.

Modelos de conectividad

Para generar los modelos de conectividad, se desarrolló un mapa de permeabilidad para cada especie carnívora. Aplicamos una función inversa a la probabilidad de presencia. Por tanto, los píxeles con valores cercanos a 100 representan áreas menos permeables. Este enfoque asume que la calidad del hábitat tiene una relación positiva directa con la facilidad de movimiento. Es decir, el paisaje en las áreas con alta probabilidad de presencia ofrece menor resistencia al movimiento de individuos (Rodríguez-Soto et al., 2013; Paviolo et al., 2016).

Para identificar la conectividad entre áreas prioritarias, utilizamos el programa Linkage Mapper en ArcGis 10.4.1. Se utilizaron diferentes módulos Linkage Mapper para realizar los análisis de conectividad (McRae y Kavanagh, 2011). Estas herramientas integran enfoques de ruta de menor costo (LCP) con la teoría de circuitos. Linkage Pathways utiliza mapas de áreas prioritarias y superficies de resistencia para identificar vínculos entre áreas centrales,

calcular distancias ponderadas por costos y rutas de menor costo para crear corredores de menor costo.

Para delimitar el tamaño de los corredores utilizamos un límite de ancho igual a la distancia promedio recorrida por cada especie multiplicada por 100 días. Este valor se estableció para estandarizar esta medida y se puede aplicar a otros datos de movimiento de animales. Las distancias calculadas fueron 267.3 km para jaguar y 213.7 km para puma (Núñez-Pérez y Miller, 2019) en bosque tropical caducifolio. Para el oso negro, esta distancia se calculó a partir de datos de telemetría recopilados en el noreste del país (datos no publicados) y el límite de ancho del corredor fue de 195 km.

Calculamos la distancia ponderada por el costo entre dos áreas (CWD) y la dificultad de dispersión entre áreas prioritarias. Este parámetro considera la relación entre la distancia euclidiana y la longitud de la ruta de menor costo (EuD: LCP). Posteriormente, también se calculó la resistencia promedio por unidad a lo largo de los corredores (CWD: LCP), es la relación entre el costo acumulado y la longitud del corredor (Dutta et al., 2016).

Después de identificar los corredores (Linkage Pathways), usamos el módulo Centrality Mapper para cuantificar la importancia relativa de las áreas y corredores prioritarios. Usando la centralidad del flujo actual, esto mide la importancia de un enlace para mantener conectada la red en general. Centrality Mapper trata cada área prioritaria como un "nodo", cada enlace tiene una resistencia única y se asigna una resistencia igual a la distancia ponderada en función del costo del correspondiente corredor de menor costo (McRae, 2012^a; Dutta et al., 2016).

Usamos Pinch-point Mapper (McRae, 2012^b) para producir mapas acumulativos que identifican puntos de constricción dentro de los corredores. Los puntos de constricción comprometen de manera desproporcionada la conectividad (Castilho et al., 2015). Definimos un umbral a partir del valor medio en el rango de resistencia en cada corredor, por lo que los valores de resistencia más altos se consideraron como puntos de constricción (González-Saucedo et al., 2021). Los corredores con valores de centralidad más altos (el tercio más alto) se caracterizaron considerando elementos de fragmentación antrópica,

como la densidad de caminos, presencia de ciudades, porcentaje de cultivos, densidad de población humana y porcentaje de puntos de constricción por corredor.

Artículo 2

Biases and information gaps in the study of habitat connectivity for carnivores in The Americas

Material y método

Para proporcionar un contexto geográfico, el área de estudio se limitó a los 23 países continentales de las Américas, que comprenden aproximadamente 39,738,434 km². Excluimos de este análisis los países clasificados como islas. Para análisis posteriores, los 23 países seleccionados se agruparon en tres regiones: América del Norte (Canadá, Estados Unidos y México), América Central (Guatemala a Panamá) y América del Sur (Colombia a Argentina).

Recolectamos información de cuatro variables en cada país de la zona de estudio: 1) número de estudios sobre la conectividad del hábitat de especies carnívoras; 2) la riqueza de especies de carnívoros terrestres y sus categorías de riesgo; 3) la proporción de área no modificada por actividades humanas, y 4) el porcentaje del territorio de cada país en áreas protegidas.

Búsqueda de literatura

Para obtener el número de estudios sobre la conectividad del hábitat de especies carnívoras revisamos la literatura científica. La búsqueda bibliográfica fue realizada por el primer autor siguiendo la metodología Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyzes (PRISMA) (Page et al., 2021) en julio y septiembre de 2020. La búsqueda incluyó tres criterios: distribución geográfica (países de América, excepto islas), grupo taxonómico (Orden Carnivora) y términos relacionados con la conectividad del hábitat (Correa-Ayram et al., 2016; Keeley et al., 2021).

Buscamos información reciente sobre cada especie en Scopus, Web of Science y Scielo. En Scopus, realizamos una búsqueda avanzada refinada para las subáreas de Ciencias Agrícolas y Biológicas y Ciencias Ambientales. En Web of Science y Scielo realizamos una búsqueda

básica sin limitaciones de subárea. Para cada especie, realizamos una búsqueda separada con una combinación del nombre científico y las palabras clave relevantes.

Las palabras clave utilizadas fueron identificadas a priori en base a revisiones previas (Correa-Ayram et al., 2016; Keeley et al., 2018; Dickson et al., 2019). Usamos: " Conectividad " O " Conectividad del paisaje " O " Conectividad funcional " O " Conectividad estructural " O " Corredores ecológicos " O " Trampolines " O " Permeabilidad matricial " O " Permeabilidad del paisaje " O " Modelos de conectividad " y " América 'O' Carnívoros 'O' 'Conectividad de carnívoros' 'O' 'Carnívoros americanos' 'O' Conservación de carnívoros 'y' 'Ruta de menor costo' 'O' 'Corredores de menor costo' 'O' "Teoría de circuitos" O "Teoría de grafos". La búsqueda se realizó en inglés y español (Keeley et al., 2018; Dickson et al., 2019).

Para ser incluidos en la revisión, los resultados de la búsqueda bibliográfica debían cumplir con los siguientes criterios: referirse al territorio de las Américas, escritos en inglés o español, y contener información relacionada con la conectividad del paisaje. Además, registramos, año de publicación, ubicación (es) de la zona de estudio, especie (s) tema de investigación y grupo taxonómico (familia, género y especie). Se descartaron estudios de especies virtuales, especies no autóctonas, revisiones de literatura, actas de congresos, informes técnicos y tesis.

A las publicaciones que cumplieron con los requisitos anteriores se les revisó el resumen, en algunos casos el texto completo para su revisión y descripción. La misma publicación que investiga dos (o más) especies focales se cuantificó para cada especie. Se tabularon, cuantificaron y graficaron el número de artículos por año, el número de artículos por región, el número de artículos por país, el porcentaje de estudios por familia y el número de estudios por especie.

Caracterización de los países

La riqueza de especies de carnívoros terrestres y sus categorías de riesgo y los datos sobre los polígonos de distribución de carnívoros americanos se obtuvieron de la UICN (<http://www.iucnredlist.org/>), utilizamos el software ArcGis 10.4.1, para calcular el número de especies de carnívoros en cada país. Se calculó el porcentaje de carnívoros en categorías

de riesgo superiores a "Preocupación menor", no se consideraron las especies notificadas como "Datos insuficientes". Se utilizaron datos de la UICN ya que representan la información más reciente y actualizada (Lindsey et al., 2017).

La proporción de área no modificada por actividades humanas se calculó a partir de Global Human Modification of Terrestrial Systems, v1 (Kennedy et al., 2020). Este índice proporciona una medida acumulativa de la modificación humana de la superficie de la Tierra con una resolución de 1 km. Es una métrica continua con valores de 0 a 1 que refleja la proporción de un paisaje modificado, basado en 13 estresores antrópicos, utilizando conjuntos de datos globales con una mediana del año 2016 (Kennedy et al., 2020). Para realizar este cálculo, la variable original se reclasificó en 11 categorías de modificación (0; 0.01-0.1; 0.11-0.2... 0.91-1.0) en el software ArcGIS 10.4.1, donde los valores cero indican que no hay modificación. Se calculó el área (km²) dentro de cada una de estas categorías y se obtuvo la proporción por categoría en cada país.

El porcentaje del territorio de cada país en áreas protegidas se obtuvo de la base de datos Planeta Protegido (<https://www.protectedplanet.net/>), que es la base de datos de áreas protegidas más actualizada y completa, administrada por el Centro de Monitoreo de Conservación Ambiental Mundial de las Naciones Unidas (UNEP-WCMC), con el apoyo de la UICN y su Comisión Mundial de Áreas Protegidas (CMAP). Esta base proporciona los porcentajes de territorio dentro de las AP por país.

Luego de obtener el número de estudios de conectividad y caracterizar los países, se realizaron pruebas G para evaluar si la proporción de área modificada, el porcentaje de carnívoros amenazados y el porcentaje de territorio en áreas protegidas se correspondía con el número de estudios de conectividad en cada país. Usamos un nivel de significancia de $p < 0.05$ (Glantz, 2006).

La diferencia entre frecuencia observada y esperada se calculó para identificar aquellos países que presentaron menor número de estudios de conectividad de hábitat con respecto a la proporción de área modificada, porcentaje de especies en categorías de riesgo y

porcentaje de territorio en áreas protegidas. En países con un número de estudios menor al esperado, se identificaron las especies de carnívoros sin ningún número de estudios.

Resultados

Artículo 1

Balbuena-Serrano Á., Zarco-González MM., Carreón-Arroyo G., Carrera-Treviño R., Amador-Alcalá S., Monroy-Vilchis O. (2022). Connectivity of priority areas for the conservation of large carnivores in northern Mexico. *Journal for Nature Conservation*, 65: 126116. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.126116>.



Journal for Nature Conservation

Volume 65, February 2022, 126116



Connectivity of priority areas for the conservation of large carnivores in northern Mexico

Ángel Balbuena-Serrano ^a, Martha Mariela Zarco-González ^a ✉, Gerardo Carreón-Arroyo ^b, Rogelio Carrera-Treviño ^c, Saúl Amador-Alcalá ^b, Octavio Monroy-Vilchis ^{a, d}

Show more

+ Add to Mendeley Cite

<https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.126116>

[Get rights and content](#)

Fig. 3 Evidencia del primer artículo de investigación aceptado en la revista “*Journal for Nature Conservation*”.

Abstract

The loss and fragmentation of habitat has negative effects on populations of large carnivores, but ecological corridors that allow dispersal of individuals among habitat remnants mitigate these effects. Our objectives were to identify 1) priority areas for the conservation of three species of large carnivores in northern Mexico, 2) the corridors that can maintain connectivity between them, and 3) pinch points signifying habitat loss that threatens connectivity. We generated species distribution models using MaxEnt and GLM to obtain a consensus model for each species. We applied an inverse function to the

probability gradient of the consensus models to calculate the resistance and identify the corridors between priority areas. With Linkage Mapper software, we generated the corridors, calculated their centrality and that of the priority areas, and identified the areas where the corridors are narrower (i.e., pinch points). Finally, we identified the main anthropic fragmentation elements in the most important corridors. We identified 6 priority areas for jaguar, 20 for puma and 21 for black bear, with 5 corridors for jaguar, 22 for puma and 29 for black bear. The pinch points were produced by agricultural fields, human settlements, roads, or combinations of these factors. Depending on the element of fragmentation in each corridor, we propose specific strategies at the pinch points, e.g., applying restoration programs, including wildlife crossings to mitigate road killed cases, promoting payment programs for environmental services or compensation in cases of conflict, to increase the support of local inhabitants for conservation.

Keywords: Top predators, corridors, distribution, GLM, Linkage Mapper, MaxEnt.

Artículo 2

Biases and information gaps in the study of habitat connectivity for carnivores in the Americas

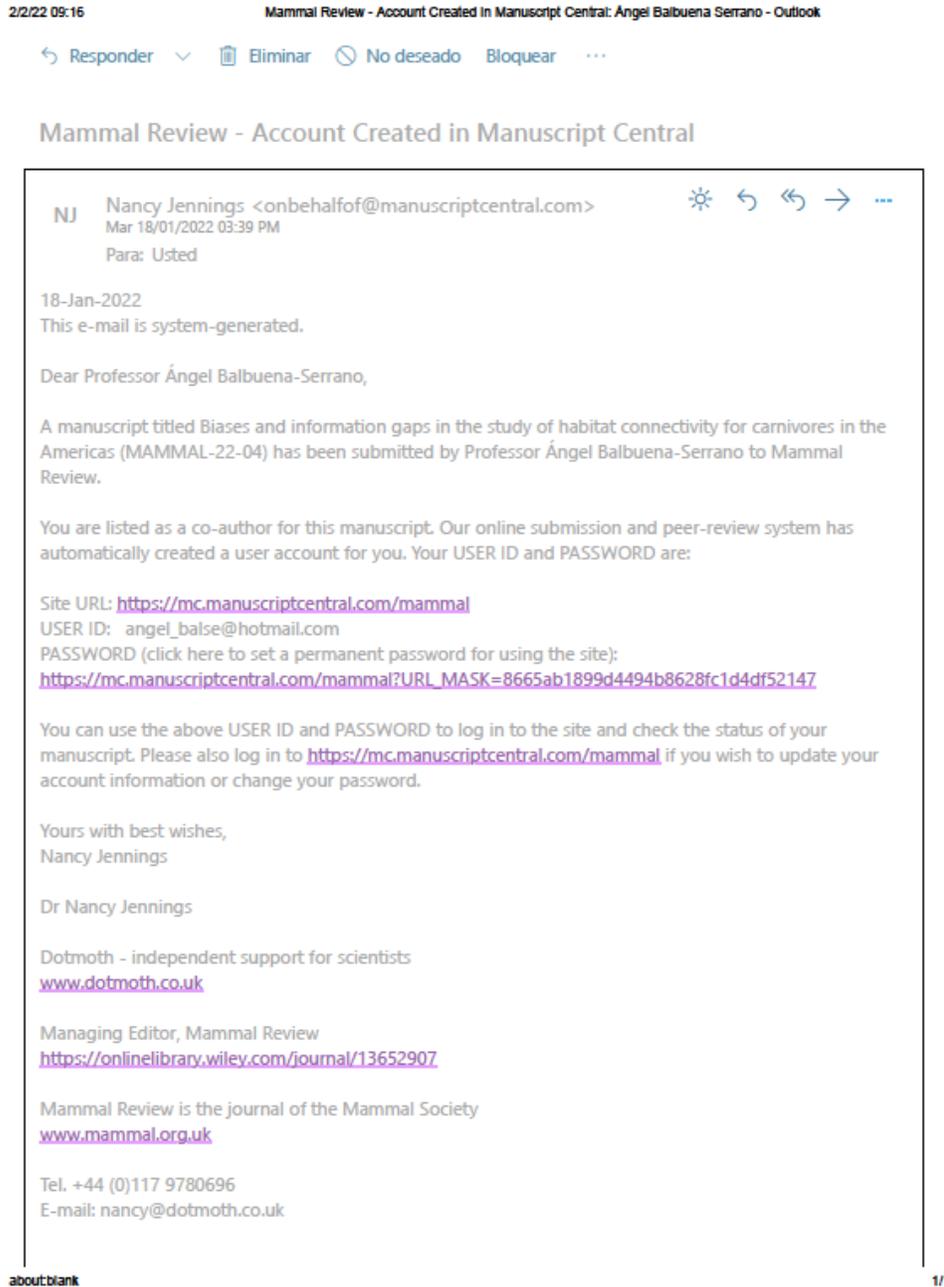


Fig. 4 Evidencia del segundo artículo de investigación enviado a la revista "Mammal Review".

Abstract

Habitat connectivity is essential to mitigate the effects of fragmentation, maintain ecological processes, exchange of individuals, and gene flow between isolated populations. In the last two decades, the importance of habitat connectivity for wild species has been highlighted, and the number of studies that address this issue has increased. We performed a systematic review of published literature of the habitat connectivity studies for carnivores in The Americas and we characterized the continental countries of America according to three variables. We reviewed studies on the connectivity of wild carnivore habitat in the Americas, published between the years 2000 and 2020. We quantified studies by region, country, family, and species. We identified information gaps and characterized in each country, the proportion of modified habitat, the richness and percentage of threatened carnivores, as well as the percentage of territory within protected areas were calculated. G tests were performed to verify whether these variables corresponded to the number of connectivity studies published. There is an increasing trend in the number of studies over time, however, the number of studies is not proportional between countries, between families, or between carnivore species. Most of the studies have been conducted in North America, focusing on jaguars, pumas, and black bears. There are few studies on habitat connectivity in countries with higher rates of fragmentation, high percentages of threatened species and little territory in Protected Areas. Here we present a list of species in the highest risk categories and where habitat connectivity studies should be prioritized. We identified a gradual increase in the number of carnivore habitat connectivity studies; however, the number of studies is not proportional between countries or between species. A characterization of three variables identified which aspects need to be addressed with the highest priority in each country. This review updates current knowledge on studies related to habitat connectivity conducted for carnivores in the Americas. Our review provides an overview of the countries and carnivore species that have so far been least studied.

Key words: Protected areas, corridors, fragmentation, habitat, mammals, carnivores.

Discusión general

Mantener la conectividad de las poblaciones de carnívoros en zonas con hábitat fragmentado es uno de los retos actuales de la biología de la conservación. En esta investigación se identificaron áreas prioritarias para la conservación de jaguar, puma y oso negro en el norte de México, además de identificar corredores que potencialmente las pueden mantener conectadas, resultando en la actualización del área de distribución del jaguar y generando nueva para puma y oso negro.

Debido a la atención que recientemente se ha centrado en la relevancia de la conectividad del hábitat para la conservación de las especies silvestres y la creciente accesibilidad a las herramientas para el análisis de la conectividad, el número de estudios de conectividad aumentó rápidamente. En México se han propuesto corredores que pueden mantener la conectividad a través de diferentes regiones del norte del país, incluso entre dos subpoblaciones de oso negro que se encuentran aisladas (González-Saucedo et al., 2021; Lara-Díaz et al., 2021). En el caso del puma, solo conocemos un estudio de conectividad de hábitat (González-Saucedo et al., 2021), este estudio observó que las actividades antrópicas como la urbanización, las redes viales y el muro fronterizo con los Estados Unidos pueden limitar los movimientos de esta especie.

Desafortunadamente la pérdida de hábitat es constante y amenaza incluso a los corredores, poniendo en riesgo la conectividad entre áreas prioritarias (Angelieri et al., 2016; Castilho et al., 2015). Considerando esta información, es necesario que los estudios que identifican corredores implementen la caracterización de los sitios propuestos. En los corredores identificados se realizó la caracterización, analizando factores que amenazan la funcionalidad. Estos datos permiten identificar amenazas o presiones específicas, ya sean actividades agrícolas, carreteras, ferroviarias o asentamientos humanos, y así planificar acciones para mitigar específicamente los impactos de estos elementos en cada corredor, aumentando la probabilidad de que estas acciones sean efectivas (Balbuena-Serrano et al., 2022).

Los recursos para la conservación son generalmente limitados, por lo que es necesario priorizar las acciones de conservación en áreas con baja conectividad o aquellas áreas que se encuentran aisladas. Muchos de los corredores identificados están comprometidos por campos agrícolas, asentamientos humanos, carreteras o combinaciones de estos factores, que dificultan el movimiento de los animales. Mantener las rutas de movimiento de estas especies en un paisaje dominado por humanos es una tarea difícil, pero los mapas de conectividad pueden ser una herramienta eficaz para informar las decisiones de conservación y gestión (Dutta et al., 2016). Dichas estrategias de conservación incluyen la restauración del hábitat dentro o alrededor de los corredores (Shepherd y Whittington, 2006), y construcción de pasos de vida silvestre alrededor de grandes carreteras (Manteca-Rodríguez et al., 2021) y deben priorizarse en los corredores con puntos de constricción ya que son más vulnerables.

Aunque la situación de la conectividad es un tema que se ha analizado a nivel mundial, la identificación y el diseño de corredores ha tenido diferentes enfoques y por lo tanto existen sesgos en su estudio. Se observó que el mayor porcentaje de estudios se ha realizado en América del Norte, principalmente en los Estados Unidos de América. Esta tendencia se ha mantenido en el tiempo, ya que Correa-Ayram et al. (2016) menciona que Estados Unidos tuvo la mayor cantidad de estudios de conectividad. A pesar de ser consideradas áreas importantes para la conservación de carnívoros, los países de Centro y Sudamérica presentan importantes vacíos de información. Esta condición puede estar relacionada con las diferencias en el desarrollo socioeconómico, ya que se ha observado un mayor rezago en los países menos desarrollados, con menor inversión para conservar su biodiversidad o el diseño de áreas protegidas (Waldron et al., 2013; McClanahan y Rankin, 2016; da Silva et al., 2020).

De acuerdo con los estudios de conectividad de hábitat revisados, la mayoría de estos se han realizado para el jaguar en América Central y del Sur (Rabinowitz y Zeller, 2010), incluidos estudios binacionales entre países como Brasil-Argentina (Paviolo et al., 2016) y Bolivia-Argentina (Cuyckens et al., 2014). En América del Norte, los estudios de conectividad de especies de carnívoros han resultado en la creación de estrategias de conservación entre

los EE. UU. y Canadá para grandes carnívoros como el puma y el oso pardo (*Ursus arctos*, Proctor et al., 2018).

Los resultados obtenidos indican que los países con mayores tasas de modificación humana, altos porcentajes de especies amenazadas y baja cobertura de áreas protegidas presentan pocos estudios de conectividad de hábitat. En algunos países de América Central y del Sur (Argentina, Brasil, Costa Rica y Nicaragua), el número de estudios de conectividad fue superior al esperado, pero solo en una o dos de las variables analizadas. El contraste en la cantidad de estudios realizados entre países complica las estrategias de conservación, ya que, idealmente, la conectividad del hábitat debe analizarse y mantenerse a lo largo de la distribución de una especie, independientemente de las fronteras políticas (Crooks et al., 2011; Rabinowitz y Zeller, 2010). En países que comparten la distribución de algunas especies de carnívoros, la creación de áreas protegidas transfronterizas es importante ya que la colaboración internacional tiene un papel fundamental para el funcionamiento de estas áreas (Saura et al., 2019; Thornton et al., 2020).

Este análisis de la conectividad del hábitat se ha centrado en las especies paraguas, en particular los grandes carnívoros (Kaszta et al., 2020). Aunque la identificación de corredores a través de este método aún se debate (Beier et al., 2007; Diniz et al., 2018), las especies con grandes movimientos y áreas de distribución, como el jaguar, son especies focales adecuadas para planificar el diseño de corredores en el continente (Rabinowitz y Zeller, 2010; Rodríguez-Soto et al., 2013; Silveira et al., 2014; Thornton et al., 2016; Figel et al., 2018). Algo similar ocurre en el norte del continente con el puma y el oso negro (Dickson et al., 2019; Kopatz et al., 2021).

Uno de los resultados más destacados de esta investigación fue identificar las especies de carnívoros no estudiadas, así como los países en los que se deberían realizar los estudios de conectividad. Entre estas especies, que también se encuentran en categorías de riesgo, se encuentran el zorro de orejas cortas (*Atelocynus microtis*), algunas especies de los géneros *Leopardus* y *Lycalopex*. Los países del sur tienen los porcentajes más altos de especies no estudiadas.

Para generar análisis de conectividad adecuados, es necesario incluir datos como matrices de resistencia a movimientos individuales, datos de dispersión y parches de hábitat que se conectarán (Zeller et al., 2012). Para algunas especies de carnívoros falta esta información, debido a la baja abundancia, la dificultad de detección o la inaccesibilidad de su hábitat. Además, las condiciones económicas y sociopolíticas de los países podrían afectar la recopilación de datos (Petsas et al., 2020).

Para incluir la mayor cantidad de rasgos funcionales de las comunidades de carnívoros, recomendamos analizar la conectividad para múltiples especies, especialmente aquellas que son clave en los ecosistemas (Brodie et al., 2015; Ersoy et al., 2019; Balbuena-Serrano et al., 2022). Este enfoque puede adoptarse en regiones donde los grandes carnívoros son cada vez más escasos (ejemplo: El Salvador o Uruguay) y donde las especies de mesocarnívoros han asumido el papel de depredadores superiores (Roemer et al., 2009; Bou et al., 2019). Esta estrategia brindaría la oportunidad de analizar los efectos de la fragmentación en especies de pequeños y medianos carnívoros, especialmente aquellas que no cuentan con estudios de conectividad de hábitat o que se encuentran en categorías críticas de riesgo. A futuro, los estudios de conectividad deberán analizar aspectos sociales, políticos y económicos, ya que el establecimiento y la funcionalidad de los corredores ecológicos pueden ser más eficientes si coinciden con la participación política y la aceptación social (Brodie et al., 2016; Fort et al., 2020).

Ante las diferencias en la investigación de la conectividad para las especies de carnívoros, es imprescindible conocer los aspectos que pueden mejorar la conectividad de las especies que han quedado aisladas en parches de hábitat. Conocer las especies con menor cantidad de estudios y sus requerimientos es de vital importancia para generar estrategias de conservación enfocadas a los grupos más vulnerables o a las especies menos estudiadas, considerando siempre los métodos de identificación de corredores con mejor desempeño y las recomendaciones para la identificación, diseño y priorización de los corredores.

Conclusión general

En esta investigación se identificaron 47 áreas prioritarias para la conservación de tres grandes carnívoros en el norte de México, así como corredores que potencialmente podrían mantenerlos conectados. Los puntos de pinzamiento son considerados áreas importantes en la conservación de los corredores, pues son áreas donde se podría perder el hábitat, amenazando la conectividad entre las áreas prioritarias. Este estudio puede tomarse como marco de referencia para la implementación de acciones de conservación en las áreas y corredores identificados. En un análisis a mayor escala se identificó un aumento gradual en el número de estudios de conectividad del hábitat de carnívoros en América del Norte, Central y del Sur. Sin embargo, el número de estudios no es proporcional entre países. Este sesgo también se observó entre familias y especies de carnívoros, con mayor número de estudios para especies como el jaguar, puma y oso negro, sin embargo, aproximadamente el 48,7% de las especies no han sido estudiadas. Con base en la proporción de hábitat modificado, el porcentaje de carnívoros amenazados y la cobertura de áreas protegidas, se identificaron qué aspectos deben abordarse con mayor prioridad en cada país.

Referencias

- Adriaensen F., Chardon JP., De Blust G., Swinnen E., Villalba S., et al. (2003). The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 64(4): 233-247.
- Angelieri CCS., Adams-Hosking C., Ferraz KMPMB., de Souza MP., McAlpine A., et al. (2016). Using species distribution models to predict potential landscape restoration effects on puma conservation. *PLoS One*, 11(1): e0145232.
- Balbuena-Serrano Á., Zarco-González MM., Carreón-Arroyo G., Carrera-Treviño R., Amador-Alcalá S., Monroy-Vilchis O. (2022). Connectivity of priority areas for the conservation of large carnivores in northern Mexico. *Journal for Nature Conservation*, 65: 126116.
- Beier P., Majka D., Jenness J. (2007). *Conceptual steps for designing wildlife corridors. Corridor Design*. Arizona, USA.
- Beier P., Spencer W., Baldwin RF., McRae B. (2011). Toward best practices for developing regional connectivity maps. *Conservation Biology*, 25: 879–892.
- Boria RA., Olson LE., Goodman SM., Anderson RP. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, 275: 73–77.
- Bou N., Cuyckens GAE., González EM., Meneghel M. (2019). Conservation planning in Uruguay based on small felids (*Leopardus* spp.) as umbrella species. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 54: 169-180.
- Brodie JF., Giordano AJ., Dickson B., Hebblewhite M., Bernard H., Mohd-Azlan J., Anderson J., Ambu L. (2015). Evaluating multispecies landscape connectivity in a threatened tropical mammal community. *Conservation Biology*, 29: 122-132.
- Brodie JF., Paxton M., Nagulendran K., Balamurugan G., Clements GR., Reynolds G., Jain A., Hon J. (2016). Connecting science, policy, and implementation for landscape-scale habitat connectivity. *Conservation Biology*, 30: 950-961.
- Buchholtz EK., Stronza A., Songhurst A., McCulloch G., Fitzgerald LA. (2020). Using landscape connectivity to predict human-wildlife conflict. *Biological Conservation*, 248: 108677.
- Castilho CS., Hackbart VC., Pivello VR., dos Santos RF. (2015). Evaluating landscape connectivity for *Puma concolor* and *Panthera onca* among Atlantic Forest protected areas. *Environmental Management*, 55(6): 1377–1389.
- CONABIO. (1997). *Provincias biogeográficas de México*. Escala 1:4000000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. <http://www.conabio.gob.mx>.

- Correa-Ayram CA., Mendoza ME., Etter A., Salicrup DRP. (2016). Habitat connectivity in biodiversity conservation: A review of recent studies and applications. *Progress in Physical Geography*, 40(1): 7–37.
- Crooks KR., Burdett CL., Theobald DM., Rondinini C., Boitani L. (2011). Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 2642-2651.
- Crooks KR., Burdett CL., Theobald DM., King SRB., Di Marco M., et al. (2017). Quantification of habitat fragmentation reveals extinction risk in terrestrial mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(29): 7635–7640.
- Cuyckens GAE., Falke F., Petracca L. (2014). Jaguar *Panthera onca* in its southernmost range: use of a corridor between Bolivia and Argentina. *Endangered Species Research*, 26: 167-177.
- da Silva JMC., de Castro Dias TCA., da Cunha AC., Cunha HFA. (2020). Funding deficits of protected areas in Brazil. *Land Use Policy*, 100: 104926.
- de la Torre JA., Núñez JM., Medellín RA. (2017). Habitat availability and connectivity for jaguars (*Panthera onca*) in the Southern Mayan Forest: Conservation priorities for a fragmented landscape. *Biological Conservation*, 206: 270-282.
- Dickson BG., Roemer GW., McRae BH., Rundall JM., Hayward M. (2013). Models of regional habitat quality and connectivity for pumas (*Puma concolor*) in the southwestern United States. *PLoS One*, 8(12): e81898.
- Dickson BG., Albano CM., McRae BH., Anderson JJ., Theobald DM., et al. (2017). Informing strategic efforts to expand and connect protected areas using a model of ecological flow, with application to the western United States. *Conservation Letters*, 10: 564-571.
- Dickson BG., Albano CM., Anantharaman R., Beier P., Fargione J., et al. (2019). Circuit-theory applications to connectivity science and conservation. *Conservation Biology*, 33(2): 239-249.
- Di Minin E., Slotow R., Hunter LT., Pouzols FM., Toivonen T., et al. (2016). Global priorities for national carnivore conservation under land use change. *Scientific reports*, 6(1): 1-9.
- Diniz MF., Machado RB., Bispo AA., Junior PDM. (2018). Can we face different types of storms under the same umbrella? Efficiency and consistency of connectivity umbrellas across different patchy landscape patterns. *Landscape Ecology*, 33(11): 1911-1923.
- Diniz MF., Cushman SA., Machado RB., Júnior PDM. (2020). Landscape connectivity modeling from the perspective of animal dispersal. *Landscape Ecology*, 35(1): 41-58.
- Dolrenry S., Hazzah L., Frank L. (2020). Corridors of tolerance through human-dominated landscapes facilitate dispersal and connectivity between populations of African lions *Panthera leo*. *Oryx*, 54(6): 847-850.

- Dueñas-López G., Rosas-Rosas OC., Chapa-Vargas L., Bender LC., Tarango-Arámula LA., et al. (2015). Connectivity among jaguar populations in the Sierra Madre Oriental, México. *Therya*, 6(2): 449-467.
- Dutta T., Sharma S., McRae BH., Roy PS., DeFries R. (2016). Connecting the dots: Mapping habitat connectivity for tigers in central India. *Regional Environmental Change*, 16(1): 53-67.
- Ersoy E., Jorgensen A., Warren PH. (2019). Identifying multispecies connectivity corridors and the spatial pattern of the landscape. *Urban Forestry & Urban Greening*, 40: 308-322.
- Espinosa-Flores ME., Lara-Díaz NE., López-González CA. (2012). Tamaño poblacional del oso negro (*Ursus americanus*) en dos Islas del Cielo del Noreste de Sonora, México. *Therya*, 3(3): 403-415.
- Ferraz KMPMB., de Siqueira MF., Alexandrino ER., Da Luz DTA., Do Couto HTZ. (2012). Environmental suitability of a highly fragmented and heterogeneous landscape for forest bird species in south-eastern Brazil. *Environmental Conservation*, 39(4): 316–324.
- Figel JJ., Castañeda F., Calderón AP., Torre J., García-Padilla E., Noss RF. (2018). Threatened amphibians sheltered under the big cat’s umbrella: conservation of jaguars *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) and endemic herpetofauna in Central America. *Revista de Biología Tropical*, 66: 1741-1753.
- Ford AT., Sunter EJ., Fauvelle C., Bradshaw JL., Ford B., et al. (2020). Effective corridor width: linking the spatial ecology of wildlife with land use policy. *European Journal of Wildlife Research*, 66: 69.
- Galpern P., Manseau M., Fall A. (2011). Patch-based graphs of landscape connectivity: a guide to construction, analysis, and application for conservation. *Biological conservation*, 144(1): 44-55.
- Gantchoff MG., Belan JL. (2017). Regional connectivity for recolonizing American black bears (*Ursus americanus*) in southcentral USA. *Biological Conservation*, 214: 66–75.
- Glantz S. (2006). *Bioestadística*. McGraw-Hill Interamericana. D.F. México.
- González-Saucedo ZY., González-Bernal A., Martínez-Meyer E. (2021). Identifying priority areas for landscape connectivity for three large carnivores in northwestern Mexico and southwestern United States. *Landscape Ecology*, 36(3): 877–896.
- Grafius DR., Corstanje R., Siriwardena GM., Plummer KE., Harris JA. (2017). A bird’s eye view: using circuit theory to study urban landscape connectivity for birds. *Landscape Ecology*, 32(9): 1771-1787.
- Hanley JA., McNeil BJ. (1982). The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, 143(1): 29-36.

- Hanski I., Ovaskainen O. (2003). Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology*, 64(1): 119-127.
- Hanski I. (2015). Habitat fragmentation and species richness. *Journal of Biogeography*, 42(5): 989-993.
- Hidalgo-Mihart MG., Contreras-Moreno FM., de la Cruz AJ., Juárez-López R. (2018). Validation of the Calakmul–Laguna de Términos corridor for jaguars *Panthera onca* in south-eastern Mexico. *Oryx*, 52(2): 292-299.
- Hilty JA., Keeley ATH., Lidicker Jr WZ., Merenlender AM. (2019). *Corridor Ecology: Linking Landscapes for Biodiversity Conservation and Climate Adaptation*. 2nd ed. Island Press. Washington, DC, USA.
- Hirzel AH., Le Lay G. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45(5): 1372-1381.
- IUCN. (2020). *IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org/resources/spatial-data-download>. Accessed, September 2020.
- Jennings MK., Haeuser E., Foote D., Lewison RL., Conlisk E. (2020). Planning for dynamic connectivity: Operationalizing robust decision-making and prioritization across landscapes experiencing climate and land-use change. *Land*, 9(10): 341.
- Jezuino P., Alquezar RD., Machado RB. (2021). Parrots and the city: modeling potential corridors in an urban environment. *Urban Ecosystems*, 24: 1141–1154
- Kaszta Z., Cushman SA., Macdonald DW. (2020). Prioritizing habitat core areas and corridors for a large carnivore across its range. *Animal Conservation*, 23: 607-616.
- Keeley AT., Ackerly DD., Cameron DR., Heller NE., Huber PR., et al. (2018). New concepts, models, and assessments of climate-wise connectivity. *Environmental Research Letters* 13: 073002.
- Keeley AT., Beier P., Jenness JS. (2021). Connectivity metrics for conservation planning and monitoring. *Biological Conservation*, 255: 109008.
- Kennedy CM., Oakleaf JR., Theobald DM., Baruch-Mordo S., Kiesecker J. (2020). *Documentation for the global human modification of terrestrial systems*. Palisades, NY: NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC). <https://doi.org/10.7927/edbc-3z60>. Accessed 09 July 2020.
- Kindlmann P., Burel F. (2008). Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology*, 23(8): 879-890.

- Kopatz A., Kleven O., Kojola I., Aspi J., Norman AJ., Spong G., et al. (2021). Restoration of transborder connectivity for Fennoscandian brown bears (*Ursus arctos*). *Biological Conservation*, 253: 108936.
- Kutschera VE., Frosch C., Janke A., Skírnisson K., Bidon T., et al. (2016). High genetic variability of vagrant polar bears illustrates importance of population connectivity in fragmented sea ice habitats. *Animal Conservation*, 19(4): 337–349
- Landguth EL., Hand BK., Glassy J., Cushman SA., Sawaya MA. (2012). UNICOR: a species connectivity and corridor network simulator. *Ecography*, 35(1): 9-14.
- Lara-Díaz NE., Coronel-Arellano H., Delfín-Alfonso CA., Espinosa-Flores ME., Peña-Mondragón JL., López-González CA. (2021). Connecting mountains and desert valleys for black bears in northern Mexico. *Landscape Ecology*, 36(10): 2811-2830.
- Lindsey PA., Chapron G., Petracca LS., Burnham D., Hayward MW., et al. (2017). Relative efforts of countries to conserve world's megafauna. *Global Ecology and Conservation*, 10: 243-252.
- Manteca-Rodríguez M., Félix-Burrueal RE., Aguilar-Morales C., Bravo JC., Traphagen M., Larios E. (2021). Wildlife use of drainage structures under 2 sections of Federal Highway 2 in the Sky Island Region of Northeastern Sonora, Mexico. *Air, Soil and Water Research*, 14: 1-9.
- Marmion M., Parviainen M., Luoto M., Heikkinen RK., Thuiller W. (2009). Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 15(1): 59-69.
- McClanahan TR., Rankin PS. (2016). Geography of conservation spending, biodiversity, and culture. *Conservation Biology*, 30: 1089-1101.
- McRae BH., Kavanagh DM. (2011). *Linkage mapper connectivity analysis software*. The Nature Conservancy. Seattle, WA, USA.
- McRae BH., Beier P. (2007). Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50): 19885-19890.
- McRae BH., Dickson BG., Keitt TH., Shah VB. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, 89(10): 2712-2724.
- McRae BH. (2012a). *Centrality Mapper Connectivity Analysis Software*. The Nature Conservancy. Seattle WA, USA. Available from <http://www.circuitscape.org/linkagemapper>.
- McRae BH. (2012b). *Pinchpoint Mapper Connectivity Analysis Software*. The Nature Conservancy. Seattle WA, USA. Available from <http://www.circuitscape.org/linkagemapper>.

- Meyer NF., Moreno R., Reyna-Hurtado R., Signer J., Balkenhol N. (2020). Towards the restoration of the Mesoamerican Biological Corridor for large mammals in Panama: comparing multi-species occupancy to movement models. *Movement Ecology*, 8(3): 1-14.
- Monroy-Vilchis O., Castillo-Huitrón NM., Zarco-González MM., Rodríguez-Soto C. (2016). Potential distribution of *Ursus americanus* in Mexico and its persistence: Implications for conservation. *Journal for Nature Conservation*, 29: 62-68.
- Morato RG., Ferraz KMPMDB., de Paula RC., de Campos CB. (2014). Identification of priority conservation areas and potential corridors for jaguars in the Caatinga biome, Brazil. *PLoS one*, 9(4): e92950.
- Naimi B., Araújo MB. (2016). “sdm”: A reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography*, 39(4): 368-375.
- Núñez-Pérez R., Miller B. (2019). Movements and Home Range of Jaguars (*Panthera onca*) and Mountain Lions (*Puma concolor*) in a Tropical Dry Forest of Western Mexico. In Reyna-Hurtado R., Chapman C. (Eds.). pp. 243-262. *Movement Ecology of Neotropical Forest Mammals*, Springer Nature.
- Page MJ., McKenzie JE., Bossuyt PM., Boutron I., Hoffmann TC., Mulrow CD., et al. (2021). The PRISMA 2020 statement: an updated guideline for reporting systematic reviews. *Journal of Clinical Epidemiology*, 134: 103-112.
- Paviolo A., De Angelo C., Ferraz KMPMB., Morato RG., Martínez Pardo J., et al. (2016). A biodiversity hotspot losing its top predator: The challenge of jaguar conservation in the Atlantic Forest of South America. *Scientific Reports*, 6(1): 1-16.
- Paviolo A., Cruz P., Iezzi ME., Martínez Pardo J., Varela D., De Angelo C., et al. (2018). Barriers, corridors, or suitable habitat? Effect of monoculture tree plantations on the habitat use and prey availability for jaguars and pumas in the Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*, 430: 576–586.
- Petsas P, Tsavdaridou AI, Mazaris AD, (2020). A multispecies approach for assessing landscape connectivity in data-poor regions. *Landscape Ecology*, 35: 561-576.
- Phillips SJ., Anderson RP., Schapire RE. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231–259.
- Phillips SJ., Dudík M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2): 161–175.
- Pinaud D., Claireau F., Leuchtman M., Kerbiriou C. (2018). Modelling landscape connectivity for greater horseshoe bat using an empirical quantification of resistance. *Journal of Applied Ecology*, 55: 2600-2611.

- Proctor MF., Kasworm WF., Annis KM., MacHutchon AG., Teisberg JE., Radandt TG., Servheen C. (2018). Conservation of threatened Canada-USA transborder grizzly bears linked to comprehensive conflict reduction. *Human-Wildlife Interactions*, 12: 348–372.
- Prugh LR., Hodges KE., Sinclair AR., Brashares JS. (2008). Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(52): 20770-20775.
- Prugh LR., Sivy KJ. (2020). Enemies with benefits: integrating positive and negative interactions among terrestrial carnivores. *Ecology Letters*, 23(5): 902-918.
- Rabinowitz A., Zeller KA. (2010). A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. *Biological Conservation*, 143: 939-945.
- Radosavljevic A., Anderson RP. (2014). Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4): 629-643.
- Ribeiro JW., Silveira dos Santos J., Dodonov P., Martello F., Brandão Niebuhr B., Ribeiro MC. (2017). LandScape Corridors (Lscorridors): a new software package for modelling ecological corridors based on landscape patterns and species requirements. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(11): 1425-1432.
- Ripple WJ., Estes JA., Beschta RL., Wilmers CC., Ritchie EG., et al. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167): 1241484.
- Rodríguez-Soto C., Monroy-Vilchis O., Zarco-González MM. (2013). Corridors for jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: Conservation strategies. *Journal for Nature Conservation*, 21(6): 438–443.
- Rodríguez-Soto C., Monroy-Vilchis O., Maiorano L., Boitani L., Faller JC., et al. (2011). Predicting potential distribution of the jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: identification of priority areas for conservation. *Diversity and Distributions*, 17(2): 350–361.
- Roemer GW., Gompper ME., Van Valkenburgh B. (2009). The ecological role of the mammalian mesocarnivore. *BioScience*, 59(2): 165-173.
- Rudnick DA., Ryan SJ., Beier P., Cushman SA., Dieffenbach F., et al. (2012). The role of landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities. *Issues in Ecology*, 16: 1-20.
- Rybicki J., Abrego N., Ovaskainen O. (2020). Habitat fragmentation and species diversity in competitive communities. *Ecology letters*, 23(3): 506-517.
- Santos JS., Leite CCC., Viana JCC., dos Santos AR., Fernandes MM., et al. (2018). Delimitation of ecological corridors in the Brazilian Atlantic Forest. *Ecological Indicators*, 88: 414-424.

Saura S., Bertzky B., Bastin L., Battistella L., Mandrici A., Dubois G. (2019). Global trends in protected area connectivity from 2010 to 2018. *Biological Conservation*, 238: 108183.

SEMARNAT (2010). *NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo*. Diario oficial de la federación.

Shabani F., Kumar L., Ahmadi, M. (2016). A comparison of absolute performance of different correlative and mechanistic species distribution models in an independent area. *Ecology and Evolution*, 6(16): 5973-5986.

Shepherd B., Whittington J. (2006). Response of wolves to corridor restoration and human use management. *Ecology and Society*, 11(2): 1.

Silveira L., Sollmann R., Jácomo AT., Diniz Filho JA., Tôrres NM. (2014). The potential for large-scale wildlife corridors between protected areas in Brazil using the jaguar as a model species. *Landscape Ecology*, 29(7): 1213-1223.

Smith JA., Duane TP., Wilmsers CC. (2019a). Moving through the matrix: promoting permeability for large carnivores in a human-dominated landscape. *Landscape and Urban Planning*, 183: 50-58.

Smith IT., Rachlow JL., Svancara LK., McMahon LA., Knetter SJ. (2019b). Habitat specialists as conservation umbrellas: Do areas managed for greater sage grouse also protect pygmy rabbits? *Ecosphere*, 10(8): e02827.

Sork VL., Smouse PE. (2006). Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology*, 21(6): 821-836.

Suksavate W., Duengkae P., Chaiyes A. (2019). Quantifying landscape connectivity for wild Asian elephant populations among fragmented habitats in Thailand. *Global Ecology and Conservation*, 19: e00685.

Thornton D., Zeller K., Rondinini C., Boitani L., Crooks K., Burdett C., Rabinowitz A., Quigley H. (2016). Assessing the umbrella value of a range-wide conservation network for jaguars (*Panthera onca*). *Ecological Applications*, 26: 1112-1124.

Thornton D., Branch L., Murray D. (2020). Distribution and connectivity of protected areas in the Americas facilitates transboundary conservation. *Ecological Applications*, 30: e02027.

Valenzuela-Aguayo F., McCracken GR., Manosalva A., Habit E., Ruzzante DE. (2020). Human-induced habitat fragmentation effects on connectivity, diversity, and population persistence of an endemic fish, *Percilia irwini*, in the Biobío River basin (Chile). *Evolutionary Applications*, 13(4): 794-807.

Waldron A., Mooers A.O., Miller D.C, Nibbelink N., Redding D., et al. (2013). Targeting global conservation funding to limit immediate biodiversity declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(29): 12144-12148.

Weeks R. (2017). Incorporating seascape connectivity into conservation prioritization. *PloS One*, 12: 1-16.

Wilson MC., Chen XY., Corlett RT., Didham RK., Ding P., Holt RD., et al. (2016) Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. *Landscape Ecology*, 31: 219-227.

Zarco-González MM., Monroy-Vilchis O., Alaníz J. (2013). Spatial model of livestock predation by jaguar and puma in Mexico: Conservation planning. *Biological Conservation*, 159: 80-87.

Zeller KA., McGarigal K., Whiteley AR. (2012). Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology*, 27: 77-97.

Zeller KA., Wattles DW., Destefano S. (2020). Evaluating methods for identifying large mammal road crossing locations: black bears as a case study. *Landscape Ecology*, 35(8): 1799-1808.

Material complementario del primer artículo

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1617138121001631#s0095>