

Ecología

## Cambios en el uso del suelo y su impacto en la conectividad del paisaje en el corredor Selva El Ocote-Finca El Corinto

### *Land use change and their impacts on the landscape connectivity in the Selva El Ocote-Finca El Corinto corridor*

María C. Escobar-Ocampo, Miguel Ángel Castillo-Santiago \*,  
Rosa Elena Escobar-Flores y Sandra Patricia Chanona-Pérez

*El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Observación y Estudio de la Tierra, la Atmósfera y el Océano, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio María Auxiliadora, 29290 San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México*

\*Autor para correspondencia: mcastill@ecosur.mx (M. Á. Castillo-Santiago)

Recibido: 14 octubre 2022; aceptado: 19 junio 2023

#### Resumen

En este estudio analizamos los patrones espaciales y temporales de la cobertura y uso del suelo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO) y sus impactos en la conectividad funcional del paisaje de acuerdo con 2 especies indicadoras, la pava cojolita (*Penelope purpurascens*) y el pajuil (*Penelopina nigra*). Se emplearon mapas de cobertura del suelo de 2005 y 2019 elaborados con imágenes satelitales de alta resolución. La matriz predominante en ambos años fue la vegetación secundaria arbustiva (37.7%), en la que estuvieron inmersos bosques maduros (3.6%) y secundarios (35.8%), además de otras coberturas no forestales (22.9%). En este período se deforestaron 753 ha (0.7%) de bosques maduros y secundarios, y se regeneraron 226 ha (0.2%). Entre 2005 y 2019 se incrementó la fragmentación del área, pero el contagio (CONTAG) fue de 61.6%, lo que muestra una conectividad estructural intermedia de la vegetación forestal. La conectividad funcional para ambas especies se concentró en la zona núcleo I de la REBISO y para la pava cojolita, también hacia el sur de esta área. Se señalan las áreas críticas para mantener y mejorar la conectividad funcional de estas especies al interior de esta área protegida.

*Palabras clave:* Áreas protegidas; Conectividad funcional; Conefor; Estructura del paisaje; FRAGSTATS

#### Abstract

We analysed the spatial and temporal patterns of land cover and land use in the Selva El Ocote Biosphere Reserve (REBISO) and their impacts on the functional connectivity of the landscape according to 2 indicator species, the pava cojolita (*Penelope purpurascens*) and the pajuil (*Penelopina nigra*). We used 2005 and 2019 land cover maps prepared from high-resolution satellite images. The predominant matrix in both years was shrubby secondary vegetation (37.7%), in which mature (3.6%), and secondary (35.8%) forests were immersed, in addition to other

non-forest cover (22.9%). During this period, 753 ha (0.7%) of mature and secondary forests were deforested, and 226 ha (0.2%) were regenerated. The fragmentation of the area increased between 2005 and 2019, but the contagion (CONTAG) was 61.6%, showing intermediate structural connectivity of forest vegetation. Functional connectivity for both species was concentrated in the core zone I of the REBISO and for the pava cojolita, also towards the south of this area. We also highlighted the critical areas for maintaining and improving the functional connectivity of these species within this protected area.

*Keywords:* Protected areas; Functional connectivity; Conefor; Landscape structure; FRAGSTATS

## Introducción

La fragmentación del hábitat es una de las principales consecuencias de cambios en la cobertura y uso del suelo (CCUS), que en última instancia conduce al aislamiento, disminución en la diversidad genética y a las extinciones locales de especies (Préau et al., 2022). Bajo este escenario, cobra importancia identificar aquellas configuraciones del paisaje que facilitan o impiden el movimiento de organismos y la dispersión de especies, procesos esenciales que influyen en la distribución de los genes, los recursos y las poblaciones de muchas especies (O’Farrill et al., 2014). En un análisis de la conectividad se requiere conocer la facilidad con la que un animal puede moverse de un fragmento a otro, así como la ubicación y la calidad de los recursos (Hernández et al., 2015; Tischendorf y Fahrig, 2000).

Las métricas de paisaje son índices cuantitativos que miden la estructura del paisaje en términos de la composición y la configuración a diferentes escalas espaciales, a nivel de fragmento y de clase (tamaño, forma, aislamiento), o de paisaje (riqueza, diversidad, conectividad, contagio). Dichos índices generalmente se derivan de mapas o bases geográficas de la cobertura y uso del suelo (Kupfer, 2012). En el aspecto funcional, los índices basados en la teoría de grafos permiten identificar las posibles vías de dispersión y priorizar los fragmentos de hábitat más adecuados para la conservación de algunas especies. Un grafo es la abstracción de un paisaje en el que los fragmentos de hábitat están representados por nodos. Los nodos pueden estar conectados por enlaces; un enlace entre nodos indica la posibilidad de que los organismos analizados puedan moverse entre ellos (Saura y Rubio, 2010). De manera general, los grafos o estructuras gráficas incorporan la consideración de la disponibilidad de hábitat, que es la cantidad y conectividad integradas en una sola medida (Pascual-Hortal y Saura, 2006; Saura y Pascual-Hortal, 2007). Este enfoque permite diferenciar la conectividad estructural de la funcional y a valorar la capacidad de dispersión específica de los organismos en la estimación de la conectividad (Beier y Noss, 1998; Shen et al., 2014). Durante la última década su uso ha aumentado debido a

que tienen requisitos de datos flexibles y son eficientes para caracterizar la conectividad del paisaje en amplias escalas espaciales con muchos fragmentos de hábitat (Hernández et al., 2015; Kupfer, 2012).

Por otro lado, las áreas naturales protegidas (ANP) representan una de las estrategias más importantes de la sociedad para la conservación de la biodiversidad, ya que coadyuvan a mantener la diversidad biológica, proteger los valores escénicos, geológicos, recreativos y ecológicos (Barrows et al., 2011; Travis-Belote et al., 2017). Las ANP ofrecen un escenario útil para investigar la relevancia de la diversidad en patrones espaciales a grandes escalas y para comprender mejor sus interacciones (Cumming, 2016). Con el incremento rápido de la deforestación, las ANP funcionan cada vez más como refugios para las especies amenazadas y los procesos de ecosistemas naturales (Laurance et al., 2012). En el sureste de México, la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO) forma parte del Corredor Biológico Mesoamericano, un hotspot de biodiversidad para la conservación (Myers et al., 2000). Esta área protegida ejerce un papel determinante en la preservación del ambiente debido a que es un refugio para la vida silvestre en el que se albergan especies de flora y fauna amenazadas, en peligro de extinción y/o sujetas a protección especial. La ANP se ubica en una región que registra un incremento significativo de las áreas agrícolas y un persistente peligro de incendios, procesos que han contribuido a la pérdida de cobertura forestal primaria de la reserva. Además, por la escasez de tierras con potencial agropecuario, existe una fuerte presión para desmontar terrenos no aptos para actividad agropecuaria, lo que ocasiona procesos de erosión, extinción y de pérdida de ecosistemas (Conanp-Semarnat, 2001).

El objetivo de este estudio fue contribuir a la comprensión de los patrones espaciales y temporales de la cobertura y uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, durante los años 2005 a 2019, así como evaluar los impactos de estos cambios en la conectividad funcional de 2 especies indicadoras de conservación, la pava cojolita (*P. purpurascens*), de amplio rango de distribución y el pajuil (*P. nigra*), con distribución restringida.

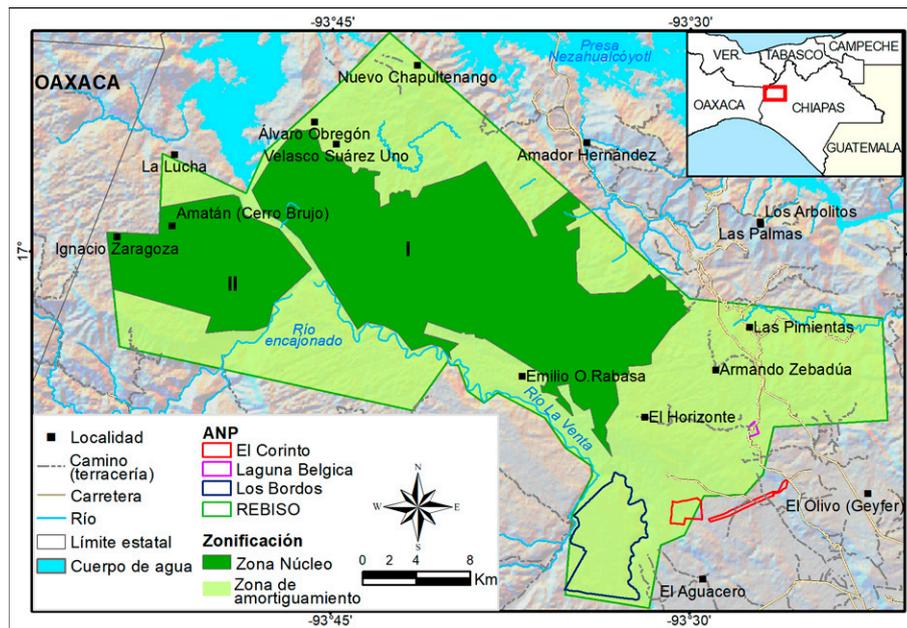


Figura 1. Ubicación del área de estudio y delimitación de las áreas protegidas que incluye: REBISO, PELB, Los Bordes y El Corinto. Delimitación de las zonas de manejo al interior de la REBISO: zona núcleo y de amortiguamiento.

## Materiales y métodos

La REBISO se ubica al noroeste de Chiapas, con una superficie de más de 101,000 ha, distribuidas entre los municipios de Ocozacoautla, Cintalapa, Jiquipilas y Mezcalapa (fig. 1). Esta área fue decretada como reserva de la biosfera en el año 2000 (Conanp-Semarnat, 2001), por resguardar importantes remanentes de selva húmeda subperennifolia y selva baja caducifolia. El paisaje predominante corresponde al de las Montañas del Norte, formadas por sierras y serranías de altitud variable, entre los 800 y 1,500 m snm (Müllerried, 1982). Estas variaciones en el relieve, gradiente de humedad y sustrato geológico propician una diversidad de climas, ecosistemas y una elevada heterogeneidad ambiental, por lo que se observan varios tipos de vegetación, incluidas la selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia y selva baja caducifolia (Inegi, 2012); adicionalmente, una cantidad significativa de la reserva se encuentra ocupada bajo diferentes usos agrícolas.

La REBISO cuenta con 2 zonas núcleo, la I) Selva El Ocote y la II) Los Ojos del Tigre, además de una zona de amortiguamiento. En las zonas núcleo la prioridad es conservar la biodiversidad mediante la preservación de los ecosistemas menos alterados; en tanto que en la zona de amortiguamiento se permiten actividades productivas bajo un esquema de desarrollo sustentable. El área decretada

como REBISO incluye otras pequeñas áreas protegidas: el Parque Educativo Laguna Bélgica (PELB) y 2 áreas destinadas voluntariamente a la conservación (ADVC): Los Bordes y Finca El Corinto; esta última se encuentra solo parcialmente dentro de la zona de amortiguamiento de la REBISO, pero para fines de este estudio se incluyó en su totalidad (fig. 1).

Laguna Bélgica es una pequeña área protegida de tenencia estatal, decretada en 1996 como zona sujeta a conservación ecológica con la finalidad de realizar actividades de educación ambiental, posteriormente fue incluida dentro de la zona de amortiguamiento de la REBISO y actualmente tiene una superficie forestal de 60 ha, la cual constituye una isla entre usos agropecuarios (Escobar-Ocampo y Ochoa-Gaona, 2007). Los Bordes es una propiedad privada de 3,153.92 ha de la Universidad Autónoma de Chiapas (UNACH), fue certificada como ADVC por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (Conanp, 2017b) y posteriormente incluida como parte de la REBISO en 2000. La Finca El Corinto es un conjunto predial de tenencia privada de 499.4 ha que resguarda remanentes de selva baja caducifolia y sirve de refugio para especies endémicas, amenazadas y en peligro de extinción de acuerdo con información disponible en la NOM-059-SEMARNAT-2019 (DOF, 2019), fue certificado como ADVC por la Conanp en 2017 (Conanp, 2017a).

La población registrada en el área de estudio es de 9,053 habitantes, distribuidos en 129 localidades, aunque 80% (7,239) de la población se concentra en solo 25 poblados con un promedio de 302 personas; 20% restante se encuentra dispersa en 104 localidades con un promedio de 17 habitantes en cada una de ellas. En la última década el crecimiento poblacional ha sido marginal (aproximadamente 230 personas) comparado con los periodos previos (Inegi, 2021). El 50% de la población pertenece a la etnia tzotzil y en menor proporción a zoques y mestizos (Inegi, 2021). La tenencia de la tierra es principalmente federal (37% terrenos sin afectación y 3% ocupados), privada (34%) y ejidal (26%) (Conanp-Semarnat, 2001). Las actividades principales en estas comunidades son la agricultura y la ganadería. En esta zona, las prácticas de manejo de la ganadería extensiva representan una amenaza para la conservación del área, ya que se realizan desmontes sobre la vegetación forestal para extender los pastizales. Sin embargo, los terrenos son de calidad pobre y no son aptos para la ganadería. Por esto y con fines de conservación, se aplican mecanismos alternativos para regular estas prácticas, tales como la ganadería intensiva sustentable (Conanp-Semarnat, 2001; Zamora-Lomelí, 2017).

Para la evaluación de los CCUS se emplearon los mapas de cobertura del suelo de 2005 y 2019 disponibles para la región, los cuales fueron elaborados a partir de imágenes satelitales de alta resolución espacial (tamaño de pixel de 10 m), SPOT 5 y Sentinel- 2, respectivamente (Escobar-Flores et al., 2020). En la construcción de estas capas geográficas se utilizó un enfoque en el que solo se procesó completamente el primer mapa (también llamado de referencia); los siguientes mapas constituyen una actualización del primero y en ellos se agregaron, únicamente, los cambios observados entre las 2 fechas. Este enfoque permitió minimizar la presencia de falsos cambios en la comparación de bases geográficas. Además del procesamiento automatizado (se empleó un clasificador denominado Random Forest), cada capa temática fue verificada visualmente para eliminar posibles errores (Escobar-Flores et al., 2020).

A continuación se listan las 12 clases temáticas de los mapas empleadas para evaluar los cambios en el paisaje: selva alta o mediana subperennifolia madura (SMsP), sucesión arbórea de selva alta o mediana subperennifolia (SMsPs), sucesión arbórea de selva baja caducifolia (SBCs), vegetación de galería (VeGa), bosque de pino encino perturbado (BPEp), vegetación sabanoide (Saba), vegetación secundaria arbustiva (Vsa), vegetación secundaria herbácea (Vsh), cuerpos de agua (Agua), sistemas agropecuarios (Agro), asentamientos

humanos (AsHu), e infraestructura (Infr). Para identificar los cambios relacionados con la pérdida o ganancia de cobertura forestal se agruparon las clases temáticas de los mapas, se consideraron como forestales las siguientes coberturas: BPEp, Saba, SMsP, SMsPs, SBCs, VeGa, y como no forestales: Agro, AsHu, Agua, Infr, Agro, Vsa, Vsh. Los cambios de clases forestales a no forestales se definieron como deforestación y los cambios de clases no forestales a forestales como regeneración. Adicionalmente, se evaluó la precisión temática del mapa de cambios usando la metodología propuesta por Olofsson et al. (2014).

Para complementar la información sobre los factores relacionados con los CCUS se realizaron entrevistas abiertas con algunos actores clave, incluyendo a pobladores que fueron usuarios de la tierra durante el periodo evaluado y a funcionarios de las ADVC. También se realizó una consulta directa de los mapas de CCUS y de conectividad con funcionarios de la REBISO para obtener su opinión sobre las causas del cambio de uso del suelo.

Se seleccionaron 2 especies indicadoras para mapear sus redes de conectividad, estas especies fueron la pava cojolita (*P. purpurascens*) y el pajuil (*P. nigra*), las cuales tienen hábitats similares pero difieren en sus rangos de distribución, elevación, especificidad de hábitat y capacidad de dispersión. Ambas especies son indicadoras de hábitats conservados, ya que dependen de los bosques maduros y son altamente sensibles a la conversión de bosques en sistemas agropecuarios (Cancino y Brooks, 2006; López et al., 2014). Adicionalmente, poseen baja capacidad reproductiva y son objetivos frecuentes de la cacería, por lo que están catalogadas como amenazada (A) y en peligro de extinción (P), respectivamente, con base en la Norma Oficial Mexicana (DOF, 2019) y como de preocupación menor (NT) y vulnerable (V), según la UICN (2021). La pava cojolita es la de más amplia distribución geográfica y tiene un mayor rango de desplazamiento (Gilbert y Schulenberg, 2013; Martínez-Morales y Tobón-Sampedro, 2015b), habita los bosques maduros y secundarios arbóreos desde 0 a 2,500 m snm (Del Hoyo y Kirwan, 2019; González-García y Martínez-Morales, 2010). Los registros específicos en el área de estudio la han ubicado desde 190 y hasta 1,100 m snm (Conabio, 2022). Por otro lado, el pajuil habita los bosques maduros y secundarios arbóreos en zonas templadas y húmedas, con preferencia por las cañadas y las laderas abruptas con vegetación densa. Su hábitat principal son los bosques perennifolios de niebla, bosques de coníferas, bosques húmedos caducifolios y bosques de pino-encino, en altitudes que van desde 200 a 2,500 m snm (Eisermann, 2012; González-García, 2009; Howell y Webb, 1995). En la REBISO se han registrado principalmente en bosque

maduro y secundario arbóreo de selva alta y mediana perennifolia, desde 500 a 1,200 m snm (Conabio, 2022). Con base en los requerimientos de hábitat de cada especie, para la pava cojolita, se seleccionaron todas las clases de selva madura y secundaria arbórea presentes: SMsP, SMsPs, SBCs y VeGa; para el pajuil se seleccionaron las anteriores, excepto SBCs, ya que esta clase tiene condiciones más abiertas y secas, en tanto que esta especie es propia de lugares húmedos y con vegetación densa (Eisermann, 2012; González-García, 2009).

Para modelar la conectividad del hábitat forestal para las especies indicadoras, se procedió a delimitar el hábitat de cada especie, utilizando como base los mapas de distribución potencial elaborados por Martínez-Morales y Tobón-Sampedro (2015a, b), por Navarro-Sigüenza et al. (Navarro-Sigüenza et al., 2018a, b) y registros en bases de datos del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (Conabio, 2022) ubicados dentro del área de estudio. Para *P. nigra* se obtuvieron 81 registros correspondientes al período 2005-2019 (Conabio, 2012, 2014, 2015, 2017, 2018, 2019a, b, 2020; Enríquez et al., 2013) y 9 registros históricos (Conabio, 2015, 2020; Enríquez et al., 2013; Muñoz-Alonso y March-Mifsut, 2003; Woods, 2016). Para *P. purpurascens* se obtuvieron 24 registros del período evaluado (Conabio, 2014, 2015, 2017, 2019a, 2020) y 10 históricos (Conabio, 2013, 2018; Muñoz-Alonso y March-Mifsut, 2003). Con respecto a los mapas de distribución potencial para *P. purpurascens*, los autores consultados coinciden en una amplia distribución que abarca toda el área de estudio. Sin embargo, con respecto a *P. nigra*, ambos señalan solo una pequeña área dentro de la REBISO, a pesar de que los registros obtenidos de esta especie durante el período evaluado abarcan una superficie mayor dentro de los remanentes forestales y se encuentran dentro de su rango altitudinal. Esto probablemente se deba a las generalizaciones incurridas al utilizar mapas con poco detalle espacial (1:11,000,000) en los modelos de distribución; por ello, en este trabajo se asume que el área conectada con los registros actuales es parte del hábitat de esta especie.

Para cuantificar la estructura del paisaje se utilizó el programa FRAGSTATS (McGarigal y Marks, 1995). Las estadísticas espaciales a nivel de paisaje y clase se calcularon utilizando métricas de FRAGSTATS para 2005 y 2019 (McGarigal y Marks, 1995; McGarigal et al., 2012). Estas métricas proporcionan un medio para cuantificar la extensión, la configuración y la fragmentación de cada clase de cobertura o uso del suelo en el paisaje. A nivel de clase se calcularon: número de fragmentos (NP), densidad de borde (ED), tamaño medio del parche (AREA\_MN), media de la distancia euclidiana del vecino más cercano (ENN\_MN), índice de interspersión y yuxtaposición

(IJI), y tamaño efectivo de malla (MESH). A nivel de paisaje se midieron: NP, índice de fragmento más grande (LPI), ED, índice de forma del paisaje (LSI), AREA\_MN, radio medio de giro (GYRATE\_MN), ENN\_MN, contagio (CONTAG), IJI, MESH, índice de diversidad de Shannon (SHDI) e índice de diversidad de Simpson (SIDI) (McGarigal et al., 2012). Se compararon métricas descriptivas del patrón CCUS entre diferentes clases en los mapas clasificados de ambos años.

Utilizamos los índices basados en la teoría de grafos para evaluar la conectividad funcional de los fragmentos de hábitat de cada especie (Kupfer, 2012; Saura y Rubio, 2010). Se usó el índice integral de conectividad (IIC), el cual se basa en un modelo de conexión binario que es útil para analizar la estructura y el patrón general de la conectividad funcional a largo plazo (Crouzeilles et al., 2013; Qi et al., 2017). Este índice mide la contribución de cada fragmento en la conectividad del paisaje actual a través de 3 fracciones que lo componen: 1) dIICintra, 2) dIICflux y 3) dIICcon. La primera de ellas estima el hábitat disponible con base en la superficie que provee el fragmento, la segunda evalúa la importancia de los parches con base en el área ponderada del flujo de dispersión (asumiendo que el flujo aumenta cuando los parches son más grandes y están mejor conectados y más cerca unos de otros) y se utiliza para saber qué tan bien se puede conectar un parche con otro cuando están en el punto final o de inicio del flujo. Finalmente, la tercera valora los fragmentos que son críticos para facilitar el flujo de especies entre 2 fragmentos dentro de la ruta más corta, esta fracción se utiliza como criterio para seleccionar escalones (trampolines) o corredores prioritarios (Kupfer, 2012).

Para el cálculo del IIC se utilizó el programa Conefor 2.6 (Saura y Torné, 2009), el cual requiere información sobre la calidad de los fragmentos (o nodos), las distancias entre ellos y las distancias de dispersión. Como indicador de la calidad del nodo se empleó el tamaño del fragmento, la distancia entre nodos se definió como la distancia euclidiana entre bordes de fragmentos, y las distancias de dispersión empleadas fueron 3, 5 y 8 km para el pajuil y 10, 13 y 15 km para la pava cojolita, estas distancias se obtuvieron a través de criterio de expertos (Escobar-Ocampo et al., 2019).

## Resultados

La precisión global del mapa de cambios fue de 94%. Las clases con mayor precisión fueron las de permanencia de bosques (97%) y permanencia de clases no forestales (95%), mientras que la clase regeneración solo obtuvo 72%. Los resultados del análisis de detección de cambios

Tabla 1

Matriz de transición de coberturas y usos del suelo de la REBISO en el período 2005-2019 (en hectáreas).

CUS 2005/2019	Agro	AsHu	BPEp	Agua	Infr	Saba	SMsP	SMsPs	SBCs	VeGa	Vsa	Vsh	Total
Agro	7,668.6	0.3		0.4	5.5	57.6	0.9	37.2	8.6	4.4	503.1	1,152.5	9,439.0
AsHu	0.1	138.2										1.2	139.5
BPEp	0.0		12.5								0.9		13.4
Agua	12.4			451.6	5.9						0.1	2.7	472.6
Infr	2.7			0.2	264.1						30.1	34.5	331.5
Saba	154.7					1,668.9			14.0		6.6	2.2	1,846.5
SMsP	1.8				0.03		3,778.4				2.3	1.5	3,784.0
SMsPs	165.3	1.0	0.003		2.5		5.2	29,070.2			190.0	179.3	29,613.4
SBCs	162.8					0.5		0.7	8,730.8	0.2	10.3	20.9	8,926.1
VeGa	0									12.4		0.1	12.5
Vsa	973.1	6.9	0.6	2.8	14.4	7.8	1.0	60.6	21.0	0.3	38,942.1	781.0	40,811.4
Vsh	954.5	2.7		0.01	11.4		2.0	27.2	0.4		319.3	9,444.0	10,761.6
Total	10,095.9	149.1	13.1	454.9	303.9	1,734.7	3,787.5	29,195.9	8,774.8	17.2	40,004.6	11,619.8	106,151.4

para las 12 clases de CCUS en la REBISO se presentan en matrices de transición que muestran las trayectorias de cambio por año (tabla 1). El área de estudio está ocupada predominantemente por Vsa, que ha cubierto 38.4% y 37.7% en 2005 y 2019, respectivamente. Las demás coberturas y usos del suelo en orden de importancia por su extensión fueron la SMsPs (27.9%, 27.5%), Vsh (10.1%, 10.9%), SBCs (8.4%, 8.3%), SMsP (3.6%), Saba (1.7%, 1.6%) y Agro (8.9%, 9.5%) en 2005 y 2019, respectivamente.

Además, AsHu, BPEp, Agua, Infr y VeGa, en su conjunto, ocuparon menos de 1% en entre estos años (fig. 2). Fue evidente la intensificación del uso del suelo por la conversión de Vsa en el noroeste-sureste y suroeste de la REBISO, que perdió 499 ha a expensas de otros usos no forestales, principalmente Agro (958 ha) y Vsh (781 ha) (tabla 1, fig. 2). El incremento de asentamientos humanos fue mínimo en el período evaluado, por la deforestación de SMsPs (0.97 ha) y la degradación de Vsa y Vsh (4.94 ha). Respecto a los cuerpos de agua, representados principalmente por los ríos El Encajonado y La Venta, se mantuvieron relativamente constantes (0.5%) en todo el período, con una reducción de 18 ha entre 2005 y 2019.

En esta zona, los procesos predominantes fueron la permanencia de usos no forestales (~ 60%) y la permanencia de vegetación forestal (~ 40%). No obstante, en este período se deforestó el bosque maduro y secundario de selva alta y mediana perennifolia y subperennifolia

(SMsP y SMsPs) y la sucesión secundaria arbórea de selva baja caducifolia (SBCs) en una superficie de 753 ha (~ 0.7%). También se regeneró la vegetación forestal a partir del abandono de áreas identificadas como Agro, Vsa y Vsh, en una superficie de 226 ha (~ 0.2%) (fig. 3, tabla 1). Sin embargo, esta regeneración no indica necesariamente que estas zonas están en proceso de restauración, ya que gran parte de ellas, principalmente en la zona de amortiguamiento, solo están en descanso de actividades agropecuarias.

La pequeña área de influencia incluida con El Corinto (967 ha) preservó una proporción importante de coberturas forestales (623 ha) fuera del área protegida. De la superficie incluida en la REBISO, la mayor proporción de coberturas forestales se conservó en la zona núcleo I (15,726 ha, 51% de esta zona), en tanto que en la zona núcleo II (8,110 ha) y en la de amortiguamiento (37,498 ha) permaneció la mayor proporción de coberturas y usos no forestales. Los principales cambios, en general, se produjeron en 915 ha de la zona de amortiguamiento, de las cuales 699 ha (1% de esta zona) fueron deforestadas y 216 ha (0.4%) se regeneraron. Aunque también en la zona II se deforestaron 30 ha y se regeneraron 3 ha; en la zona núcleo I se deforestaron 24 ha y se regeneraron 5 ha (tabla 2). De los cambios producidos en la zona de amortiguamiento y de influencia, 142 ha se deforestaron, 3 ha se regeneraron en Los Bordos y 7 ha se deforestaron en El Corinto.

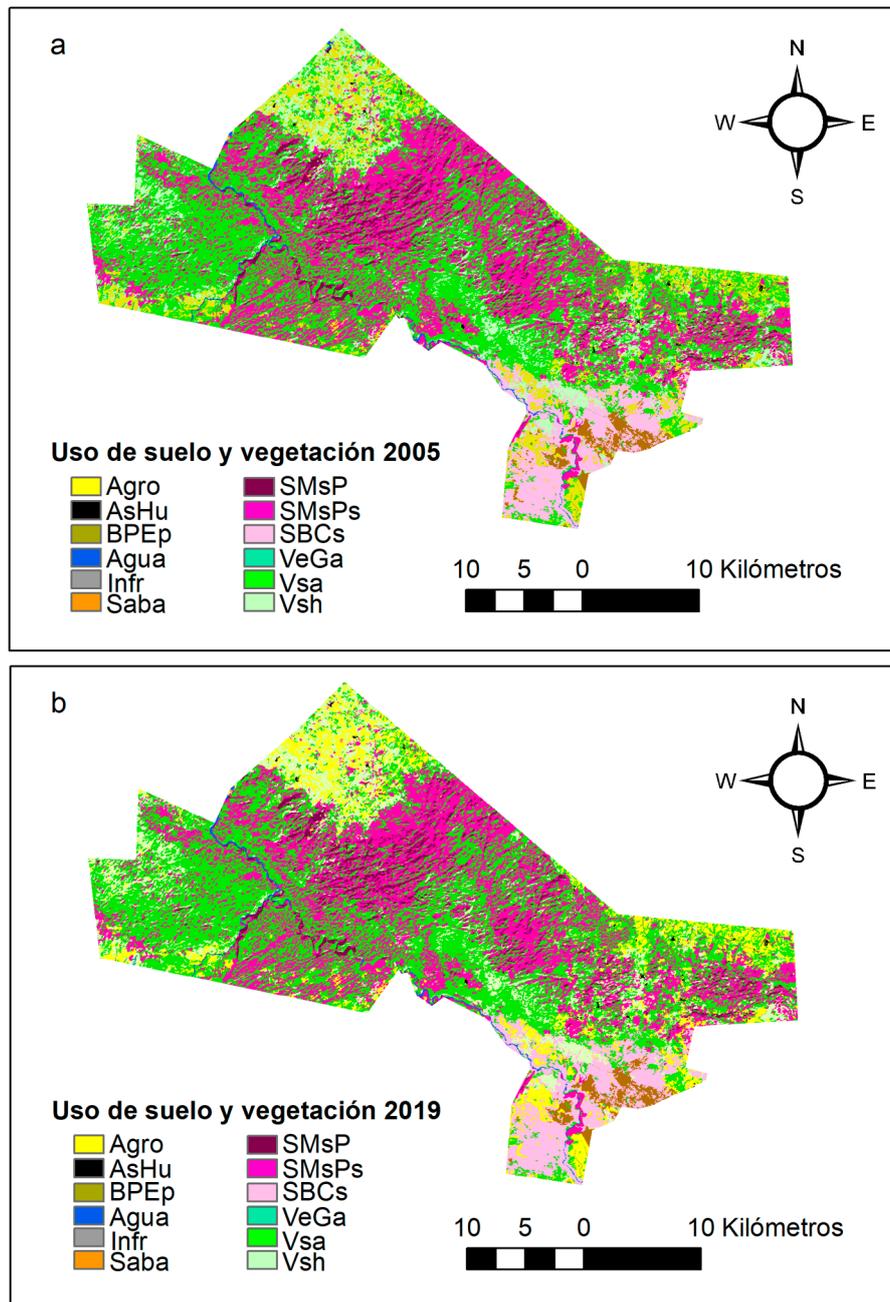


Figura 2. Uso del suelo y vegetación en el corredor REBISO-El Corinto en los años a) 2005 y b) 2009.

El análisis espacial del patrón del paisaje mostró un incremento en el número de parches (NP), pero una disminución de AREA\_MN (0.5%) entre 2005 y 2019. ENN\_MN disminuyó, lo que indica que aunque se incrementaron los fragmentos, éstos están más agregados. Ello se relaciona con la reducción en ED durante este

período, la cual implica que hubo agregación entre algunas clases. LPI y GYRATE\_MN también disminuyeron, lo que refleja una menor dominancia de los parches más grandes y una mayor heterogeneidad espacial en el área de estudio. MESH se redujo, lo que también está relacionado con esta mayor heterogeneidad espacial. Ésto es consistente

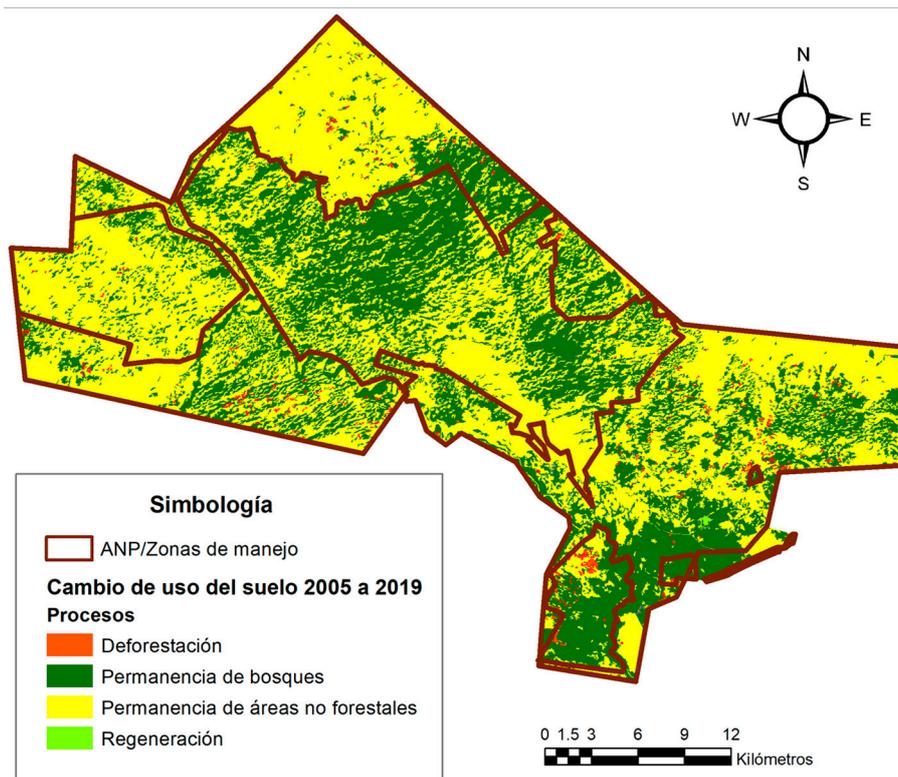


Figura 3. Procesos de cambios en la cobertura y uso del suelo en el corredor REBISO-El Corinto durante el período 2005-2019.

con el incremento registrado en SHDI y SIDI, que indica una mayor equidad en las proporciones de cada clase en el paisaje. El LSI aumentó, lo que implica que el paisaje tendió a ser más irregular y diversificado. La medida de agregación IJI también se redujo, mostrando una tendencia a una menor adyacencia entre clases. Finalmente, CONTAG se mantuvo con valores por arriba de 61.6%, lo que muestra una conectividad estructural media ( $> 50\%$ ,  $< 75\%$ ) del paisaje, entre vegetación forestal y usos del suelo (tabla 3).

A nivel de clase, se incrementó el aislamiento entre parches, de acuerdo con la métrica NP, éste aumentó principalmente en usos no forestales (Infr, Agua, Vsh), aunque también en los forestales secundarios y degradados (VeGa, Saba), y se redujo, de manera general, en las coberturas de vegetación forestal madura y secundaria (SMsP, SMsP, SBCs y BPEp) y en los usos no forestales predominantes (Vsa, Agro y AsHu). Las coberturas forestales (SMsP, SMsPs y SBCs) disminuyeron en AREA\_MN, en tanto que los usos de suelo y las clases de vegetación degradada incrementaron (Vsa, Agro, Infr, VeGa y AsHu). En este periodo, para BPEp y SMsP, aumentó exponencialmente el aislamiento, observable a través de ENN\_MN, en menor medida también se incrementó para Saba, SBCs y Vsa, en

tanto que se redujo para las clases restantes, es decir, se agregaron más entre sí (tabla 4).

El nivel de agregación entre parches de clases se verificó en las siguientes métricas: IJI tuvo valores relativamente bajos a intermedios en ambos periodos, pero se incrementó en 2019 para Vsh, Agua, VeGa, Saba, y SMsPs. Se redujo en Infr, AsHu, SBCs, SMsP, Agro, Vsa y Infr. MESH se redujo para 2019 en Vsa, SMsPs, SBCs, Saba, SMsP, AsHu y BPEp y aumentó en Infr, Agro, Agua, Vsh y VeGa.

Para ambas especies analizadas, la conectividad funcional se concentró en todo el periodo en la zona núcleo I de la REBISO; esta área está conformada por un nodo principal, que en 2005 abarcó 9,476 ha y en 2019, 9,393 ha (fig. 4a, b). Para la pava cojolita este nodo corresponde a 63% de diIC y concentró la mayor área ponderada de flujo de dispersión (diICflux 41%), debido a la posición que ocupa en la red de paisaje y como nodo proveedor de hábitat en la red de conectividad (diICintra 20%); dadas las características anteriores, su relevancia como conector es menor (diICcon 1.3%) (fig. 4a, tabla 5). Para el pajuil, en 2019 este nodo corresponde a 80.8% de diIC por sus altos valores como área ponderada de flujo de dispersión

Tabla 2

Estadísticas de superficie en los procesos de cambios en el uso y cobertura del suelo de 2005 a 2019.

Procesos	Zonas				Total
	Influencia	Amortiguamiento	Núcleo		
			I	II	
Deforestación (ha)	0.03	699	24	30	753
Proporción (%)	0.003	1	0.1	0.3	1
Permanencia forestal (ha)	623	22,446	15,726	1,639	40,434
Proporción (%)	64	37	51	17	40
Permanencia de usos y coberturas no forestales (ha)	342	37,498	14,894	8,110	60,844
Proporción (%)	35	62	49	83	60
Regeneración (ha)	2	216	5	3	226
Proporción (%)	0	0.4	0.02	0.03	0.2
Total	967	60,860	30,650	9,781	102,257

Tabla 3

Cambios en las métricas a nivel de paisaje de 2005 a 2019.

Métrica	Año		Cambio
	2005	2019	
NP	17,778.00	19,412.00	1,634.00
PD (%)	17.39	19.09	1.70
LPI (%)	11.51	10.40	-1.12
ED (m/ha)	168.92	158.40	-10.52
LSI	136.79	145.48	8.69
AREA_MN (ha)	5.75	5.24	-0.51
GYRATE_MN (m)	56.83	52.18	-4.65
ENN_MN (m)	58.37	51.34	-7.03
CONTAG (%)	61.69	61.68	-0.01
IJI (%)	46.24	46.03	-0.20
MESH (ha)	3,525.33	3,074.23	-451.11
SHDI	1.59	1.60	0.02
SIDI	0.74	0.74	0.01

(dIICflux 41.5%), como proveedor de hábitat (dIICintra 35.5%) y en menor medida, como conector (dIICcon 3.7%).

En el resto de la red de parches, la importancia de los nodos fue diferente según la especie analizada. Para la pava cojolita, el segundo nodo de importancia se ubicó al suroeste de la REBISO, en Los Bordos y zonas colindantes, con una superficie de 3,430 ha en 2005 y

3,374 ha en 2019 (fig. 4a, tabla 5). La importancia de este nodo (dIIC 20.1%) se debe a su posición para facilitar el flujo de dispersión dIICflux 17.5%). El tercer nodo de importancia para la conectividad de la pava cojolita se ubicó al sur de la REBISO, con una superficie de 1,288 ha en 2005 y 1,289 ha en 2019. Este nodo es de importancia relativa (dIIC 7.7%) por la posición que ocupa en la red (dIICflux 7.3%) y en menor medida por la cantidad de hábitat que aporta (dIICintra 0.4%) (fig. 4a, tabla 5). El segundo nodo de importancia en la red de conectividad del pajuil (dIIC 6.9%) se ubica al noroeste de la zona núcleo I y tuvo una superficie de 890 ha en todo el periodo (fig. 4b, tabla 6). La importancia de este nodo reside en su posición para facilitar el flujo de dispersión (dIICflux 6.4%). En la red de la pava cojolita, este nodo se ubica en la cuarta prioridad, la importancia de este nodo (dIIC 6.9%) se debe fundamentalmente a su posición dentro de la red (dIICflux 6.3%), igualmente para el pajuil (dIIC 5.1%; dIIC flux 4.9%). El tercer nodo de importancia para la conectividad del pajuil (dIIC 4.3%) se ubica al oeste intermedio del polígono de la REBISO (ejido Emilio Rabasa), con una superficie en 2005 de 606 ha y en 2019 de 600 ha (fig. 4b, tabla 6). Este nodo es importante igualmente como facilitador de flujo (dIICflux 4.1%). Para la pava cojolita, este nodo es el sexto en prioridad (dIIC 3.6%) como facilitador de flujo (dIICflux 3.6%) (fig. 4a, tabla 5).

Con los cambios en la estructura del paisaje de 2005 a 2019, para la pava cojolita se incrementó la conectividad —de baja a media— al suroeste de la zona núcleo I, en tanto que se redujo —de media a alta— al noroeste de la zona de amortiguamiento (señaladas en círculo rojo, fig.

Tabla 4

Cambios en las métricas a nivel de clase de 2005 a 2019.

Año	Cobertura/ métrica	NP	ED	AREA_MN	ENN_ MN	IJI	MESH
2005	SMsP	958	18.19	4.08	137.55	23.86	0.78
	SMsPs	2,607	100.55	11.52	51.85	33.88	1,235.03
	SBCs	217	12.04	30.55	84.99	66.56	167.23
	Saba	157	3.47	8.58	69.40	33.13	3.90
	VeGa	8	0.08	1.27	4,399.46	41.28	0.00
	BPEp	8	0.08	1.83	41.08	48.55	0.001
	Vsa	5,483	120.05	7.27	31.45	45.36	2,102.80
	Vsh	3,366	45.42	3.18	67.75	48.96	7.89
	AsHu	63	0.72	2.21	708.87	46.56	0.01
	Agro	4,531	32.67	1.95	46.69	56.48	7.32
	Agua	54	1.93	8.36	284.92	69.47	0.34
	Infr	322	2.62	0.94	83.18	66.74	0.02
	2019	SMsP	43	0.74	3.47	1,225.67	43.19
SMsPs		8	0.08	1.79	37.19	47.41	0.00
SBCs		55	1.87	8.49	128.19	69.48	0.42
Saba		171	2.40	1.90	133.03	67.22	0.04
VeGa		1,056	17.34	3.69	116.06	24.27	0.79
BPEp		3	0.02	0.93	2,303.88	34.66	0.00
Vsa		80	3.07	17.27	86.58	29.74	7.16
Vsh		3,604	30.16	2.69	54.07	56.98	11.14
AsHu		6	0.08	2.50	84.17	30.95	0.00
Agro		557	11.10	11.39	37.27	66.98	147.08
Agua		3,482	42.63	3.19	59.93	49.14	31.30
Infr		6,867	111.95	5.65	29.43	44.47	1,829.16

5a, c); también se registró un aumento de la conectividad entre fragmentos (de media a alta) al suroeste de la zona de amortiguamiento y una reducción en el flujo de conectividad al noroeste de la misma (señalados en círculo rojo; fig. 5a, c); así como la pérdida de hábitat y de flujo de conectividad en 3 lugares, 2 al noreste de la zona núcleo y 1 al suroeste de la zona de amortiguamiento (en el círculo rojo; fig. 5b, d). Para el pajuil se incrementó la conectividad (de media a alta) en una porción al noroeste de la zona núcleo I y se redujo la conectividad —de media a baja— en 2 áreas extensas al noroeste y al sureste de la zona de amortiguamiento (en círculo rojo; fig. 6a). En términos de la fracción basada en el área de los fragmentos, para 2019 se produjo un incremento de la conectividad de media a alta y de baja a media entre la zona núcleo I y la zona núcleo II de la REBISO (fig. 6b). Con respecto al

flujo de dispersión, se registró un aumento en el flujo de conectividad —de media a alta— al noroeste de la zona núcleo I y en 2 puntos de la zona de amortiguamiento y una disminución al noroeste y sureste de la REBISO (fig. 6c). Por otra parte, en términos de la fracción que mide la importancia de los nodos como escalones, para esta especie se mejoró la conectividad —de baja a media— hacia el NO de la zona de amortiguamiento (fig. 6d).

## Discusión

Los incendios forestales de 1998 tienen un papel clave en la explicación de las tasas de deforestación y los tipos de cobertura del suelo encontradas al interior de la REBISO (Maldonado-Meléndez et al., 2009); de acuerdo con Flamenco et al. (2007), la pérdida de cobertura forestal

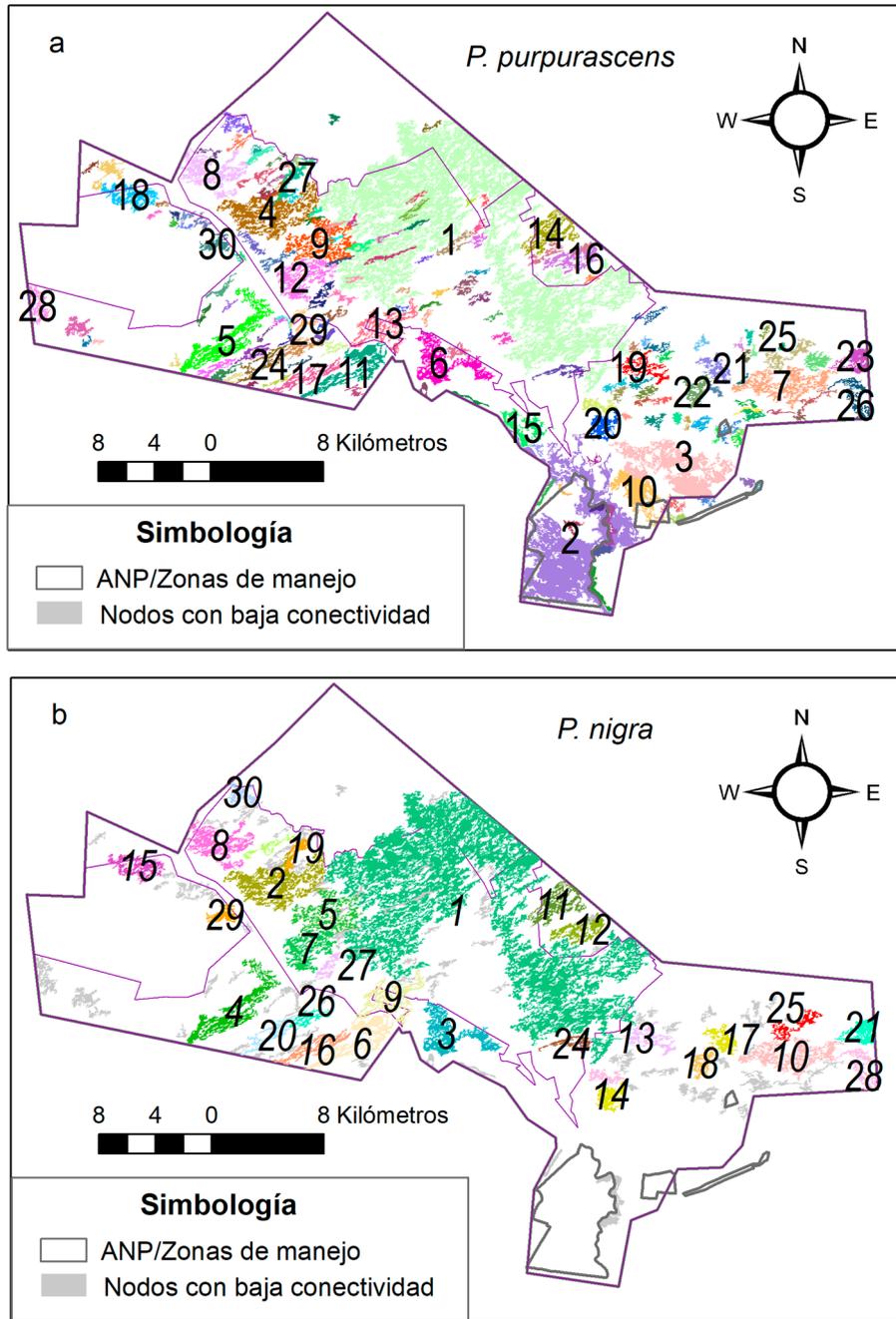


Figura 4. Priorización de nodos, basada en el Índice de Disponibilidad del Hábitat para a) pava (*Penelope purpurascens*) y b) pajuil (*Penelopina nigra*), durante el período 2005-2019 en la red de conectividad de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Los colores marcan los límites de cada nodo priorizado.

hasta antes de los incendios era de 0.21%, pero después de ellos (entre 1995 y el 2000) la tasa se elevó a 2.1%. En nuestro estudio registramos una cifra ligeramente inferior a la que ocurría antes de dichas perturbaciones (0.13%).

Estos incendios afectaron más de 19,000 ha y causaron mortalidad total o muy alta en la mayor parte de las áreas siniestradas (Maldonado-Meléndez et al., 2009). La predominancia de vegetación secundaria arbustiva desde

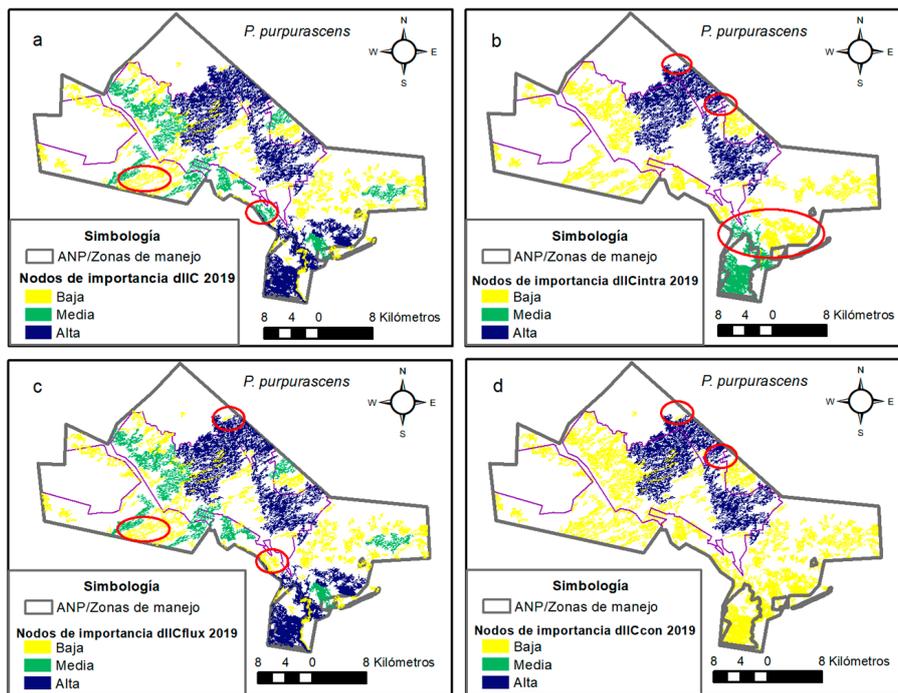


Figura 5. Conectividad funcional de la pava (*Penelope purpurascens*) en la REBISO de 2005 a 2019. Las clases de importancia Alta, Mediana y Baja corresponden respectivamente a valores entre 80.8 a 6.8%, 6.8 a 1.6%, y 0.001 a 1.6% para el Índice de Disponibilidad del Hábitat (a) dIIC, área de hábitat (b) dIICintra, flujo de dispersión (c) dIICflux, y escalones o corredores prioritarios (d) dIICcon. Los círculos rojos muestran las áreas en las que hubo cambios durante el período de análisis (ver en el texto).

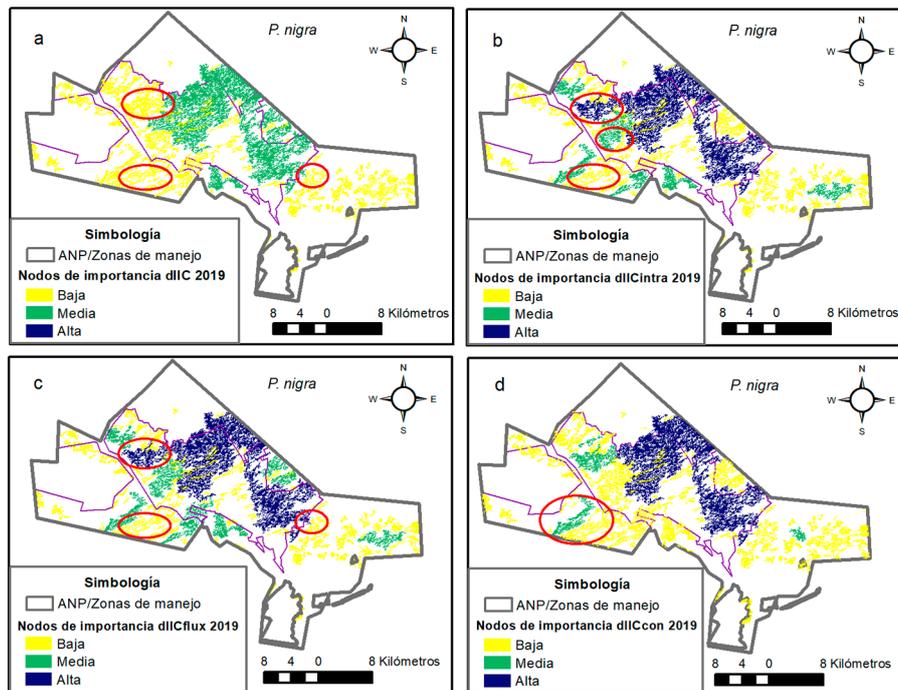


Figure 6. Conectividad funcional del pajuil (*Penelopina nigra*) en la REBISO de 2005 a 2019. Las clases de importancia Alta, Mediana y Baja corresponden respectivamente a valores entre 80.8 a 6.8%, 6.8 a 1.6%, y 0.001 a 1.6% para el Índice de Disponibilidad del Hábitat (a) dIIC, área de hábitat (b) dIICintra, flujo de dispersión (c) dIICflux, y escalones o corredores prioritarios (d) dIICcon. Los círculos rojos muestran las áreas en las que hubo cambios durante el período de análisis (ver en el texto).

Tabla 5

Priorización de los primeros 30 nodos de importancia para la pava (*Penelope purpurascens*) en la red de conectividad de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

Priorización	Nodo	dIIC	dIICintra	dIICflux	dIICcon	VEG 2019	Área 2019 (ha)	Conectividad
1	155	63.01	20.02	41.62	1.3758	SMsPs	9392.7	Alta
2	171	20.11	2.58	17.53	0.0041	SBCs	3374.1	Alta
3	169	7.67	0.38	7.28	0.0131	SBCs	1289.2	Alta
4	142	5.12	0.18	4.94	0.0025	SMsPs	889.9	Media
5	110	3.78	0.10	3.68	0.0059	SMsPs	653.8	Media
6	90	3.67	0.08	3.59	0.0000	SMsPs	600.2	Media
7	60	3.36	0.08	3.28	0.0000	SMsPs	576.7	Media
8	150	3.01	0.07	2.94	0.0000	SMsPs	540.8	Media
9	129	2.98	0.06	2.92	0.0010	SMsPs	512.7	Media
10	166	2.92	0.06	2.86	0.0000	SBCs	501.4	Media
11	77	2.70	0.05	2.65	0.0035	SMsPs	452.9	Media
12	117	2.49	0.04	2.45	0.0004	SMsPs	429.0	Media
13	105	2.43	0.04	2.39	0.0000	SMsPs	402.2	Media
14	133	1.99	0.03	1.96	0.0000	SMsPs	369.8	Media
15	172	1.63	0.02	1.61	0.0007	SBCs	277.1	Media
16	122	1.49	0.02	1.47	0.0000	SMsPs	274.4	Baja
17	64	1.36	0.01	1.34	0.0000	SMsPs	239.6	Baja
18	141	1.31	0.02	1.29	0.0000	SMsPs	294.3	Baja
19	70	1.25	0.01	1.24	0.0021	SMsPs	209.2	Baja
20	38	1.13	0.01	1.12	0.0000	SMsPs	191.6	Baja
21	66	1.07	0.01	1.06	0.0000	SMsPs	183.1	Baja
22	55	1.03	0.01	1.03	0.0000	SMsPs	176.1	Baja
23	72	0.97	0.01	0.96	0.0000	SMsPs	222.5	Baja
24	76	0.94	0.01	0.94	0.0000	SMsPs	167.0	Baja
25	82	0.94	0.01	0.93	0.0000	SMsPs	170.3	Baja
26	53	0.84	0.01	0.83	0.0000	SMsPs	192.2	Baja
27	24	0.75	0.00	0.74	0.0000	SMsP	132.3	Baja
28	111	0.74	0.01	0.73	0.0000	SMsPs	178.2	Baja
29	86	0.73	0.00	0.73	0.0000	SMsPs	129.3	Baja
30	124	0.69	0.00	0.69	0.0000	SMsPs	122.6	Baja

2005 en la zona núcleo II y en áreas extensas de la zona núcleo I se debe al impacto que las quemaduras subterráneas catastróficas dejaron en la composición y estructura de las selvas. Las características de los terrenos en estas zonas, de difícil acceso, alta rocosidad y fuerte pendiente, han limitado el desarrollo de la vegetación a una sucesión arbórea; pero por otra parte, dichas condiciones del terreno

también han impedido el cambio de uso del suelo, por lo que las áreas que no fueron afectadas por los incendios han permanecido con poca perturbación (Conanp-Semarnat, 2001). En la zona núcleo I, la deforestación se produjo en los bordes, pero fue mayor hacia el sur de esta zona, en donde se traslapa con 4 núcleos ejidales (RAN, 2022). Otras causas de los cambios en el uso del suelo en la zona

Tabla 6

Priorización de los primeros 30 nodos de importancia para el pajuil (*Penelopina nigra*) en la red de conectividad de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

Priorización	Nodo	dIIC	dIICintra	dIICflux	dIICcon	VEG 2019	Área 2019 (ha)	Conectividad
1	155	80.81	35.56	41.57	3.6857	SMsPs	9392.7	Alta
2	142	6.88	0.32	6.44	0.1209	SMsPs	889.9	Alta
3	90	4.33	0.15	4.18	0.0008	SMsPs	600.2	Media
4	110	3.90	0.17	3.67	0.0593	SMsPs	653.8	Media
5	129	3.81	0.11	3.71	0.0002	SMsPs	512.7	Media
6	77	3.36	0.08	3.25	0.0282	SMsPs	452.9	Media
7	117	3.30	0.07	3.20	0.0274	SMsPs	429.0	Media
8	150	3.16	0.12	3.02	0.0206	SMsPs	540.8	Media
9	105	2.98	0.07	2.90	0.0113	SMsPs	402.2	Media
10	60	2.68	0.13	2.53	0.0176	SMsPs	576.7	Media
11	133	2.59	0.06	2.54	0.0000	SMsPs	369.8	Media
12	122	1.92	0.03	1.89	0.0000	SMsPs	274.4	Media
13	70	1.59	0.02	1.52	0.0516	SMsPs	209.2	Baja
14	38	1.37	0.01	1.35	0.0000	SMsPs	191.6	Baja
15	141	1.35	0.03	1.30	0.0168	SMsPs	294.3	Baja
16	64	1.35	0.02	1.32	0.0008	SMsPs	239.6	Baja
17	66	1.16	0.01	1.01	0.1297	SMsPs	183.1	Baja
18	55	0.99	0.01	0.97	0.0071	SMsPs	176.1	Baja
19	24	0.98	0.01	0.98	0.0000	SMsP	132.3	Baja
20	76	0.96	0.01	0.95	0.0000	SMsPs	167.0	Baja
21	72	0.85	0.02	0.83	0.0000	SMsPs	222.5	Baja
22	144	0.83	0.00	0.72	0.1108	SMsPs	97.4	Baja
23	42	0.83	0.01	0.82	0.0000	SMsPs	115.8	Baja
24	61	0.79	0.00	0.79	0.0000	SMsPs	109.9	Baja
25	82	0.77	0.01	0.76	0.0000	SMsPs	170.3	Baja
26	86	0.77	0.01	0.76	0.0007	SMsPs	129.3	Baja
27	112	0.74	0.00	0.73	0.0074	SMsPs	98.2	Baja
28	53	0.73	0.01	0.72	0.0000	SMsPs	192.2	Baja
29	124	0.72	0.01	0.71	0.0069	SMsPs	122.6	Baja
30	157	0.67	0.01	0.67	0.0000	SMsPs	125.5	Baja

núcleo se atribuyen a un uso más intensivo del suelo dentro de 4 núcleos ejidales, y a la tala o uso ilegal de tierras en terrenos federales de esta zona por los pobladores colindantes (Conanp-Semarnat, 2001). En la zona núcleo II, los cambios en la vegetación forestal se indujeron en áreas relativamente pequeñas y aisladas hacia el norte de esa área, la cual colinda con la región de Los Chimalapas. Esta es una zona forestal de reconocida importancia por

su biodiversidad, pero que desde hace varias décadas mantienen un conflicto legal y agrario en la posesión de la tierra entre compañías madereras, centros de población y grupos indígenas (Conanp-Semarnat, 2001; González-Pacheco y Eguiluz-de Antuñano, 1991). Con base en lo anterior, los cambios son atribuibles a la ocupación ilegal de las áreas de cambio por grupos invasores en esta zona (Pozo-Montuy et al., 2019).

Flamenco et al. (2007) caracterizaron el área de influencia de esta ANP como “zona de cambio rápido” o “punto caliente de deforestación”, en tanto que atribuyen la menor tasa de deforestación dentro de la reserva a las condiciones abruptas del terreno, que limitan el avance de la frontera agrícola, más que el estatus de protección del área. La presión antrópica fuera del ANP es muy alta y está impactando en los límites de ésta. En la zona de amortiguamiento, el cambio de uso de suelo fue inducido principalmente en los extremos sureste, suroeste, noreste y noroeste de la REBISO. En el lado sureste de esta zona, la deforestación se relaciona con el crecimiento poblacional, ya que ésta es el área que concentra más infraestructura, localidades y núcleos ejidales en la REBISO (Inegi, 2021). Esta es también la zona más húmeda, con suelos más profundos y en la que se desarrolla el cultivo de café bajo sombra, combinado con bosques secundarios, agricultura y pastizales, por lo que los cambios en el uso del suelo tienen que ver con el manejo de estos sistemas productivos (Sánchez-Cortés y Martínez-Alcázar, 2017). Otro factor de cambio fue que, desde el año 2000, el precio del café decayó a niveles poco rentables, además de que se presentó un problema por la roya del café, por lo que, parte de estos sistemas agroforestales bajo sombra fueron convertidos a agricultura intensiva y otros más renovados, pero con menos árboles de sombra (Productores de café en la REBISO, com. pers. junio 16, 2022, 31 de agosto, 2022). En la zona de amortiguamiento, al sur de la zona núcleo II, el cambio de uso de suelo estuvo relacionado con la llegada de nuevos propietarios de esas tierras, quienes han invertido remesas de familiares migrantes en actividades agrícolas y pecuarias (funcionario de la REBISO, com. pers. 5 de septiembre de 2022). Al oeste de la zona de amortiguamiento, los cambios en el uso del suelo están relacionados con incendios forestales derivados de malas prácticas agrícolas (Morales-López y Álvarez-Gordillo, 2017). Finalmente, el suroeste de la zona de amortiguamiento, en donde se ubican las ADVC Los Bordos y Finca El Corinto, es la zona más seca, vulnerable y con mayor incidencia de incendios forestales. Esta última es la principal causa del cambio de uso del suelo, especialmente en los años con períodos largos de estiaje. Las invasiones ilegales de tierras privadas y protegidas son otra causa frecuente de cambios en el uso del suelo. Dichas invasiones están en gran medida relacionadas con los incendios forestales que ahí se producen (personal del ADVC Finca El Corinto, com. pers. 12 de agosto de 2022; funcionario de la REBISO, com. pers. 5 de septiembre de 2022). Particularmente al interior de Los Bordos, los cambios han sido inducidos por habitantes de los núcleos ejidales colindantes, a quienes la UNACH, propietaria de esta ADVC, otorgó permisos para

establecer cultivos y ganadería cuando esta área aún no tenía certificación como ADVC (exfuncionario del ADVC Los Bordos, com. pers. 17 de agosto de 2022). En toda el área de estudio, otro factor frecuente de la degradación de los recursos forestales es la tala ilegal para satisfacer la alta demanda doméstica y comercial de leña para cocinar (Escobar-Ocampo et al., 2009; Márquez-Reynoso et al., 2017). Estos ilícitos ocurren debido a la falta de recursos humanos y económicos para cumplir correctamente con las funciones de vigilancia, por la falta de coordinación con las autoridades locales y federales para frenar, y en la medida de lo posible, revertir los eventos de invasión por comunidades humanas a las zonas núcleo de la reserva, y por la falta de una visión y estrategia de manejo integral de los ecosistemas en las zonas núcleo y de amortiguamiento, en las que se consideren y concilien la compatibilidad de los medios de vida de los habitantes con los intereses de conservación del área protegida (Álvarez-Gordillo et al., 2017; Pozo-Montuy et al., 2019).

El análisis con base en métricas del paisaje en ambos años proporcionó información sobre cómo los patrones de cobertura forestal cambiaron con el tiempo. A nivel de paisaje, el área de estudio presentó una conectividad estructural media. Durante este período, la tendencia a nivel de paisaje fue de incremento en la fragmentación forestal; sin embargo, también hubo una mayor agregación entre algunas clases, incremento en la equidad entre clases de vegetación forestal y usos del suelo, y mayor heterogeneidad ambiental. A nivel de clases, hubo un incremento en el aislamiento de parches entre clases de vegetación forestal madura y secundaria (SMsP, SBCs y BPEp) y también entre algunos usos no forestales (Vsa, Agro y AsHu). En este período, para BPEp y SMsP, se incrementó exponencialmente el aislamiento, observable a través de ENN\_MN, en menor medida también se incrementó para Saba, SBCs y Vsa. La degradación forestal en el área de estudio se mostró en un incremento en el AREA\_MN en usos de suelo y clases de vegetación degradada (Vsa, Agro, Infr, VeGa y AsHu), y en reducción en las coberturas forestales (SMsP, SMsPs, SBCs). Todos estos cambios mostraron que el paisaje tuvo una estructura más fragmentada, en tanto que, a nivel de clase, la fragmentación se incrementó principalmente para las clases de vegetación forestal, con un efecto mayor (fragmentación y aislamiento) en SMsP y SBCs, que son hábitat prioritario de las especies focales de este estudio.

Con base en lo anterior, el área de estudio mostró 3 procesos simultáneos: la reducción de los fragmentos de vegetación forestal adecuada para especies dependientes de bosques, particularmente para las especies indicadoras de este estudio, lo que implica la pérdida directa de su hábitat; el incremento en la fragmentación del hábitat, y

la degradación forestal implícita en el aumento de área en los usos de suelo y vegetación herbácea y arbustiva. Esta tendencia compromete la sostenibilidad de los recursos forestales y la resiliencia del ecosistema, principalmente para la biodiversidad y los recursos naturales que ahí se resguardan.

El tipo de uso de suelo es un factor clave que determina la permeabilidad de un borde. Los efectos de borde son menos abruptos o contrastantes cuando el uso del suelo es estructuralmente similar al hábitat y es percibido de esta forma por el individuo como un borde suave (Boesing et al., 2018). La eficiencia de movimiento entre los parches mejora significativamente cuando están incrustadas en una matriz de baja resistencia, es decir, que permite y promueve tasas relativamente altas de movimiento entre parches (Baum et al., 2004). En este estudio, mediante la evaluación de cambio de uso de suelo, se estimó la permanencia de 40,434 ha de vegetación forestal (~ 40% del área de estudio), las cuales están inmersas en una matriz compuesta predominantemente por vegetación secundaria arbustiva (39%), vegetación secundaria herbácea (11%) y sistemas agropecuarios (9%). En este caso de estudio, la vegetación secundaria arbustiva se considera como una matriz de mediana resistencia, en comparación con matrices agrícolas y pasturas, que reducen drásticamente el movimiento de las aves dependientes de bosques. Por el contrario, las pasturas presentan bordes altamente contrastantes, lo que puede desalentar el movimiento a estas áreas, no solamente por su estructura física, que representa una barrera de movimiento, sino porque además pueden presentar un mayor riesgo de depredación o de cacería para especies dependientes de bosques (Boesing et al., 2018; Cornelius et al., 2017). En general, los usos de suelo de manejo intensivo igualmente se consideran áreas hostiles, ya que se relacionan con mayor riesgo por la presencia de una mayor densidad de depredadores y una mayor exposición a ellos (Biz et al., 2017). Otras matrices de baja resistencia son los sistemas agroforestales de café y de cacao, las áreas forestales bajo manejo, plantaciones forestales o de árboles frutales. Estas matrices incrementan la conectividad estructural y los procesos de complementación de recursos (Boesing et al., 2018, 2021). Este tipo de consideraciones pueden aplicarse para diseñar o manejar paisajes agrícolas sostenibles, que permitan mejorar la conectividad estructural y de esta forma, contribuir a la persistencia de las aves dependientes de bosques y mejorar la prestación de servicios ecosistémicos que ellas aportan.

El IIC fue útil para identificar los parches clave en función de 3 criterios: su tamaño, su posición y por su relevancia como conectores en la red del paisaje. El uso

de estos índices es importante, ya que permite priorizar los parches de hábitat en función de su importancia para la conectividad global (Bodin y Saura, 2010; Kupfer, 2012). El indicador más relevante de las fracciones del índice de disponibilidad de hábitat aplicadas fue dIICflux (flujo de dispersión), en segundo lugar, dIICintra (tamaño del parche) y la menos relevante fue dIICcon (peldaños o corredores prioritarios). Con base en estos índices, la mayor conectividad funcional se concentró en todo el período en la zona núcleo I de la REBISO, ya que este es el nodo principal que agrupa la mayor área ponderada de flujo de dispersión a través de los parches debido a la posición que cada parche ocupa en la red de paisaje y que los conecta entre sí.

La fracción dIICflux tiene en cuenta tanto la configuración del parche en la red, como el área de los parches de hábitat y contribuye de manera predominante al criterio IIC en especies con una capacidad de dispersión media o grande, como es el caso de estas especies (Baranyi et al., 2011; Saura y Rubio, 2010). Dadas las distancias medias entre los parches de esta red, la eficiencia de la conectividad funcional de estas 2 especies dentro de esos rangos de dispersión, dependen de la permeabilidad de la matriz (el área que rodea al parche), de la afinidad del hábitat con la estructura de la matriz, así como de las amenazas potenciales dentro de la matriz circundante. Para especies con menor movilidad, la conectividad funcional de la red depende predominantemente del tamaño del parche (dIICintra).

La contribución de conectores (dIICcon) a la red fue poco relevante, debido a que el área de estudio tuvo un alto porcentaje de parches con grandes extensiones, como por ejemplo el nodo principal (80% para el pajuil y 63% para la pava), que tienen una mayor posibilidad de ser una estructura conectora que los parches pequeños. Estas áreas pueden apoyar el movimiento general de las especies, ya que se hallan más corredores que escalones (Crouzeilles et al., 2013; Saura y Rubio, 2010). Esta configuración de parches es contrastante con otros paisajes más fragmentados, en los que se ha modelado la conectividad funcional, como por ejemplo, la cuenca del lago Cuitzeo, Michoacán (Correa-Ayram, 2012) o la selva baja caducifolia del Pacífico mexicano (González et al., 2022), cuya conectividad funcional depende, principalmente, de fragmentos pequeños (conectores). En el área de estudio, la disminución de las áreas más grandes conduciría a un incremento de conectores, principalmente escalones. Los parches medianos y pequeños, aunque con base en dIIC fueron priorizados con menor importancia son relevantes para mantener la conectividad entre las zonas conectoras más grandes (marcados en gris, fig. 7).

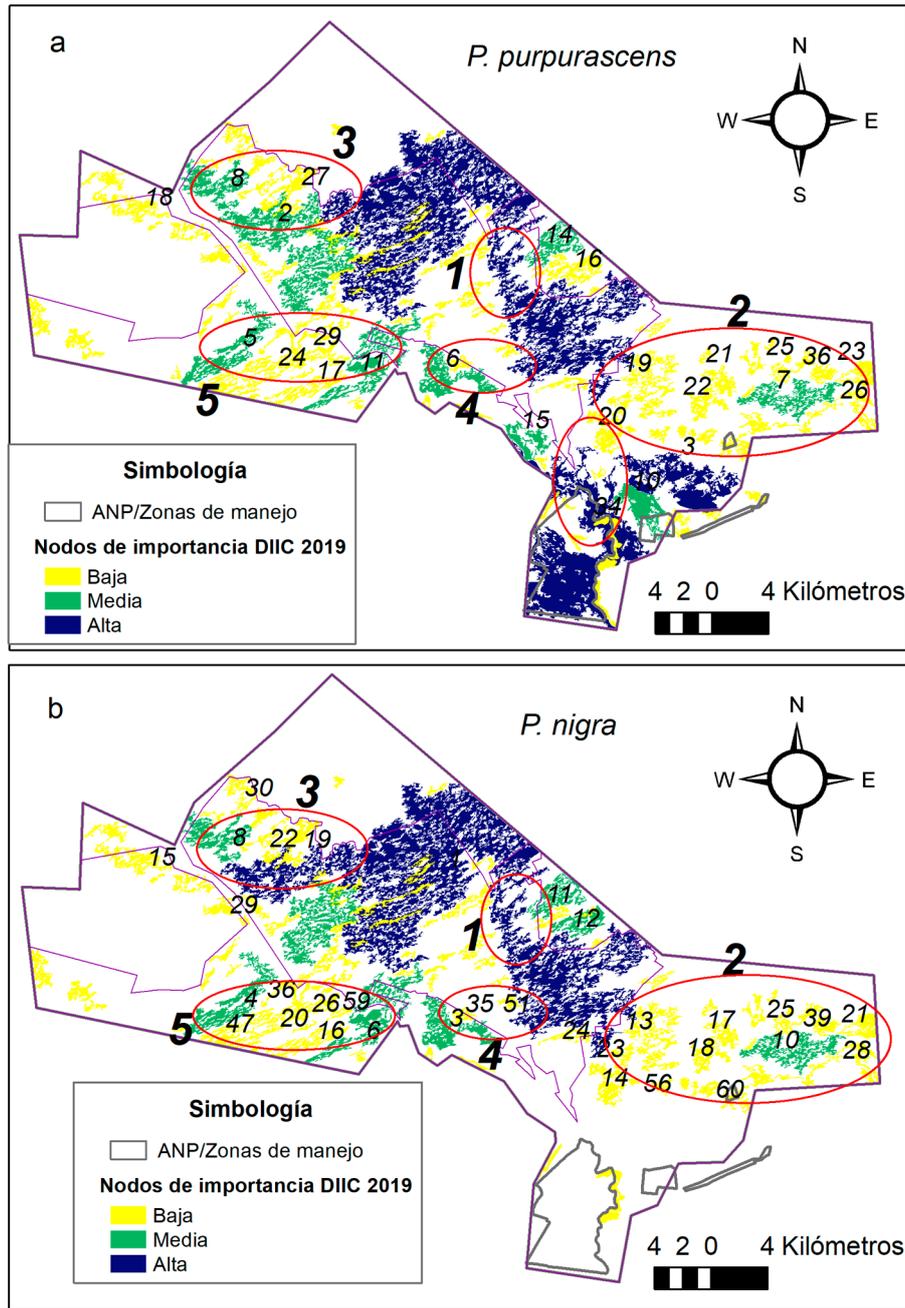


Figura 7. Áreas críticas y nodos de importancia (marcados con círculos rojos) para mantener y mejorar la conectividad funcional de a) la pava (*Penelope purpurascens*) y b) el pajuil (*Penelopina nigra*) en la red de conectividad de la REBISO-Finca El Corinto.

Con base en lo anterior y en las características del área de estudio, las áreas críticas para mejorar y mantener la conectividad de la red coinciden, para ambas especies, en 5 puntos (fig. 7a, b): 1) en la parte media del nodo principal para ambas especies (zona núcleo I), en el que

la continuidad de ese nodo se hace más estrecha; 2) en un área extensa en la zona más poblada que registró una baja conectividad para ambas especies en el lado sureste de la REBISO, la cual conecta con la Zona Sujeta a Conservación Ecológica La Pera; 3) al norte de la zona

núcleo, que colinda con la selva de Chimalapas; 4) al noroeste de la zona núcleo I y 5) al noroeste de la zona de amortiguamiento. Para la pava cojolita, el área 4 debería extenderse hacia el sur para mejorar la conectividad de la zona núcleo I con los nodos de hábitat al sur de la REBISO y con las ADVC Finca El Corinto y Los Bordos (fig. 7b). En las áreas críticas 1, 3 y 4, que forman parte de la zona núcleo de la REBISO, se podrían implementar acciones de restauración ecológica directa dentro de la zona núcleo I, a través de alguno de los programas de conservación vigentes de la Conanp. Para las áreas críticas 2 y 5, que se ubican en zona de amortiguamiento, es recomendable implementar estrategias para su restauración productiva, para fomentar usos del suelo que sean afines al hábitat de las especies focales de este estudio y de las dependientes de los bosques en general.

Concluyendo, a través de diferentes métodos, se obtuvieron evidencias basadas en indicadores de la dinámica del paisaje y de su conectividad estructural y funcional, que llevan a la consideración de que los CCUS modifican en gran medida la configuración de los patrones del paisaje, alterando su aspecto y sus funciones. A pesar de la presión antropogénica sobre el área y de los cambios registrados en el uso del suelo, la evaluación de CCUS estimó que, aún en 2019, permanecían 40,434 ha de vegetación forestal (~ 40% del área de estudio), las cuales están inmersas en una matriz constituida predominantemente por vegetación secundaria arbustiva (39%), vegetación secundaria herbácea (11%) y sistemas agropecuarios (9%). No obstante, en la evaluación de cambios en los patrones del paisaje, el área de estudio presentó una tendencia de incremento en la fragmentación forestal a nivel de paisaje que compromete la sostenibilidad de los recursos forestales, la resiliencia del ecosistema, principalmente para la biodiversidad y los recursos naturales que ahí se resguardan.

Bajo el contexto de estudio y durante el período evaluado, los CCUS se relacionan principalmente con la posesión y tenencia de la tierra, el crecimiento poblacional, el avance de la frontera agrícola y la incidencia de ilícitos (tales como la invasión y apropiación ilegal de tierras, la cacería y la tala ilegal, la extracción clandestina de madera o leña y la quema no controlada de pastos).

Con base en el análisis de resultados, se señalan las áreas críticas para mantener y mejorar la conectividad funcional para especies dependientes de bosques al interior de esta área protegida. La importancia de las ADVC Los Bordos y Finca El Corinto como corredores biológicos se hizo patente en la continuidad que representan para el hábitat de la pava hacia el sur de la zona de amortiguamiento y hacia el exterior de la REBISO.

## Agradecimientos

Los autores agradecemos a las personas que contribuyeron en el análisis de resultados este estudio. A Marco Antonio Altamirano González-Ortega, por la revisión de los resultados y sus comentarios para mejorar el análisis de los mismos. Al director, técnicos y personal operativo de la REBISO, por el tiempo otorgado para la revisión conjunta de los resultados. A los directores de las ADVC Finca El Corinto y Los Bordos, así como a las autoridades y habitantes de comunidades de la REBISO, por darnos parte de su tiempo para atender la entrevista. A la Agencia Espacial del Reino Unido (UK Space Agency), por el apoyo financiero para la producción de los mapas de alta resolución a través del proyecto Forests2020. Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología (Conahcyt) por la beca “Estancias Posdoctorales por México”, otorgada a la primera autora.

## Referencias

- Álvarez-Gordillo, G. C., Junghans, C. y Ruiz-Montoya, L. (2017). Una visión conceptual de vulnerabilidad social y biológica ante el cambio climático en las áreas naturales protegidas. En M. L. Ruiz, G. G. Álvarez, M. N. Ramírez y S. B. Cruz (Eds.), *Vulnerabilidad social y biológica ante el cambio climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote* (pp. 87–115). San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- Baranyi, G., Saura, S., Podani, J. y Jordán, F. (2011). Contribution of habitat patches to network connectivity: redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators*, 11, 1301–1310. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.003>
- Barrows, C. W., Fleming, K. D. y Allen, M. F. (2011). Identifying habitat linkages to maintain connectivity for corridor dwellers in a fragmented landscape. *Journal of Wildlife Management*, 75, 682–691. <https://doi.org/10.1002/jwmg.138>
- Baum, K. A., Haynes, K. J., Dilleuth, F. P. y Cronin, J. T. (2004). The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology*, 85, 2671–2676.
- Beier, P. y Noss, R. F. (1998). Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology*, 12, 1241–1252. <http://www.jstor.org/stable/2989843>
- Biz, M., Cornelius, C. y Metzger, J. P. W. (2017). Matrix type affects movement behavior of a Neotropical understory forest bird. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15, 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.03.001>
- Bodin, Ö. y Saura, S. (2010). Ranking individual habitat patches as connectivity providers: integrating network analysis and patch removal experiments. *Ecological Modelling*, 221, 2393–2405. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.06.017>
- Boesing, A. L., Nichols, E. y Metzger, J. P. (2018). Land use type, forest cover and forest edges modulate avian cross-

- habitat spillover. *Journal of Applied Ecology*, 55, 1252–1264. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13032>
- Boesing, A. L., Marques, T. S., Martinelli, L. A., Nichols, E., Siqueira, P. R., Beier, C. et al. (2021). Conservation implications of a limited avian cross-habitat spillover in pasture lands. *Biological Conservation*, 253, 108898. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108898>
- Cancino, L. y Brooks, D. M. (Ed.). (2006). Conservando crácidos: la familia de aves más amenazada de las Américas. *Miscellaneous Publications of The Houston Museum of Natural Science*, 6, 1–150.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2012). aVerAves. En *Bases de datos SNIB-CONABIO*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2013). aVerAves. En *Bases de datos SNIB-CONABIO (Issue Noviembre)*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2014). aVerAves. En *Bases de datos SNIB-CONABIO*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2015). aVerAves. En *Bases de datos SNIB-CONABIO*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2017). aVerAves. En *Bases de datos SNIB-CONABIO*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2018). aVerAves. En *Bases de datos SNIB-CONABIO (Issue Febrero)*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2019a). aVerAves. En *Bases de datos SNIB-CONABIO*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2019b). Naturalista. En *Bases de datos SNIB-CONABIO*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2020). aVerAves. En *Bases de datos SNIB-CONABIO (Issue Noviembre)*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2022). Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. Registros de ejemplares. En *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. [https://www.snib.mx/descargasSNIBmx/SNIBejemplares202105\\_20220530\\_000655.zip](https://www.snib.mx/descargasSNIBmx/SNIBejemplares202105_20220530_000655.zip)
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). (2017a). *Certificado por el que se reconoce como área natural protegida, con la categoría de Área Destinada Voluntariamente a la Conservación “Finca El Corinto”*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (Conanp). [https://advc.conanp.gob.mx/wp-content/uploads/2022/08/Listado-384-ADVC\\_agosto2022.pdf](https://advc.conanp.gob.mx/wp-content/uploads/2022/08/Listado-384-ADVC_agosto2022.pdf)
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). (2017b). *Certificado por el que se reconoce como área natural protegida, con la categoría de Área Destinada Voluntariamente a la Conservación “Los Bordos”*. [https://advc.conanp.gob.mx/wp-content/uploads/2022/08/Listado-384-ADVC\\_agosto2022.pdf](https://advc.conanp.gob.mx/wp-content/uploads/2022/08/Listado-384-ADVC_agosto2022.pdf)
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas)-Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2001). *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote*. México D.F.: Conanp.
- Cornelius, C., Awade, M., Cândia-Gallardo, C., Sieving, K. E. y Metzger, J. P. (2017). Habitat fragmentation drives inter-population variation in dispersal behavior in a Neotropical rainforest bird. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15, 3–9. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.02.002>
- Correa-Ayram, C. A. (2012). *Análisis del cambio en la conectividad del paisaje (1975-2008) de la cuenca del lago Cuitzeo, Michoacán como marco para la identificación de escenarios de conservación (Tesis de maestría)*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Crouzeilles, R., Lorini, M. L., Grelle, C. E. V., Lucia, M. y Eduardo, C. (2013). The importance of using sustainable use protected areas for functional connectivity. *Biological Conservation*, 159, 450–457. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.10.023>
- Cumming, G. S. (2016). The relevance and resilience of protected areas in the Anthropocene. *Anthropocene*, 13, 46–56. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2016.03.003>
- Del Hoyo, J. y Kirwan, G. M. (2019). Crested Guan (*Penelope purpurascens*). En J. Del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, y E. De Juana (Eds.), *Handbook of the birds of the world alive*. Devon, Reino Unido: Lynx Editions.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). (2019, November 14). *Modificación del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana 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*. Publicada el 30 de diciembre de 2010. Diario Oficial de La Federación. [https://www.dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5578808&fecha=14/11/2019&print=true](https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5578808&fecha=14/11/2019&print=true)
- Eisermann, K. (2012). Highland Guan (*Penelopina nigra*), version 1.0. En T. S. Schulenberg (Ed.), *Neotropical Birds online*. Cornell Laboratory of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/nb.higgua1.01>
- Enríquez, P. L., Rangel-Salazar, J. L., Vázquez-Pérez, J. R. y Partida-Lara, R. (2013). Distribución, abundancia y selección de hábitat de especies de aves amenazadas y en peligro de extinción en los bosques de montaña de Chiapas. En *Bases de datos SNIB-CONABIO*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).

- Escobar-Flores, R. E., Chanona-Pérez, S. P., y Castillo-Santiago, M. Á. (2020). *Mapa de cobertura y uso del suelo de los años 2005, 2010, 2015 y 2019 para la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote*. Reporte técnico para la Agencia Espacial del Reino Unido.
- Escobar-Ocampo, M. C. y Ochoa-Gaona, S. (2007). Estructura y composición florística de la vegetación del Parque Educativo Laguna Bélgica, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 391–419. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2007.002.406>
- Escobar-Ocampo, M. C., Niños-Cruz, J. Á., Ramírez-Marcial, N. y Yépez-Pacheco, C. (2009). Diagnóstico participativo del uso, demanda y abastecimiento de leña en una comunidad zoque del centro de Chiapas, México. *Ra Ximhai*, 5, 201–224. <https://doi.org/10.35197/rx.05.02.2009.06.me>
- Escobar-Ocampo, M. C., Castillo-Santiago, M. Á., Ochoa-Gaona, S., Enríquez, P. L. y Sibelet, N. (2019). Assessment of habitat quality and landscape connectivity for forest-dependent cracids in the Sierra Madre del Sur Mesoamerican Biological Corridor, México. *Tropical Conservation Sciences*, 12, 1–16. <https://doi.org/10.1177/1940082919878827>
- Flamenco S, A., Martínez-Ramos, M. y Masera, O. R. (2007). Assessing implications of land-use and land-cover change dynamics for conservation of a highly diverse tropical rain forest. *Biological Conservation*, 138, 131–145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.022>
- Gilbert, K. y Schulenberg, T. S. (2013). Crested Guan (*Penelope purpurascens*), version 1.0. En T. S. Schulenberg (Ed.), *Neotropical Birds Online*. Cornell Lab of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/nb.cregua1.01>
- González-García, F. (2009). Ficha técnica de *Penelopina nigra*. En P. Escalante-Pliero (Ed.), *Fichas sobre las especies de aves incluidas en Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Parte I*. Instituto de Biología, UNAM. Bases de datos SNIB-Conabio. Proyecto No. W007.
- González-García, F. y Martínez-Morales, M. A. (2010). Ficha técnica de *Penelope purpurascens*. En Escalante-Pliero, P. (Ed.), *Fichas sobre las especies de aves incluidas en Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Parte I*. Instituto de Biología, UNAM. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. W007.
- González-Pacheco, C. y Eguiluz-de Antuñano, A. (1991). Los Chimalapas. La última selva de México. *Momento Económico*, 56, 22–24. <https://ru.iiec.unam.mx/2160/>
- González, A., González, C., Hernández-Guzmán, R., & Mendoza, E. (2022). Modelling the functional connectivity of the grayish mouse opossum (*Tlacuatzin canescens*) in a highly threatened tropical dry forest of the Mexican Pacific coast. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93, e933934. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.3934>
- Hernández, A., Miranda, M., Arellano, E. C., Saura, S. y Ovalle, C. (2015). Landscape dynamics and their effect on the functional connectivity of a Mediterranean landscape in Chile. *Ecological Indicators*, 48, 198–206. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.08.010>
- Howell, S. N. G. y Webb, S. (1995). *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford: Oxford University Press.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). (2012). *Guía para la interpretación de cartografía: uso del suelo y vegetación*. México D.F.: INEGI.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). (2021). *Censo de Población y Vivienda 2020*. [https://www.inegi.org.mx/programas/ccpv/2020/#Datos\\_abiertos](https://www.inegi.org.mx/programas/ccpv/2020/#Datos_abiertos)
- Kumar, M., Denis, D. M., Singh, S. K., Szabó, S. y Suryavanshi, S. (2018). Landscape metrics for assessment of land cover change and fragmentation of a heterogeneous watershed. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 10, 224–233. <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2018.04.002>
- Kupfer, J. (2012). Landscape ecology and biogeography: Rethinking landscape metrics in a post-FRAGSTATS landscape. *Progress in Physical Geography*, 36, 400–420. <https://doi.org/10.1177/0309133312439594>
- Laurance, W. F., Useche, D. C. y Zamzani, F. (2012). Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, 489, 290–294. <https://doi.org/10.1038/nature11318>
- López, R. R., Silvy, N. J., Peterson, M. J., Baur, E. H., González García, F. y Brooks, D. (2014). Chachalacas, hocofaisanes y pavas. En R. Valdez y J. A. Ortega (Eds.), *Ecología y manejo de fauna silvestre en México* (pp. 121–138). Texcoco, Estado de México: Colegio de Postgraduados.
- Maldonado-Meléndez, M. L., Rodríguez-Trejo, D. A., Guízar-Nolasco, E., Velázquez-Martínez, J. y Nájuez-Jiménez, S. (2009). Reducción de la riqueza de especies arbóreas por incendio en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas. *Ciencia Forestal en México*, 34, 127–148.
- Márquez-Reynoso, M. I., Ramírez-Marcial, N., Cortina-Villar, H. S. y Ochoa-Gaona, S. (2017). Propiedades dendroenergéticas de los árboles utilizados para leña en comunidades de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. En M. L. Ruiz, G. G. Álvarez, M. N. Ramírez, y S. B. Cruz (Eds.), *Vulnerabilidad social y biológica ante el cambio climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote* (pp. 567–592). San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- Martínez-Morales, M. A. y Tobón-Sampedro, A. (2015a). *Penelope purpurascens* (pava cojolita). Distribución potencial, escala: 1:1000000. Shapefile. En *Catálogo de Metadatos Geográficos*. [http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/ppu024dpgw.xml?\\_httpcache=yes&\\_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl&\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/ppu024dpgw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no)
- Martínez-Morales, M. A. y Tobón-Sampedro, A. (2015b). *Penelopina nigra* (pajuil) Distribución potencial, escala: 1:1000000. Shapefile. En *Catálogo de metadatos geográficos*. [http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/pni024dpgw.xml?\\_httpcache=yes&\\_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl&\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/pni024dpgw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no)
- McGarigal, K. y Marks, B. J. (1995). Fragstats: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. En *General Technical Report PNW-GTR-351*. USDA (Issue August).

- McGarigal, K., Cushman, S. A. y Ene, E. (2012). *FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps (4.0)*. University of Massachusetts, Amherst. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- Morales-López, M. C. y Álvarez-Gordillo, G. del C. (2017). Vulnerabilidad social ante el cambio climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. En M. L. Ruiz, G. G. Álvarez, M. N. Ramírez y S. B. Cruz (Eds.), *Vulnerabilidad social y biológica ante el cambio climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote* (pp. 117–151). San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- Müllerried, M. K. G. (1982). *La geología de Chiapas*. Publicaciones del Gobierno del Estado de Chiapas, México.
- Muñoz-Alonso, L. A. y March-Mifsut, I. J. (2003). Actualización y enriquecimiento de las bases de datos del proyecto de evaluación y análisis geográfico de la diversidad faunística de Chiapas. En *Bases de datos SNIB-CONABIO proyectos No. U014 y P132*.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, *403*, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Navarro-Sigüenza, A. G., Gordillo-Martínez, A., Peterson, A. T., Ríos-Muñoz, C. A., Gutiérrez-Arellano, C. R., Méndez-Aranda, D. et al. (2018a). *Penelope purpurascens* (pava) Distribución potencial. Shapefile. En *Catálogo de metadatos geográficos*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). [http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/ppu071dpgw.xml?\\_httpcache=yes&\\_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl&\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/ppu071dpgw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no)
- Navarro-Sigüenza, A. G., Gordillo-Martínez, A., Peterson, A. T., Ríos-Muñoz, C. A., Gutiérrez-Arellano, C. R., Méndez-Aranda, D. et al. (2018b). *Penelopina nigra* (pajuil) distribución potencial. Shapefile. En *Catálogo de metadatos geográficos*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). [http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/pnig071dpgw.xml?\\_httpcache=yes&\\_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl&\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/pnig071dpgw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no)
- O’Farrill, G., Schampaert, K. G., Rayfield, B., Bodin, Ö., Calmé, S., Sengupta, R. et al. (2014). The potential connectivity of waterhole networks and the effectiveness of a protected area under various drought scenarios. *Plos One*, *9*, 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095049>
- Olofsson, P., Foody, G. M., Herold, M., Stehman, S. V., Woodcock, C. E. y Wulder, M. A. (2014). Good practices for estimating area and assessing accuracy of land change. *Remote Sensing of Environment*, *148*, 42–57. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.02.015>
- Pascual-Hortal, L. y Saura, S. (2006). Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: Towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology*, *21*, 959–967. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-0013-z>
- Pozo-Montuy, G., Camargo-Sanabria, A. A., Cruz-Canuto, I., Leal-Aguilar, K. y Mendoza, E. (2019). Spatial and temporal analysis of the structure of the community of medium and large body sized mammals in the Biosphere Reserve El Ocote, southern Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *90*, 1–14. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2731>
- Préau, C., Tournebize, J., Lenormand, M., Alleaume, S., Gouy-Boussada, V. y Luque, S. (2022). Habitat connectivity in agricultural landscapes improving multi-functionality of constructed wetlands as nature-based solutions. *Ecological Engineering*, *182*, 106725. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2022.106725>
- QGIS Development Team. (2017). *QGIS Geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project*. <http://qgis.osgeo.org>
- Qi, K., Fan, Z., Nam, C., Wang, X. y Xie, Y. (2017). Functional analysis of landscape connectivity at the landscape, component, and patch levels: a case study of Minqing County, Fuzhou. *Applied Geography*, *80*, 64–77. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2017.01.009>
- RAN (Registro Agrario Nacional). (2022). *Perimetales de los núcleos agrarios certificados - Formato SHAPE Entidad Federativa Chiapas*. Datos Abiertos. Conjunto de Datos. <http://datos.ran.gob.mx/conjuntoDatosPublico.php>
- Sánchez-Cortés, M. S. y Martínez-Alcázar, T. Y. (2017). Percepciones de agricultores tsotsiles sobre el clima, variabilidad climática y sus cambios en la localidad “Veinte Casas”, Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas. En M. L. Ruiz, G. G. Álvarez, M. N. Ramírez y S. B. Cruz (Eds.), *Vulnerabilidad social y biológica ante el cambio climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote* (pp. 593–622). San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- Saura, S. y Pascual-Hortal, L. (2007). A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, *83*, 91–103. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.03.005>
- Saura, S. y Torné, J. (2009). Conefor Sensinode 2.2: a software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling & Software*, *24*, 135–139. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2008.05.005>
- Saura, S. y Rubio, L. (2010). A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography*, *33*, 523–537. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05760.x>
- Shen, Z., Wang, Y. y Fu, B. (2014). Corridors and networks in landscape: Structure, functions and ecological effects. *Chinese Geographical Science*, *24*, 1–4. <https://doi.org/10.1007/s11769-014-0668-3>
- Tischendorf, L. y Fahrig, L. (2000). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, *90*, 7–19. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900102.x>

- Travis-Belote, R., Dietz, M. S., Jenkins, C. N., McKinley, P. S., Hug-Irwin, G., Fullman, T. et al. (2017). Wild, connected, and diverse: building a more resilient system of protected areas. *Ecological Applications*, 27, 1050–1056.
- UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). (2021). *The IUCN red list of threatened species. Version 2021-3*. International Union for the Conservation of Nature (IUCN). <https://www.iucnredlist.org>
- Woods, J. L. (2016). DMNH Birds. Version 8.1. *Delaware Museum of Natural History. Occurrence Dataset*. <https://doi.org/10.15468/b63cw6> accessed via GBIF.org on 2017-07-18.
- Zamora Lomelí, C. B. (2017). Vivir en la reserva: las comunidades rurales, actores de la conservación. En M. L. Ruiz, G. G. Álvarez, M. N. Ramírez y S. B. Cruz (Eds.), *Vulnerabilidad social y biológica ante el cambio climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote* (pp. 67–86). San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).