



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
BIOLOGÍA EXPERIMENTAL

**EL PAISAJE DEL MIEDO Y EL USO DEL HÁBITAT POR EL GATO MONTÉS (*Lynx rufus*) EN EL DESIERTO CHIHUAHUENSE.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**JUAN CARLOS LÓPEZ VIDAL**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOHN W. LAUNDRÉ VAN OSS. POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS.**

**COTUTORA DE TESIS: DRA. LUCINA HERNANDEZ GARCÍA†. POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS.**

**COMITÉ TUTOR: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET. INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM.**

**TUTOR INVITADO: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA. INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**MÉXICO, D.F. MAYO DE 2014.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, en su sesión ordinaria del día 17 de junio de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **LÓPEZ VIDAL JUAN CARLOS** con número de cuenta **97807944** con la tesis titulada: **"EL PAISAJE DEL MIEDO Y EL USO DEL HABITAT POR EL GATO MONTÉS (*Lynx rufus*) EN EL DESIERTO CHIHUAHUENSE"**, bajo la dirección del **DR. JOHN WILLIAM LAUNDRE**:

Presidente:	DR. CORNELIO SANCHEZ HERNÁNDEZ
Vocal:	DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA
Secretario:	DR. ALFONSO VALIENTE BANUET
Suplente:	DR. CARLOS GONZÁLEZ-REBELES ISLAS
Suplente	DRA. MARÍA DE LOURDES ALONSO SPILSBURY

El Comité Académico, aprobó que la integración del jurado se realizara a solicitud del alumno, con cinco **sinodales**, con base en lo establecido en el Artículo 31 y acogiéndose al artículo **QUINTO TRANSITORIO**, del Reglamento General de Estudios de Posgrado vigente.

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F. a 11 de marzo de 2014

*M. del Coro Arizmendi*

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA** COORDINACIÓN  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS.**

Se agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, y al Instituto de Ecología, UNAM, por la formación recibida y por las facilidades y apoyo para asistir a congresos y estancias académicas nacionales e internacionales.

Al CONACYT, por la beca con Número de registro 167853 para apoyar los estudios de Doctorado del autor de esta tesis.

Al INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL, a la COTEPABE, por la Licencia con goce de sueldo, dictamen 161, para realizar estudios de posgrado de JCLV.

Al proyecto de Earth watch, sobre pumas, apoyado al Dr. John W. Laudré.

Al proyecto CONACYT “Impacto del gato montés sobre las poblaciones de presas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango”, Fondo mixto Durango-CONACYT clave DGO-2006-C01-4383 apoyado a la Dra. Lucina Hernández García.

A CONABIO por el apoyo recibido mediante el proyecto “Bases para el monitoreo de dos especies de carnívoros medianos en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango” clave GTO22, apoyado a la Dra. Cynthia Elizalde Arellano

A la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Departamento de Zoología por permitir dedicar tiempo a mis estudios de doctorado.

A la SEMARNAT por facilitar los permisos para la captura y el manejo de los ejemplares que formaron la base para esta tesis.

Agradezco a los miembros del comité tutor, a mi tutor principal, Dr. John William Laudré, a mi cotutora, Dra. Lucina Hernandez García †, así también al Dr. Fernando Alfredo Cervantez Reza, Dr. Cornelio Sanchez Hernández, Dra. Maria de Lourdes Alonso Spilsbury, Dr. Carlos González Rebeles Islas, Dr. Alfonso Valiente Banuet a quienes agradezco por diversas enseñanzas y por largas pláticas enriquecedoras para este estudio pero sobre todo enriquecedoras como experiencias de vida.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL,**

Agradezco:

A mis tutores, Dr. John William Landré Van Oss y Dra. Lucina Hernandez García (QEPD) por su apoyo en el campo de la ecología y por su guía en el estudio de nuevos paradigmas.

A los integrantes de mi Comité tutor y a los integrantes del sínodo quienes siempre aportaron valiosas opiniones y comentarios.

A los alumnos de la ENCB, de la UAM, de la Facultad de Veterinaria UNAM, por su apoyo en el campo en las salidas a Mapimí, que a todos nos dejaron recuerdos. Además a mis alumnos a quienes tuve que dejar ocasionalmente sin clase mientras estaba en campo pues a pesar de la licencia con goce de sueldo que disfruté nunca deje de participar en alguna materia.

Al personal del Laboratorio del desierto, Sres. Francisco (Quico), Adalberto (Chuca†), Agustina (Tina) cuyos nombres escribo con todo respeto y cariño, quienes siempre tuvieron un momento para apoyar en el trabajo en el campo y también para agradables pláticas.

Al personal del INECOL quienes nos apoyaron en la realización de las salidas a campo, desde la entrada al laboratorio del desierto hasta facilitarnos el uso de materiales particulares, en particular el apoyo del Dr. Alberto Gonzalez Romero.

Al Dr. Joel S. Brown de la University of Illinois at Chicago y al Dr Thomas Thomasi de la Missouri State University, por recibirme en sus laboratorios para realizar estancias académicas que enriquecieron sustancialmente el desarrollo de esta tesis.

A la Dra. Cynthia Elizalde Arellano, mi compañera y apoyo en todas las actividades de este estudio.

A mis hijos, Juan Carlos, Nisa y Psiabini, por su tiempo que tanto disfruto.

## **DEDICATORIA**

A mis padres Consuelo Vidal Arias†, y Hermenegildo López Vázquez por su cariño y la educación que me brindaron.

A mis hijos Consuelo, Nisa y Juan Carlos quienes han sido siempre base de mis sentimientos. Cuiden a su mamá, y en su momento a sus hijos. A mi nieta/o.

A mis directores de tesis, John W. Laundré y Lucina Hernandez† quienes me brindaron la oportunidad de realizar estudios en el campo de la ecología de carnívoros, y en una línea tan interesante y apasionante como el Paisaje del Miedo. En particular debo agradecer a la Dra. Lucina Hernández quien siempre cuidó el avance del trabajo, y que desgraciadamente no llegó a verlo concluido pues se nos adelantó al cielo de los investigadores.

A Cynthia Elizalde Arellano quien es mi compañera y ha sido un monumental apoyo tanto en el campo académico como en el nivel personal, por estar en todos los momentos, e ir siempre al lado de alguien tan difícil, te quiero!. ¡¡Muchas Gracias!!

## ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	2
LISTA DE FIGURAS	8
LISTA DE CUADROS	10
RESUMEN DE LA TESIS	13
ABSTRACT OF THE THESIS	15

### **CAPÍTULO I.**

#### **EL PAISAJE DEL MIEDO Y EL USO DEL HÁBITAT POR EL GATO MONTÉS**

**(*Lynx rufus*) EN EL DESIERTO CHIHUAHUENSE.** 18

RESUMEN	18
ABSTRACT	20
INTRODUCCIÓN	21
ANTECEDENTES	25
TEORÍA DEL FORRAJEÓ ÓPTIMO	25
TEORÍA DEL FORRAJEÓ	27
LA ECOLOGÍA DEL MIEDO	28
EL PAISAJE DEL MIEDO	35
ESTRUCTURA DE LA TESIS	38
OBJETIVOS	39
ÁREA DE ESTUDIO	40
METODOLOGÍA GENERAL	41
LITERATURA DE LAS SECCIONES GENERALES	43

### **CAPÍTULO II.**

#### **FORAGING OF THE BOBCAT (*Lynx rufus*) IN THE CHIHUAHUAN DESERT:**

**GENERALIST OR SPECIALIST?** 55

## **ALIMENTACIÓN DEL GATO MONTÉS (*Lynx rufus*) EN EL DESIERTO**

<b>CHIHUAHUENSE: ¿GENERALISTA O ESPECIALISTA?</b>	55
ABSTRACT	55
RESUMEN	56
INTRODUCTION	57
OBJECTIVE	59
HYPOTHESIS	60
MATERIALS AND METHODS	60
STUDY AREA	60
COLLECTION OF DATA	61
RESULTS	65
RELATIVE IMPORTANCE OF PREY IN DIET	65
PREY AVAILABILITY AND CONSUMPTION	66
DISCUSSION	67
LITERATURE CITED	71

### **CAPÍTULO III.**

<b>HOME RANGE AND HABITAT USE BY THE BOBCAT (<i>Lynx rufus</i>) IN THE CHIHUAHUAN DESERT.</b>	86
---	----

<b>ÁMBITO HOGAREÑO Y USO DEL HÁBITAT POR EL GATO MONTÉS (<i>Lynx rufus</i>) EN EL DESIERTO CHIHUAHUENSE.</b>	86
--	----

ABSTRACT	87
INTRODUCTION	88
OBJECTIVES	91
HYPOTHESIS, PREDICTIONS	92
MATERIALS AND METHODS	92
STUDY AREA	92
HOME RANGE DETERMINATION	93



HABITAT SELECTION	94
AREAS OF HIGH AND LOW USE	96
RESULTS	96
DISCUSSION AND CONCLUSSIONS	104
LITERATURE CITED	106

#### **CAPÍTULO IV.**

<b>EL USO DEL HÁBITAT POR EL GATO MONTÉS (<i>Lynx rufus</i>) Y EL PAISAJE DEL MIEDO DE LA LIEBRE DE COLA NEGRA (<i>Lepus californicus</i>) Y EL CONEJO DE COLA DE ALGODÓN (<i>Sylvilagus audubonii</i>) EN EL DESIERTO CHIHUAHUENSE.</b>	112
--	-----

<b>THE HABITAT USE OF BOBCAT (<i>Lynx rufus</i>) AND THE LANDSCAPE OF FEAR OF THE BLACK-TAILED JACKRABBIT (<i>Lepus californicus</i>) AND THE COTTON TAIL RABBIT (<i>Sylvilagus audubonii</i>) AT THE CHIHUAHUAN DESERT.</b>	112
--	-----

RESUMEN	113
INTRODUCCIÓN	114
ANTECEDENTES	116
EL PAISAJE DEL MIEDO	116
OBJETIVO PRINCIPAL	121
OBJETIVOS PARTICULARES	121
HIPÓTESIS, PREDICCIONES	122
MATERIALES Y METODOLOGÍA	123
AREA DE ESTUDIO	123
OBTENCIÓN DE DATOS	124
TELEMETRÍA. DETERMINACIÓN DE ÁREAS DE ALTO Y BAJO USO	125
PORCENTAJE DE TIEMPO DE VIGILANCIA Y FRECUENCIA DE USO DE LAS ÁREAS POR LAS PRESAS	126

ESTIMACIÓN DE LOS GUDS (REMANENTE DE ALIMENTO) EN ZONAS DE ALTO Y BAJO USO DE LOS GATOS MONTESES	128
RESULTADOS	131
DISCUSIÓN	137
CONCLUSIONES	141
BIBLIOGRAFÍA CITADA	141
CONCLUSIONES GENERALES DE LA TESIS	148

## LISTA DE FIGURAS.

*La figura 1. Es la zona de estudio y será la misma para todos los capítulos.*

### Capítulo I

**Figura 1.** Zona de estudio en Mapimí, desierto Chihuahuense, en los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango. Las elipses muestran las zonas específicas donde se realizó el estudio. 53

### Capítulo II

**FIG. 1--Study area--**Mapimi Biosphere Reserve, Chihuahuan Desert, Mexico. Ellipses show zones of bobcat captures and scat collection within the grassland and shrubland habitats. 83

**FIG. 2--**Comparison of prey density vs. corresponding frequency of occurrence (FO) of scats, in Shrubland and Grassland. Species names as in Table 1. 84

**FIG. 3--**Consumed vs. available biomass percentage by prey type for grassland and shrubland. O = observed consume of biomass (results from scats) and E = expected consume of biomass (from densities of species in the study zone). Species names as in Table 1. 85

### Capítulo III

**Figure 2.** Polygons of the home range of bobcats females and males. A= Dunes zone. B = Hills zone. 97

**Figure 3.** Home range polygons for a female bobcat obtained by GPS (dark symbols) and by VHF (clear symbols) telemetry systems. The polygons are projected on a satellite image of the zone. 99

**Figure 4.** A. Females, overlapping of Home range. B. Males, overlapping of home range. The overlapping in both cases is extensive. 100

**Figure 5.** Fixes of a bobcat with polygons of kernel projected on them, all polygons of high use areas were on closed vegetation and frequently associated to water reservoirs. The arrow indicates the high use area with probability of 90 % which was on closed vegetation and on a water spring. The light points are fixes of the bobcat, the high use areas are the red polygons. 101

**Figure 6.** Home range size of bobcats by sex and by telemetry system 1= females-GPS, 2 = males-GPS, 3 = females-VHF, 4 = males-VHF, 5 = Total-GPS+VHF, 6 = Total-GPS, 7 = Total-VHF, 8 = females-GPS+VHF, 9 = males-GPS+VHF. 103

### Capítulo IV

**Figura 2.** Parcelas artificiales para evaluar GUDs, con papel impregnado con orina de gato para intensificar la noción de peligro, y con papel sin impregnar. 128

**Figura 3.** Diseño experimental para estimar los niveles de miedo usando parcelas artificiales para medir GUD's. Charola 1. 200 g de conejina + papel absorbente con 10 ml de orina de gato montés para incrementar la percepción de la presencia inminente del

depredador y crear influencia sobre el GUD. Charola 2. 200 g de conejina + papel sin orina de gato, usada como testigo para evaluar GUD. 129

**Figura 4.** Número de excretas de liebre en zonas de alto y bajo uso de los gatos monteses, la actividad de las liebres expresada en la cantidad de excretas es mayor en la zona de bajo uso de los gatos. 132

**Figura 5.** Densidad de la vegetación (número de individuos de plantas/100 m<sup>2</sup>) en áreas de alto y bajo uso de los gatos monteses. 135

**Figura 6.** Cobertura vegetal (m<sup>2</sup>) dentro de las áreas de alto y bajo uso de los gatos monteses. 135

**Figura 7.** Visibilidad (%) en las áreas de alto y bajo uso de los gatos monteses. 136

## LISTA DE CUADROS.

### Capítulo I

**Cuadro 1G.** Datos de campo de los gatos monteses. 42

### Capítulo II

**TABLE 1--**Bobcat diet, total study area (grassland and shrubland data combined),  $N= 117$ . Occurrence of diet items is expressed as frequency of occurrence (FO) and percent occurrence (PO). Estimation of consumed biomass of prey in the diet of bobcats is based on average individual weight (kg) times the number of scats containing the particular diet item.  $n$  = number of scats containing the prey type. The bracket ( ) next to the  $n$  of packrats is the number of packrat individuals found. The average weight of deer and jackrabbit consumed \* by bobcats is based on the maximum stomach capacity of the bobcat. The names of diet items are the same as the six prey type groups in results section, plus Deer = *Odocoileus*

*hemionus*, Squirrel = *Spermophilus spilosoma*, and Shrew = *Notiosorex crawfordi*. The items in section “Other” were not fully identified. 78

**TABLE 2**--Bobcat diet for grassland ( $N = 91$ ) and shrubland ( $N = 26$ ). Data are only for the 6 groups of mammals that were used in the selection calculations. Occurrence of diet items expressed as frequency of occurrence (FO), percent occurrence (PO). Estimation of consumed biomass of prey in the diet of bobcats is based on average individual weight (kg) times the number of scats containing the particular food item.  $n =$  number of scats containing the prey type. The average weight of jackrabbits \* consumed by bobcats is based on the maximum stomach capacity of the bobcat. The names of prey types are the same as in the table 1. 79

**TABLE 3**--Estimated density (ind/km<sup>2</sup>) of prey mammals and biomass (kg/km<sup>2</sup>) available in the combined habitats, and in Grassland and Shrubland apart. The names of the species are the same as in the table 1. 80

**TABLE 4**--Results of resource selection function analyses. Data are for combined habitats and for habitats separately. The  $\chi^2$  values in the headers are the results of G-test comparisons of observed occurrence and expected values for density and biomass. Observed occurrences are based on relative density or biomass for each species. For the selectivity data, see text for the definitions of  $w_i$  and  $B_i$ . Chi square values ( $\chi^2$ ) of  $w_i$  are derived from the formula  $(w_i-1)^2/(\text{standard error } w_i)^2$  from Manly et al. 2002. The +, o, and – next to the  $\chi^2$  values indicate whether the prey species was selected for, not selected, or avoided, respectively. The names of prey types are the same as in the table 1. 81

### Capítulo III

**Table 1.** Mean home range estimations for 15 data sets of bobcats, grouped by sex and telemetry system. M = male F = female. 101

## Capítulo IV

**Cuadro 1.** Promedio de conteos de excretas de liebres en áreas de alto y bajo uso de 12 gatos monteses. Alto Uso: Mín = 0.0 Máx = 8.7 SE = 0.9; Bajo Uso: Mín = 3.3 Máx = 19.3 SE = 1.35. 131

**Cuadro 2.** Número de fotos, vigilancia/alimentación de las presas de *Lynx rufus*. 133

**Cuadro 3.** Valores promedio de la densidad en número de individuos de arbustos, pastos y árboles de más de 50 cm de altura. Cobertura de vegetación en m<sup>2</sup> y visibilidad en %, en áreas de alto y de bajo uso de gatos monteses (N = 8) con tres repeticiones por individuo. 134

## **RESUMEN DE LA TESIS.**

Con el Paisaje del Miedo (PM) como marco teórico y conceptos de la teoría del Forrajeo y de la Ecología del Miedo, se analizó la relación entre las decisiones y estrategias de cacería de un depredador en actividades de alimentación y la respuesta comportamental de su presa principal basada en el miedo y el riesgo a la depredación. Para poner a prueba el PM, se analizó un modelo simple formado por un depredador y sus presas principales en el Desierto Chihuahuense. El objetivo general fue explicar el uso del hábitat del gato montés (*Lynx rufus*) y de sus presas principales, la liebre de cola negra (*Lepus californicus*) y el conejo del desierto (*Sylvilagus audubonii*) cuando se alimentan en áreas comunes. La hipótesis de estudio fue: Si la actividad de los depredadores influye sobre el uso del hábitat de las presas, y el Paisaje del Miedo puede usarse como marco teórico para explicar las relaciones depredador-presa, entonces el uso del hábitat de las presas estará influido por las áreas de alto uso y las de bajo uso del depredador. Se pusieron a prueba las predicciones: a) los lagomorfos son presas principales, particularmente las liebres, b) los gatos hacen alto uso de áreas donde las presas principales son más vulnerables a la depredación, lo cual se diagnostica porque las presas invierten mayor tiempo vigilando cuando se encuentran en áreas de alto riesgo, comparadas con áreas de bajo riesgo, c) siendo los gatos monteses cazadores de acecho (no cursoriales), usarán más frecuentemente las áreas con mayor densidad y mayor cobertura vegetal pero con menor porcentaje de visibilidad, lo que los hace menos detectables por sus presas, y aumenta sus posibilidades de éxito de cacería. Los cuatro capítulos de la tesis están estructurados como artículos para publicar. El Capítulo I es la introducción general del estudio, el II es el artículo requisito para titulación, estudia la selección de los lagomorfos como presas principales de los gatos (conocer las presas principales, es prerequisite para los dos capítulos finales), en el III se analiza el uso del hábitat por el depredador, y en el IV se examina el PM de las presas principales relacionado con el uso del hábitat del depredador. El estudio abarcó de febrero de 2005 a enero de 2012 en el Desierto Chihuahuense, en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, México. En 14 salidas al campo se capturaron 16 individuos (16 capturas y dos recapturas), que fueron inmovilizados con una mezcla de hidrocloreuro de ketamina y de hidrocloreuro de xilacina, en proporción de 0.5 y 0.3 ml/kg de peso estimado del animal. Se obtuvieron medidas somáticas de los gatos, que fueron liberados en el mismo sitio donde se

capturaron, se equiparon con radiocollares VHF y radiocollares con GPS (5 y 10 individuos) y se inició el radorastreo para ubicar la localización de cada individuo ya sea usando estaciones fijas para collares VHF, o con lecturas satelitales por collares con GPS. Fueron obtenidos 15 conjuntos de datos de localizaciones, de 8 hembras y 7 machos. Las áreas de ámbito hogareño (AH) se calcularon usando el método de área mínima convexa. El AH promedio de las hembras fue  $29.5 \pm 11.2$  y el de los machos de  $20.1 \pm 3.6 \text{ km}^2$ . Se identificaron las áreas de uso alto y uso bajo por los gatos en los AH, donde se caracterizó el hábitat por visibilidad y por densidad y cobertura vegetal. Para determinar cuáles son las presas principales usadas por los gatos (Capítulo II), se colectaron y analizaron 117 excretas. Para cada categoría o tipo de presa consumida, se evaluó la selección de presas por medio de los porcentajes de abundancia y de biomasa disponibles vs. la abundancia y la biomasa consumidas. Una prueba G y un modelo de selección de recursos fueron usados para este análisis. Los lagomorfos son seleccionados, mientras los roedores son muy poco usados o incluso evitados. Por la biomasa que representan en la dieta, por su frecuencia de aparición, y por la selección ejercida sobre ellas, las liebres fueron consideradas las presas preferidas por los gatos. Los roedores más consumidos fueron las ratas de campo (*Neotoma leucodon*), seguidas por tres especies de ratas canguro (*Dipodomys* sp.), las que a pesar de su alta disponibilidad no son presas principales. El hábitat de alto uso registrado para los gatos (Capítulo III), consiste en áreas con vegetación densa aisladas en una zona general de vegetación abierta, o en áreas de ecotono entre vegetación densa y áreas abiertas, y en zonas de afloramientos rocosos (Wilcoxon signed ranks test,  $Z = 3.296$ ,  $P = 0.001$ ); en contraste, las áreas abiertas o con vegetación escasa tienen bajo uso. La actividad de las liebres se estimó en áreas de alto y de bajo uso del ámbito de los gatos (Capítulo IV), las liebres son más activas en zonas de bajo uso que en las de alto uso de los gatos ( $N = 12$ ,  $Z = 2.51$ ,  $P = 0.012$ ) los datos de conejos no permitieron hacer el análisis correspondiente. Se concluye que en el área de estudio: 1) Los gatos seleccionan a sus presas, basados en los beneficios energéticos que obtienen y no en la abundancia de éstas. 2) Las presas preferidas del gato montés en Mapimí, son las liebres. 3) Los gatos tienen mayor actividad en zonas donde la vegetación favorece sus estrategias de cacería, y donde las liebres son menos activas o menos abundantes pero más vulnerables a ser cazadas. 4) En respuesta al riesgo de depredación y al paisaje del miedo, las liebres son más activas y ocupan áreas



donde los gatos monteses son menos activos y menos eficientes en sus estrategias de cacería. La explicación propuesta para el uso del hábitat por los gatos monteses implica que el miedo a ser depredado influye las decisiones del uso de hábitat de sus presas principales, y recíprocamente el de estos depredadores. Los resultados de este estudio pueden ser aplicados para el manejo del gato montés y el de sus presas y podrían ser extrapolados a otros sistemas depredador-presa en otras áreas.

### ***ABSTRACT OF THE THESIS.***

With the Landscape of Fear (LF) as theoretical framework and using concepts of the Foraging theory and the Fear Ecology theory, the relationship between the decisions and hunting strategies of a predator in their foraging activities and the behavioral response of its main prey, was analyzed based on fear and predation risk. To test the LF, a simple model consisting of a predator and their preys in the Chihuahuan Desert was analyzed. The main objective was to explain the habitat use by the bobcat (*Lynx rufus*) and its main prey, the black-tailed jackrabbit (*Lepus californicus*) and the desert rabbit (*Sylvilagus audubonii*) in the Chihuahuan Desert, when both feed in common areas. The research hypothesis was: If the predator activity influences the habitat use of the prey, and the landscape of fear can be used as framework in explaining the relationship predator-prey, then the habitat use by prey will be influenced by the high use and the low use areas of the predator. The following predictions were tested: a) the lagomorphs are main preys, particularly jackrabbits, b) the cats make high use of areas where the main preys are more vulnerable to predation, which is diagnosed because the preys spend more time watching while they are in high risk areas, compared to low-risk areas, where they watch less, c) the wildcats are stalking hunters (non cursorial), then they will use more frequently areas with higher plant density and cover, but less percentage of visibility, making them less detectable by their preys, increasing their chances of hunting success. This thesis have four chapters, each structured as an article for publication. Chapter I is a general introduction of the study, the II is the published article about the selection on lagomorphs as main prey of cats (is prerequisite for the last two chapters), in the III is discussed the habitat use by the predator, in the IV the landscape of fear of the main preys and the relationship with the habitat use by the predator is analyzed. The study was conducted from February 2005 to January 2012 in the Chihuahuan Desert in

the Biosphere Reserve of Mapimí, Mexico. In 14 field trips 16 individuals were captured (16 captures and two recaptures), cats were immobilized with a mixture of ketamine hydrochloride and xylazine hydrochloride, in proportion of 0.5 and 0.3 ml/kg of estimated animal weight. Of cats, somatic measures were taken and were equipped with VHF radiocollars and GPS radiocollars (5 and 10 individuals), which were released in the same place where captured, and the radiotracking of each individual began ubicating the locations, using either stations for VHF collars, or satellital readings for GPS collars. Were obtained 15 sets of data locations from 8 males and 7 females. The minimum convex area method was used to calculate the home range (HR) areas. The average HR for females was  $29.5 \pm 11.2$  and  $20.1 \pm 3.6$  km<sup>2</sup> for males. Analysing the HR, were identified areas of high use and low use by cats, where habitat was characterized by density and vegetation cover, and visibility. To determine which are the main prey used by cats (Chapter II), were collected and analyzed 117 scats. For each category or consumed prey type, the prey selection was evaluated by the percentages of abundance and biomass available vs. abundance and biomass consumed. A statistical G test and a resource selection model was used for this analysis. The lagomorphs are selected for, whereas rodents have a very low use or even are avoided. Because of the biomass they represent in the diet, their frequency of occurrence, and the selection made on them by cats, the jackrabbits were considered preferred preys. The most consumed rodents were packrats (*Neotoma leucodon*), followed by three species of kangaroo rats (*Dipodomys* sp.) which despite its high availability are not main prey. The recorded high use habitat for cats (Chapter III), consists of isolated areas of dense vegetation within a general area of open vegetation, and in ecotone areas of dense vegetation with open areas, and in areas of rocky outcrops (Wilcoxon signed ranks test,  $Z = 3.296$ ,  $P = 0.001$ ), in contrast, the open areas with sparse vegetation, have low usage. Jackrabbits activity was estimated in areas of high and low level use of cats (Chapter IV), the jackrabbits are less active in areas of high use than in low use areas of cats ( $N = 12$ ,  $Z = 2.51$ ,  $P = 0.012$ ), rabbits data do not allow the analysis. We conclude that in the study area: 1) Cats select their prey based on the energy benefits they get and not in the abundance of prey, 2) The preferred prey of bobcats in Mapimí are jackrabbits. 3) Cats have increased activity in areas where vegetation favor their hunting strategies, because in these areas the jackrabbits are less active or less abundant but more vulnerable to being hunted. 4) In

response to the risk of predation and the landscape of fear, jackrabbits are more active and are using areas where bobcats are less active and have lower efficiency in their hunting strategies. The explanation for the habitat use by bobcats implies that the fear of being preyed, reciprocally influence decisions about habitat use of its main prey, and of these predators. The results of this study can be applied to the management of bobcat and its prey and could be extrapolated to other predator-prey systems in other ecosystems.

## **CAPÍTULO I. EL PAISAJE DEL MIEDO Y EL USO DEL HÁBITAT POR EL GATO MONTÉS (*Lynx rufus*) EN EL DESIERTO CHIHUAHUENSE.**

### **RESUMEN.**

El objetivo general fue explicar el uso del hábitat del gato montés (*Lynx rufus*) y de sus presas principales, la liebre de cola negra (*Lepus californicus*) y el conejo del desierto (*Sylvilagus audubonii*) cuando se alimentan en áreas comunes y bajo las premisas del Paisaje del Miedo. La hipótesis de estudio fue: Si la actividad de los depredadores influye el uso del hábitat de las presas, y el Paisaje del Miedo puede usarse como marco teórico para explicar las relaciones depredador-presa, entonces el uso del hábitat de las presas estará influido por las áreas de alto uso y las de bajo uso del depredador. Las predicciones fueron: a) los lagomorfos son presas principales, particularmente las liebres, b) los gatos hacen alto uso de áreas donde las presas principales son más vulnerables a la depredación, c) siendo los gatos monteses cazadores de acecho (no cursoriales), usarán más frecuentemente las áreas con mayor densidad y mayor cobertura vegetal pero con menor porcentaje de visibilidad. Esta tesis tiene cuatro capítulos estructurados como artículos para publicar. El Capítulo I es la introducción general del estudio, el II es el artículo requisito para titulación, estudia la selección de los lagomorfos como presas principales de los gatos (conocer las presas principales, es prerequisite para los dos capítulos finales), en el III se analiza el uso del hábitat por el depredador, y en el IV se examina el PM de las presas principales relacionado con el uso del hábitat del depredador. El estudio abarcó de febrero de 2005 a enero de 2012 en el Desierto Chihuahuense, Reserva de la Biósfera de Mapimí, México. En 14 salidas al campo se capturaron 16 individuos, que fueron inmovilizados con una mezcla de hidrocloreuro de ketamina y de hidrocloreuro de xilacina, en proporción de 0.5 y 0.3 ml/kg de peso estimado del animal. Se obtuvieron medidas somáticas de los gatos, y fueron liberados en el sitio donde se capturaron, ya equipados con radiocollares VHF y radiocollares con GPS, se inició el radorastreo para ubicar la localización de cada individuo ya sea usando estaciones fijas para collares VHF, o con lecturas satelitales por collares con GPS. Fueron obtenidos 15 conjuntos de datos de localizaciones, de 8 hembras y 7 machos. Las áreas de ámbito hogareño (AH) se calcularon usando el método de área

mínima convexa. El AH promedio de las hembras fue  $29.5 \pm 11.2$  y el de los machos de  $20.1 \pm 3.6 \text{ km}^2$ . Se identificaron las áreas de uso alto y uso bajo por los gatos en los AH, donde se caracterizó el hábitat por visibilidad y por densidad y cobertura vegetal. Para determinar cuáles son las presas principales de los gatos, se colectaron y analizaron 117 excretas. Para cada categoría o tipo de presa consumida, se evaluó la selección de presas por medio de los porcentajes de abundancia y de biomasa disponibles vs. la abundancia y la biomasa consumidas. Una prueba G y un modelo de selección de recursos fueron usados para este análisis. Los lagomorfos son seleccionados, mientras los roedores son muy poco usados o incluso evitados. Por la biomasa que representan en la dieta, por su frecuencia de aparición, y por la selección ejercida sobre ellas, las liebres fueron consideradas presas preferidas. Los roedores más consumidos fueron las ratas de campo (*Neotoma leucodon*), seguidas por tres especies de ratas canguro (*Dipodomys* sp.), las que a pesar de su alta disponibilidad no son presas principales. El hábitat de alto uso registrado para los gatos, consiste en áreas con vegetación densa aisladas en una zona general de vegetación abierta, o en áreas de ecotono entre vegetación densa y áreas abiertas, y en zonas de afloramientos rocosos (Wilcoxon signed ranks test,  $Z = 3.296$ ,  $P = 0.001$ ); en contraste, las áreas abiertas o con vegetación escasa tienen bajo uso. La actividad de las liebres se estimó en áreas de alto y de bajo uso del ámbito de los gatos, las liebres son más activas en zonas de bajo uso que en las de alto uso de los gatos ( $N = 12$ ,  $Z = 2.51$ ,  $P = 0.012$ ) los datos de conejos no permitieron hacer el análisis correspondiente. En conclusión, para el área de estudio: 1) Los gatos seleccionan a sus presas basados en los beneficios energéticos que obtienen y no en la abundancia de éstas. 2) En Mapimí las liebres son presas preferidas del gato montés. 3) Los gatos tienen mayor actividad en zonas donde la vegetación favorece sus estrategias de cacería, y donde las liebres son menos activas o menos abundantes pero más vulnerables a ser cazadas. 4) En respuesta al riesgo de depredación y al paisaje del miedo, las liebres son más activas y ocupan áreas donde los gatos monteses son menos activos y menos eficientes en sus estrategias de cacería. La explicación propuesta para el uso del hábitat por los gatos monteses implica que el miedo a ser depredado influye recíprocamente las decisiones del uso de hábitat de las presas principales y el de estos depredadores. Los resultados de este estudio pueden ser aplicados en el manejo del gato montés y de sus presas y podrían ser extrapolados a otros sistemas depredador-presa en otras áreas.

## **ABSTRACT.**

The main objective was to explain the habitat use by the bobcat (*Lynx rufus*) and its main prey, the black-tailed jackrabbit (*Lepus californicus*) and the desert rabbit (*Sylvilagus audubonii*) in the Chihuahuan Desert, when both feed in common areas under the premises of the Fear Ecology theory. The research hypothesis was: If the predator activity influences the habitat use of the prey, and the landscape of fear can be used as framework in explaining the relationship predator-prey, then the habitat use by prey will be influenced by the high use and the low use areas of the predator. The tested predictions were: a) the lagomorphs are main preys, particularly jackrabbits, b) the cats make high use of areas where the main preys are more vulnerable to predation, c) the wildcats are stalking hunters (non cursorial), then they will use more frequently areas with higher plant density and cover, but less percentage of visibility. This thesis has four chapters, each structured as an article for publication. Chapter I is a general introduction of the study, the II is the published article about the selection on lagomorphs as main prey of cats (is prerequisite for the last two chapters), in the III is discussed the habitat use by the predator, in the IV the landscape of fear of the main preys and the relationship with the habitat use by the predator is analyzed. The study was conducted from February 2005 to January 2012 in the Chihuahuan Desert in the Biosphere Reserve of Mapimí, Mexico. In 14 field trips 16 individuals were captured, cats were immobilized with a mixture of ketamine hydrochloride and xylazine hydrochloride, in proportion of 0.5 and 0.3 ml/kg of estimated animal weight. Of cats, somatic measures were taken and were equipped with VHF radiocollars and GPS radiocollars, which were released in the same place where captured, and the radiotracking of each individual began locating the locations, using either stations for VHF collars, or satellite readings for GPS collars. Were obtained 15 sets of data locations from 8 males and 7 females. The minimum convex area method was used to calculate the home range (HR) areas. The average HR for females was  $29.5 \pm 11.2$  and  $20.1 \pm 3.6$  km<sup>2</sup> for males. Analysing the HR, were identified areas of high use and low use by cats, where habitat was characterized by density and vegetation cover, and visibility. To determine which are the main prey used by cats, were collected and analyzed 117 scats. For each category or consumed prey type, the prey selection was evaluated by the percentages of abundance and biomass available vs. abundance and biomass consumed. A statistical G test and a resource

selection model was used for this analysis. The lagomorphs are selected for, whereas rodents have a very low use or even are avoided. Because of the biomass they represent in the diet, their frequency of occurrence, and the selection made on them by cats, the jackrabbits were considered preferred preys. The most consumed rodents were packrats (*Neotoma leucodon*), followed by three species of kangaroo rats (*Dipodomys* sp.) which despite its high availability are not main prey. The recorded high use habitat for cats, consists of isolated areas of dense vegetation within a general area of open vegetation, and in ecotone areas of dense vegetation with open areas, and in areas of rocky outcrops (Wilcoxon signed ranks test,  $Z = 3.296$ ,  $P = 0.001$ ), in contrast, the open areas with sparse vegetation, have low usage. Jackrabbits activity was estimated in areas of high and low level use of cats, the jackrabbits are less active in areas of high use than in low use areas of cats ( $N = 12$ ,  $Z = 2.51$ ,  $P = 0.012$ ), rabbits data do not allow the analysis. We conclude that in the study area: 1) Cats select their prey based on the energy benefits they get and not in the abundance of prey. 2) The preferred prey of bobcats in Mapimí are jackrabbits. 3) Cats have increased activity in areas where vegetation favor their hunting strategies, because in these areas the jackrabbits are less active or less abundant but more vulnerable to being hunted. 4) In response to the risk of predation and the landscape of fear, jackrabbits are more active and are using areas where bobcats are less active and have lower efficiency in their hunting strategies. The explanation for the habitat use by bobcats implies that the fear of being preyed, reciprocally influence decisions about habitat use of its main prey, and of these predators. The results of this study can be applied to the management of bobcat and its prey and could be extrapolated to other predator-prey systems in other ecosystems.

## ***INTRODUCCIÓN.***

La relación depredador-presa llamada depredación, involucra el consumo de un organismo (presa) por parte de otro (depredador), en la cual la presa está viva cuando el depredador la ataca por primera vez. En este tipo de relación los depredadores pueden provocar cambios en una población determinada de presas por consumo directo (Begon 2006) o pueden provocar efectos igualmente profundos o incluso más fuertes, sin consumir

a las presas, a través del miedo a la depredación. En este caso la población en un área registrará efectos debido a que las presas desarrollan comportamientos para evitar ser depredados o pueden moverse a otras áreas con menor riesgo (Schmitz et al. 1997, Boonstra et al. 1998, Altendorf 2001, Peckarsky et al. 2008).

El gato montés o lince (*Lynx rufus*), es un depredador que se distribuye desde Canadá hasta Oaxaca, México, (Hall 1981, Wilson y Reeder 2005). Ocupa gran variedad de hábitats incluyendo bosques y pantanos subtropicales, bosques de coníferas, y zonas áridas en desiertos como el Chihuahuense (Lovallo y Anderson 1996, Larivière y Walton 1997). En latitudes boreales a México, se ha registrado un uso del hábitat variable durante el año, dependiente de la cantidad de presas, así como de la profundidad de la nieve en sistemas de bosque de coníferas (Koehler y Hornocker 1989, Lovallo y Anderson 1995). Según Rolley y Warde (1985) los gatos monteses evitan bosques densos de coníferas pero Knowles (1985) señala que prefieren ese tipo de vegetación, dependiendo de la zona estudiada.

En sistemas de clima templado y frío, que consisten principalmente en bosques de distintos tipos con afloramientos rocosos frecuentes, los gatos monteses usan hábitats con vegetación densa, o de borde entre vegetación densa y zonas abiertas (Larivière y Walton 1997). En general, los hábitats más frecuentemente usados, son bosques de coníferas de tierras bajas y el borde entre bosque y áreas abiertas, mientras evitan áreas abiertas con pocos árboles (Lovallo y Anderson 1995).

La mayoría de estudios sobre los gatos monteses se han desarrollado en sistemas de bosque (Lovallo y Anderson 1995, Larivière y Walton 1997, Aranda et al. 2002, Burton et al. 2003) y existe poca información sobre su comportamiento o acerca del hábitat usado en zonas áridas, sistemas de desierto y en pantanos subtropicales (Harrison 2010). Si el tipo de hábitat más favorable es el que tiene zonas con vegetación densa o de borde (Lovallo y



Anderson 1995), el sistema del Desierto Chihuahuense no constituye un hábitat óptimo pues la vegetación es relativamente esparcida y menos densa que en otros sistemas. Adicionalmente, en estudios previos realizados en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, se registró que el hábitat al que los gatos se asocian preferentemente son cerros con afloramientos rocosos (Delibes et al. 1986, Delibes e Hiraldo 1987).

Por otra parte, la estimación de la densidad poblacional de gatos en California, es de un gato montés por 0.7 a 0.9 km<sup>2</sup>, mientras que en Arizona, es uno por 3.6 a 4.1 km<sup>2</sup> (Jones y Smith 1979), y hasta uno por 23.3 km<sup>2</sup> en Idaho (Koehler y Hornocker 1989). En México, y en particular en el Desierto Chihuahuense, no se contaba con estimaciones sobre la densidad de población antes de este estudio. Al realizar un muestreo con trampas de cámara en una zona de dunas del Bolsón de Mapimí, Laundré y Hernández (com. pers.) registraron seis gatos en un área relativamente pequeña (aproximadamente 5 km<sup>2</sup>). Lo anterior indicaría que la densidad de gatos monteses en el Bolsón de Mapimí, es parecida o mayor a la registrada en el sistema de desierto de California o Arizona, y es mayor que en sistemas templados.

En cuanto a estrategias de cacería, en cualquier tipo de hábitat la vegetación densa favorece la captura de presas por medio de ataques al acecho, como un salto sobre la presa o un golpe rápido de zarpa, mientras que la vegetación abierta y escasa favorece la técnica de cacería por avistamiento y persecución (Thibault y Ouellet 2005). La técnica más usada por los gatos monteses, es el acercamiento sigiloso y salto seguido de un zarpazo, o bien por espera, acecho y ataque mediante una carrera corta y golpes de zarpa (Larivière y Walton 1997). Con base en el uso de esas técnicas de cacería, podría esperarse que los sitios con mayor uso por los gatos monteses tengan mayor densidad y cobertura vegetales, pues son los que les proporcionan ventaja para no ser vistos por sus presas potenciales.

Considerando que de acuerdo con los registros bibliográficos (Knowles 1985, Delibes et al. 1986, Delibes e Hiraldo 1987, Lovallo y Anderson 1996, Larivière y Walton 1997) los tipos de hábitat presentes en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, no son los más adecuados para sostener una población abundante de *L. rufus*, es llamativo el número de registros obtenidos por medio de huellas y de trampas de cámara, así, los gatos monteses son más abundantes que lo esperado, comparado con los datos registrados en otras regiones. Lo anterior plantea el problema de ¿cómo usan el hábitat los gatos monteses para ser exitosos en el sistema de desierto del Bolsón de Mapimí? El Paisaje del Miedo, hipótesis propuesta en años recientes, ofrece una posible explicación (Laundré et al. 2001, Laundré et al. 2010).

Por otra parte, para poder analizar el uso del hábitat de los gatos y de sus presas es necesario saber cuál es la presa principal, suponiendo que el Paisaje del Miedo la afectará de manera más intensa. Así, se acepta que los lagomorfos son las presas principales de los gatos (Delibes et al. 1986, Delibes e Hiraldo 1987). En Mapimí se conocen como presas principales el conejo cola de algodón (*Sylvilagus audubonii*) y la liebre de cola negra (*Lepus californicus*). Ambas especies tienen adaptaciones a diferentes estrategias de escape de los depredadores, los conejos realizan carreras cortas utilizando saltos, para detenerse y permanecer quietos en vegetación cerrada. Las liebres son corredoras de largas distancias, prefiriendo áreas de vegetación abierta. Se espera que las diferencias en adaptaciones morfológicas y en preferencias de hábitat de ambas presas influyan en la relación depredador-presa.

El Paisaje del Miedo (Laundré et al. 2001) propone que los depredadores y sus presas son capaces de percibir el medio que los rodea, no solamente como un conjunto de factores físicos como topografía o vegetación, sino también como un paisaje compuesto por

áreas con mayor o menor riesgo de depredación (Sih 1980, Lima y Dill 1990) y por tanto perciben áreas en las que el miedo a ser cazado presenta diferentes niveles. Los depredadores originan las áreas con alto o con bajo riesgo de depredación para las presas, estas son al mismo tiempo áreas con mayor o menor oportunidad de conseguir presas por los depredadores. Lo anterior conforma un paisaje donde el miedo implica el uso diferencial del hábitat por parte de presas y depredadores; las primeras tenderán a evitar sitios con alto riesgo de depredación, mientras los segundos preferirán esas áreas pues les confieren ventajas para la cacería. Basado en esta premisa, en el presente estudio se analizó el uso del hábitat de los gatos monteses.

### *Problema*

En las relaciones depredador-presa, se acepta que las estrategias de cacería del depredador influyen sobre las decisiones de alimentación de las presas y éstas a su vez influyen sobre la forma de cacería del depredador (Brown y Kotler 2007). ¿Qué relación existe entre las estrategias de cacería de un depredador y el uso del hábitat de su presa principal si se toman en cuenta el riesgo de depredación y el miedo percibido a nivel paisaje y a nivel hábitat?

## **ANTECEDENTES**

### ***TEORÍA DEL FORRAJEÓ ÓPTIMO (TFO).***

La teoría del forrajeo óptimo (TFO), desarrollada a partir de los estudios de MacArthur y Pianka (1966) y de Emlen (1966), también llamada teoría de aprovisionamiento óptimo, fue puesta a prueba por un gran número de ecólogos (Begon et al. 2006). Esta teoría ofrece una explicación sobre cómo los animales maximizan su adecuación (“fitness”) por medio de la optimización de su tasa neta de ganancia de energía,

y por selección óptima de aspectos relacionados a su alimentación (Emlen 1966, MacArthur y Pianka 1966). Postula que las estrategias que conforman el comportamiento de obtención de alimento y hacen máxima la adecuación (sobrevivencia y éxito reproductivo), han sido mantenidas en la naturaleza por medio de procesos evolutivos como la selección natural. Las estrategias que producen el máximo de energía obtenida (alimento, nutrientes, seguridad), en relación a los costos de alimentación, maximizarán la adecuación (Pyke et al. 1977, Pyke 1984).

La TFO supone que la adecuación de un animal está en función de la eficiencia del aprovisionamiento, ésta puede ser medida en términos de pérdida o ganancia de energía y los animales favorecidos por la selección natural son los que realizan aprovisionamiento de manera que maximizan esa adecuación. El conjunto de modelos de optimización que reúnen esas características conforma el cuerpo de la teoría (Pyke et al. 1977). A la fecha continúa existiendo un debate acerca de los métodos y los conceptos usados en esta teoría (Boutin y Cluff 1989; MacCracken 1989, Ydenberg et al. 2007). La TFO ha permitido predecir el tipo de estrategia de alimentación que usará un animal y que será favorecida por la selección natural, así, los animales que se comporten de manera cercana a tal estrategia, serán favorecidos (Begon et al. 2006).

La TFO considera individuos animales que se alimentan en un medio formado por parches, con amplia variedad de recursos disponibles. Los parámetros que pueden optimizarse se resumen en cuatro categorías: 1) la dieta óptima, o elegir qué tipo de alimento comer, 2) la elección del parche óptimo para alimentarse, o dónde comer, 3) el tiempo óptimo de permanencia en cada parche, o cuánto tiempo dedicar a conseguir alimento y comer, y 4) los patrones óptimos de movimientos y velocidad óptima entre parches, o dónde ir después (Pyke et al. 1977). En las estrategias de alimentación, se

considera que la energía obtenida debe ser igual o mayor a la gastada para la adquisición de un alimento, de modo que la selección de parches de hábitat y de presas, debe entenderse como producto de una tendencia mantenida por la evolución, la cual maximiza la energía neta obtenida por unidad de tiempo de aprovisionamiento (Schoener 1987).

En el gasto de energía se consideran aspectos como el tipo de alimento adquirido (consumir varios tipos de alimento con poco aporte energético o uno con un aporte grande), el tiempo de búsqueda, la estrategia de caza (acecho o búsqueda) y el tiempo de manipulación del alimento antes de ingerirlo. Así, la cantidad de energía neta resultante, puede representar un costo o una ganancia para el consumidor (Stephens y Krebs 1986).

El uso de la teoría de aprovisionamiento óptimo (TFO) ha generado predicciones que frecuentemente están en contra de ideas aceptadas, lo que contribuyó a reconsiderar ideas establecidas tanto en ecología como en etología. Las nuevas hipótesis propuestas han dado explicaciones inesperadas pero más apegadas a la realidad, originando nuevos puntos de vista acerca de los sistemas depredador-presa (Stephens y Krebs 1986, Brown y Kotler 2007). Por ejemplo, tradicionalmente los coyotes habían sido considerados generalistas (O'Donoghue et al. 1998), pero se ha observado (MacCracken y Hansen 1987) que obtienen su alimento de manera cercana al aprovisionamiento óptimo. En años recientes la afirmación de que los coyotes realizan aprovisionamiento óptimo, fue firmemente apoyada y actualmente existen pocas dudas acerca de ese comportamiento (Hernández et al. 2002).

### ***TEORÍA DEL FORRAJE.***

Como consecuencia de los fuertes debates acerca del forrajeo óptimo, las bases de la teoría han sido revisadas, de manera que en la actualidad el énfasis sobre la optimización ha sido disminuido e incluso prácticamente está eliminado de las consideraciones sobre la

elección de los elementos en la alimentación de los depredadores (Ydenberg et al. 2007).

Después de revisiones y discusiones sobre la teoría del forrajeo (TF), se han mantenido muchos conceptos y bases teóricas usados en la TFO pero el énfasis en la optimización, que ha sido causa de infinidad de discusiones y descalificaciones (Pierce y Ollason 1987) a la teoría, ha sido casi eliminado. Por lo anterior los modelos de optimización han caído en desuso y se han mantenido otros como la elección de presas más redituables al forrajeador, y la predicción de selección de hábitat, parches de alimentación, y estrategias de forrajeo (Ydenberg et al. 2007).

### ***LA ECOLOGIA DEL MIEDO.***

La visión tradicional del papel de los depredadores en los ecosistemas los coloca como agentes de mortalidad que tienen influencia sobre la abundancia y la dinámica poblacional de sus presas, donde el depredador modifica las poblaciones de presas por el consumo directo que hace de ellas, de manera similar a obtener moléculas que generalmente no responden conductualmente y que están en movimiento parecido al browniano. La mayoría de los estudios en este contexto versan sobre herbívoros consumidores de plantas o depredadores que consumen presas relativamente inertes con respuestas conductuales sencillas o inexistentes, i.e. Gibson et al. (2004) considera el efecto de las respuestas comportamentales en forma poco clara o intuitiva, mediante conceptos como emigración inducida por el depredador.

Otros estudios abordan las relaciones depredador - presa en mamíferos, donde tanto el depredador como la presa son activos, complicados conductualmente y responden a la presencia del depredador (Schmitz et al. 1997, Lima 1998, Brown et al. 1999, Laundré et al. 2001, Hernández y Laundré 2003, Thomson et al. 2006, Laundré et al. 2009).

La probabilidad de cazar o ser cazado determina áreas con mayor o menor riesgo de depredación (Sih 1980, Lima y Dill 1990), lo que da lugar a áreas en las que el miedo de las presas es mayor o menor, áreas donde se percibe poco riesgo y por tanto poco miedo, u otras con alto riesgo inminente y alto nivel de miedo (Laundré et al. 2001, 2009). Bajo este nuevo marco teórico, los sistemas depredador-presa no se perciben como modelos de masa-acción, como las ecuaciones de Lotka-Volterra para depredación, sino que son modelos que consideran el comportamiento de los individuos (Brown et al. 1999), en los que la sola presencia del depredador provoca cambios en el comportamiento de las presas, incluyendo cambios en la selección de hábitat (Laundré et al. 2001, 2009, Hernández y Laundré 2003).

La TF proporciona un marco de referencia para evaluar los efectos no letales de la depredación en forma del riesgo de depredación. Este riesgo influye la manera en que las presas usan los recursos, esto es, la decisión entre obtener mayor alimentación o mayor seguridad disminuyendo el riesgo de depredación (Brown 1988, Scrimgeour y Culp 1994, Altendorf et al. 2001). Las decisiones permiten a las presas potenciales ajustar su comportamiento antidepredatorio para obtener el máximo nivel de seguridad y evadir a los depredadores (Kotler 1984, López et al. 2005). Frecuentemente los mejores lugares (parcelas o parches) en términos de cantidad de alimento, densidad o cantidad de presas, son también los más peligrosos, en tales casos, la decisión del animal debe distinguir entre el parche más riesgoso pero con mayor riqueza en alimento o el parche más seguro pero con escasez de presas o de alimento (Bautista 1997).

De acuerdo con la TF, los niveles de alimento o cantidad de recursos son importantes en la selección del hábitat y el riesgo de depredación es una influencia muy fuerte para las presas. Frecuentemente hay efectos a largo plazo, que causan en algunos casos ciclos o declinación de poblaciones como en las liebres árticas (*Lepus americanus*),

así Boonstra et al. (1998) registraron que el riesgo de depredación fue la causa principal de la declinación poblacional y de la duración de ciclos poblacionales bajos (llamados “low phase”) de varios años de duración, en poblaciones de esas liebres.

Las presas pueden distinguir los niveles de riesgo en los hábitats cuando se enfrentan a diferentes depredadores. Por ejemplo, en un estudio sobre liebres de cola negra Marín et al. (2003), usaron la densidad de arbustos como estimador relativo de riesgo de depredación y los números de pastos y herbáceas, como un estimador confiable de cantidad de recursos alimentarios. Las liebres distinguieron entre áreas (parches) ricas y pobres, y se mostró que seleccionaron hábitats con base en cantidad de recursos alimentarios cuando los niveles de riesgo de depredación fueron iguales entre áreas. Aparentemente, las liebres integraron los niveles de recursos y el riesgo de depredación al seleccionar el hábitat, balanceando ganancias y costos en la alimentación.

La Teoría de la Ecología del Miedo, es la combinación del comportamiento de alimentación de las presas junto con el de los depredadores. A través de esta teoría se pueden analizar las consecuencias evolutivas de los efectos no letales de los depredadores sobre sus presas a nivel de población y de comunidad. Este es un enfoque en donde los sistemas depredador-presa son interacciones (juegos) comportamentales sofisticados basados en astucia y miedo (Brown et al. 1999, Altendorf et al. 2001). Una posible consecuencia a nivel evolutivo de los efectos no letales producidos por los depredadores, corresponde a cambios en la fisiología reproductiva y la demografía de las presas, e.g. una baja en la tasa reproductiva atribuible al nivel alto de riesgo de depredación y de miedo (Creel et al. 2002).

Los enfoques tradicionales pueden dar resultados con notorias diferencias entre las predicciones basadas en los modelos y los resultados empíricos. Tales diferencias son



especialmente marcadas en sistemas de mamíferos, debido a que las presas y los depredadores desempeñan juegos conductuales sofisticados en respuesta al comportamiento de su contraparte (presa o depredador), en un juego de dos jugadores. La ecología del miedo explica el intercambio (“trade off”) realizado por los animales al sacrificar tasas de alimentación por seguridad, permaneciendo tiempos determinados en parches de hábitat más peligrosos o más seguros (Sih 1980), o usando diferentes niveles de vigilancia al alimentarse en un hábitat específico (Lima y Dill 1990).

En general, las respuestas al riesgo de depredación son muy conspicuas en el comportamiento alimentario de las presas. El miedo, como una adaptación, puede definirse como el costo en heridas o muerte que percibe o anticipa un organismo como consecuencia por desarrollar una actividad. Cuando los animales se alimentan bajo riesgo de depredación, un organismo puede y debe considerar el riesgo como un costo del aprovisionamiento (Brown y Kotler 2007). Esto implica el estudio del comportamiento de alimentación como un conjunto de adaptaciones, donde la conducta de la presa puede ser alterada en respuesta al comportamiento de cacería del depredador. Mientras se alimentan, los animales perciben la posibilidad de convertirse ellos mismos en alimento para otros animales, así, el riesgo de depredación puede influir sus decisiones de alimentación (Sih 1980).

Considerando la ecología del miedo, los efectos no letales del comportamiento del depredador, causados por el riesgo de depredación percibido por la presa, pueden causar cambios (e.g. en las tasas reproductivas y en los niveles de alimentación, entre los más importantes) en la población de ésta (Lima 1998, Brown et al. 1999, Butler et al. 2003), incluso pueden tener un impacto mayor que los letales sobre la población (Brown et al. 1999).

La sola presencia del depredador causa cambios en el comportamiento de la presa, que pueden originar alteraciones en la selección del hábitat (Laundré et al. 2001, Hernández y Laundré 2003, Thomson et al. 2006). Por ejemplo, Schmitz et al. (1997), mostraron que la presencia de arañas depredadoras y no depredadoras (asustadoras), tuvieron el mismo efecto sobre la población de saltamontes y su comportamiento de alimentación, restringiendo el uso de recursos y cambiando su uso del hábitat.

Los parches de alimentación pueden variar tanto en cantidad de recursos como en el riesgo de depredación percibido por la presa. Un animal que se alimenta en un parche debe decidir cuánto tiempo dedicar a hacerlo, balanceando la ganancia de energía contra el riesgo de depredación. En algunos parches un animal debe compensar (“trade off”) entre mayor cantidad de alimento consumido (energía obtenida) y mayor seguridad, pues a mayor tiempo de estancia en un parche peligroso, mayor es su probabilidad de convertirse en alimento para otros depredadores. La compensación entre mayor alimentación o energía obtenida y mayor seguridad, representa un costo de depredación que puede ser medido (Brown 1988, Brown et al. 1999, Brown y Kotler 2007).

El comportamiento de cacería de los depredadores y su eficiencia o letalidad, causan respuestas conductuales de la presa, que tienen relación directa con el miedo. La ecología del comportamiento establece que el miedo tiene valor de sobrevivencia, pues permite a los animales silvestres reaccionar a posibles fuentes de peligro, o anticiparlas y evitarlas, incrementando su esperanza de vida. Las reacciones defensivas incrementan la oportunidad de supervivencia individual, el miedo es una respuesta innata de los animales que puede complementarse con aprendizaje de comportamientos de tipo antidepredador, para evitar depredadores (Mathis et al. 1993, Fendt 2006), o por transmisión cultural, aún en individuos que nunca han estado en presencia de un depredador (Mathis et al. 1996). En la

naturaleza, los peligros que un animal enfrenta incluyen depredadores o competidores coespecíficos, y ambos inspiran miedo (Boissy 1995).

El miedo tiene un valor adaptativo sólo si el animal puede responder a él (Creel et al. 2002, 2007). El miedo es una respuesta del animal al riesgo de depredación percibido, que permite reaccionar a estímulos que denotan peligro, incrementando los niveles de vigilancia, con los cuales manejar el intercambio entre seguridad y cantidad de alimento o energía obtenida; en este contexto, constituye una reacción al riesgo de depredación. Como una adaptación, el miedo puede definirse como el costo percibido por el organismo, de una actividad que involucra heridas o mortalidad (Preisser et al. 2005, Brown y Kotler 2007). Sin embargo, no es sólo la evaluación del riesgo por un organismo, sino que combina la evaluación de a) peligro, b) otros beneficios y costos de la actividad y situaciones peligrosas, y c) la pérdida de adecuación si el organismo sufre heridas o muere. Por tanto, el miedo representa el costo de heridas o mortalidad, percibido por el organismo.

Se ha comprobado que el miedo influye las decisiones acerca del parche de alimentación escogido, el tiempo dedicado a vigilar si un depredador se acerca y consecuentemente, la pérdida de tiempo para alimentarse (Schmitz et al. 1997, Switalski 2003, Laundré et al. 2009). Incluso la forma de alimentación de los animales, en grupo o individualmente, es influenciada por el miedo (Sih 1980, Mathis y Smith 1993, Brown et al. 1999, Laundré et al. 2001, Brown y Kotler 2004). Es así que el intercambio de seguridad versus ganancia de energía, está relacionado con la maximización de la adecuación del organismo.

Basado en el Teorema del Valor Marginal (Charnov 1976), Brown (1988) desarrolló el método experimental llamado GUD por sus siglas en inglés, “giving up densities”, o densidad de alimento remanente (Smith y Brown 1991, Brown y Kotler 2007). Para evaluar

el nivel de miedo, se ofrece al animal estudiado un parche artificial de alimentación, si en éste parche percibe un nivel de riesgo de depredación alto, la presa dedicará menos tiempo a actividades de alimentación, permanecerá menor tiempo en ese parche y dedicará mayor tiempo vigilando, abandonando mayores cantidades de alimento sin consumir (mayores GUD's). Los individuos tomarán mayores cantidades de alimento en áreas donde perciban bajos niveles de riesgo de depredación. Midiendo los GUD's en un hábitat particular, es posible evaluar el nivel relativo de riesgo detectado en ese hábitat y por lo tanto el nivel de miedo percibido. Para los fines de este estudio, un GUD constituye una titulación (estimación) del nivel de miedo de un animal que se alimenta.

Para evaluar diferencias en niveles de miedo entre áreas usadas por las presas, se puede medir 1) el porcentaje de tiempo dedicado por la presa a la vigilancia, respecto al tiempo total de actividad cuando se alimenta en un parche particular, 2) la densidad de alimento abandonado por la presa usando parches de alimentación experimentales (GUD's), provistos con cantidades conocidas de alimento (Smith y Brown 1991, Brown y Kotler 2007).

El riesgo de depredación tiene un costo de alimentación que puede ser medido usando el siguiente modelo:

$$H = E + P + M$$

donde H = la tasa de cosecha del parche, E = costo energético de la alimentación, P = riesgo percibido de depredación y M = costo de oportunidades perdidas si fuera usado un parche más rico, o si se realizaran otras actividades para aumentar la adecuación del animal. Dado que los elementos del modelo pueden ser difíciles de evaluar en la naturaleza, en vez de esto podemos medir GUD's. Los valores de los GUD's pueden hacerse equivalentes a H en un experimento de campo (Brown 1988), pues cuando un animal que se alimenta tiene

acceso a parches equivalentes de alimento entre los hábitats dentro de su ámbito hogareño, E y M son constantes, entonces, las diferencias en los GUD's reflejarán diferencias en el riesgo de depredación percibido (Brown y Kotler 2007) y por lo tanto en el nivel de miedo percibido.

### ***EL PAISAJE DEL MIEDO.***

Varios autores han registrado que el paisaje total donde viven los animales está formado por elementos de productividad vegetal, tipo de suelo, orografía, estructura de la vegetación, disponibilidad de alimento y clima (Altendorf 1997, Brown et al. 1999, Altendorf et al. 2001, Brown y Kotler, 2004), y donde el riesgo de depredación es una característica importante, todos esos elementos interactúan influenciando los ecosistemas (Laundré et al. 2001).

Los animales pueden percibir su entorno como un paisaje formado por diferentes áreas donde el miedo a ser depredado es alto y otras donde el miedo es bajo (correspondientes a riesgo de depredación alto o bajo), que podrían representarse como colinas o valles de miedo (Laundré et al. 2001). Los diferentes niveles de miedo percibido por los animales son una evaluación empírica del costo de alimentación y están basados en experiencias previas relacionadas con características específicas de los sitios y con la letalidad y la tasa de encuentro con el depredador. De esta forma, el Paisaje del Miedo (PM) es una descripción de la variación espacial de los costos de la alimentación asociados a la depredación (miedo) percibido por la presa (Laundré et al. 2001, Brown y Kotler 2007).

En un estudio sobre la selección del hábitat por ratones de cola corta (*Microtus arvalis*), Jacob y Brown (2000) comprobaron el impacto del riesgo de depredación sobre la

selección del hábitat, mostrando la existencia de un paisaje formado por áreas de alto y bajo riesgo (áreas seguras y áreas peligrosas).

Laundré et al. (2001), registraron que los animales viven en un PM formado por características físicas y biológicas y por áreas seguras o áreas peligrosas, que denotan alto o bajo nivel de miedo. En su estudio mostraron que después de al menos 50 años de ausencia del lobo gris (*Canis lupus*) en el parque Nacional de Yellowstone, sus presas principales, el bisonte (*Bison bison*) y el wapití (*Cervus elaphus*) dedicaban poco tiempo a la vigilancia de los depredadores y se alimentaban indiscriminadamente, impidiendo el desarrollo del bosque y afectando el desarrollo del ecosistema.

En el invierno de 1994-1995, 20 lobos fueron reintroducidos, con lo que pudo evaluarse el incremento en la vigilancia de las hembras de bisonte y wapití, sobre todo las hembras con crías. Los resultados del estudio mostraron el reestablecimiento del PM, indicado por el aumento en el nivel de vigilancia de las hembras de bisonte y wapití y por los cambios en las áreas usadas para alimentarse. Esto implica la presencia de características sutiles en los paisajes, como niveles de miedo originados en el riesgo de depredación (Altendorf et al. 2001). Las diferencias en niveles de riesgo a través de un paisaje físico, determinan la topografía de un segundo paisaje en el que viven los animales, el PM, y es en ese paisaje en donde los individuos deben tomar las decisiones para alimentarse (Laundré et al. 2001, 2009).

La vigilancia y el uso de diferentes hábitats influyen sobre algunos mecanismos de coexistencia entre presas y entre depredadores, tales mecanismos pueden estar basados en el P M. Así, dos depredadores que aparentemente están en competencia por la misma presa, realmente pueden estar facilitando al otro la cacería de la misma, la cual estará respondiendo al miedo a la depredación. Este mecanismo puede ocurrir si dos depredadores

originan PM diferentes sobre la presa, un depredador empujará a la presa hacia el hábitat de cacería preferido del otro y viceversa (Charnov 1976, Brown y Kotler 2007).

Utilizando conceptos de la Teoría del Forrajeo Óptimo, y de la Ecología del Miedo, en los últimos años fue propuesto y se ha venido validando el Paisaje del Miedo (Laundré et al. 2001, 2010). Esta hipótesis implica que el uso del hábitat está relacionado a un juego de dos jugadores en el que el miedo de la presa y sus habilidades de huída así como las habilidades para cazar del depredador, determinan las áreas que serán usadas por ellos (Brown et al. 1999). Se esperaría que las áreas más usadas por las presas sean aquellas en las que tengan mayor posibilidad de escape, y las más usadas por los depredadores sean las que les permitan mayor posibilidad de éxito en la captura de sus presas.

El PM, propuesto por Laundré (Laundré et al. 2001, 2010) postula que los animales perciben su entorno no sólo como un área con características físicas claras y definidas para el ser humano (topografía o vegetación), sino como un ambiente discontinuo formado por zonas con distintos niveles de probabilidad de éxito de caza para los depredadores, o de éxito de escape para las presas (Brown et al. 1999, Laundré et al. 2001, Laundré y Hernández 2003). La percepción por los animales de un PM, es una hipótesis que ha sido validada en sistemas depredador-presa terrestres y marinos, con diferentes grupos animales, como mamíferos, aves y artrópodos, y en diferentes hábitats (Altendorf et al. 2001, Hernández y Laundré, 2003, Holmes y Laundré 2006, Frid et al. 2008, Matassa y Trussell 2011) incluso se propone un PM visible desde el espacio (Madin et al. 2011).

En sistemas de desiertos cálidos como el de Mapimí, la diferenciación de hábitat es más tenue desde el punto de vista humano, que en desiertos fríos donde se probó la hipótesis previamente, sin embargo se espera que la respuesta de las presas y sus depredadores en relación a la selección y uso de hábitat sea consistente con el PM. Para

poner a prueba la hipótesis, fue seleccionado un sistema sencillo de un depredador, el gato montés (*L. rufus*) y su presa, la liebre (*L. californicus*) en el Desierto Chihuahuense, con el objetivo de explicar la selección de hábitat de uno de los depredadores más comunes en estos ambientes.

Tratando de entender la relación del uso del hábitat por los gatos monteses con el PM de las liebres en la región de la RBM, se pondrán a prueba tres hipótesis de trabajo principales, cada una es una fase y constituye un capítulo de esta tesis. Cada capítulo conformará un artículo publicable con introducción, antecedentes, hipótesis y predicciones, metodología, resultados, discusión y conclusiones. El apartado de área de estudio se incluirá con ligeras variaciones en cada capítulo.

### ***ESTRUCTURA DE LA TESIS.***

*Capítulo I.* Introducción y antecedentes generales sobre la hipótesis del Paisaje del Miedo y sus bases. *Capítulo II.* Se centra en conocer la dieta de los gatos monteses y determinar cuales son sus presas principales, las cuales son seleccionadas. Conocer las presas principales es un prerrequisito para desarrollar los dos capítulos finales y la base para investigar la relación depredador-presa. El capítulo II es además el artículo que la UNAM pide como requisito para obtener el título de Dr. en Ciencias. *Capítulo III.* Se analiza el uso del hábitat por el depredador, para conocer algunas características de las áreas más y las menos frecuentadas (de alto uso y de bajo uso), en relación con la densidad de la vegetación y la presencia-ausencia de cuerpos de agua, que son favorables para elevar su eficiencia en la cacería de presas. *Capítulo IV.* Se analiza el uso del hábitat del gato montés y el de sus presas principales, en relación con el Paisaje del Miedo, por medio de la medición de los niveles de vigilancia de la presa, de su actividad en zonas de alto o bajo



uso del ámbito hogareño del depredador, y del análisis de los GUD's, o alimento abandonado por las presas en las zonas de alto y bajo uso de los lince.

El estudio y comprensión de las relaciones depredador-presa, son útiles al permitir elaborar predicciones acerca de la forma en que los depredadores influirán en el uso del hábitat por las presas, al estar inmersas en un paisaje del miedo. Las relaciones depredador-presa basadas en el PM han mostrado influencia en la creación de efectos en cadena dentro de los ecosistemas, por ejemplo, la supresión y posterior reintroducción de lobos grises en el parque Nacional de Yellowstone, USA, provocó un desequilibrio en los bosques de esa región por el consumo excesivo de brotes de álamo por parte de los wapití. Al reintroducir los lobos, éstos restringieron los sitios de alimentación y redujeron la población de wapití, lo que resultó en un reajuste del ecosistema, permitiendo el equilibrio normal del mismo (Laundré et al. 2001, Ripple et al. 2001, Ripple y Beschta 2003, 2004). Para entender el uso del hábitat de los gatos monteses y el de sus presas, se plantearon los siguientes objetivos:

## ***OBJETIVOS.***

### ***PRINCIPAL:***

Explicar la relación entre el uso del hábitat del depredador (*L. rufus*) y el Paisaje del Miedo de sus presas (*L. californicus* y *S. audubonii*), en el Bolsón de Mapimí, Desierto Chihuahuense.

### ***Objetivos Particulares:***

- a) Conocer la presa o presas principales del gato montés.
- b) Determinar el uso del hábitat del gato montés en la zona referida, determinando sus áreas de alto y bajo uso, dentro del Paisaje del Miedo de sus presas.

- c) Analizar la relación entre el uso del hábitat del gato montés y de sus presas y el Paisaje del Miedo de su presa principal.

### ***AREA DE ESTUDIO.***

La Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM), localizada en el Bolsón de Mapimí, Desierto Chihuahuense, en la confluencia de los estados de Durango, Chihuahua y Coahuila, cubre un área de 342,388 ha (CONANP-SEMARNAT 2006). La altitud promedio de la región es 1,150m, es una llanura prácticamente plana con un gradiente superficial pequeño, de cerca de 0.66% (Bartolino 1988). Existen dos zonas núcleo con un área total de 28,532 ha y una zona de amortiguamiento de 313,855 ha.

La RBM incluye algunas elevaciones calcáreas, pequeñas y aisladas, y otras de origen volcánico. El cerro San Ignacio (altitud 1,480 m) y la sierra de La Campana (altitud 1,800 m) son las mayores elevaciones en la zona (Figura 1). La parte norte comprende grandes áreas arenosas formando dunas o planicies. El clima es Bwhw tipo (e), según la clasificación de Köppen adaptada para México por García (1981), es muy árido, semicálido, con lluvias de verano y amplitud térmica extremosa. La zona está bajo dos regímenes climáticos dominantes, uno con vientos del este ligados a alta presión subtropical en el periodo seco de octubre a mayo, y otro, cálido y húmedo de junio a septiembre, ligado a vientos alisios del Golfo de México, con aire tropical del oeste (Cornet 1988).

La vegetación está formada por arbustos espinosos, chaparrales y arbustos micrófilos (CONABIO 2000). La zona de la “bajada inferior” (Ruiz de Esparza-Villareal 1992), muestra los mogotes (agrupaciones de arbustos y herbáceas) formados por *Pleuraphis mutica*, *Prosopis glandulosa*, *Flourensia cernua*, *Lippia graveolens* y *Aloysia*

*gratisima*. La parte sur de la zona de dunas y la zona de transición, presenta interdunas y arcos de vegetación densa dominados por *P. glandulosa*, *Pleuraphis mutica* y *Opuntia rastrera* (Maury 1992, Ruiz de Esparza-Villareal 1992). La fauna se constituye por 270 especies de vertebrados: 5 anfibios, 36 reptiles, 28 mamíferos y 200 aves (Aragón y Garza 1999).

La hidrología de la RBM se caracteriza por la debilidad de las principales pendientes longitudinales de escurrimiento y la aleatoriedad e intermitencia de sus caudales, que generalmente no llegan a la parte terminal de sus cuencas (Grünberger 2005). Hay presones, depósitos temporales de agua, modificados para almacenarla en la época seca y que soportan en su área de influencia manchones de vegetación relativamente densa conocidos como mogotes (Montaña et al. 1990, Janeau et al.1999).

### ***METODOLOGÍA GENERAL.***

El trabajo de campo se realizó de febrero de 2005 a enero de 2012, con un promedio de 50 días por año durante cinco años (excepto 2011 y 2012) con un total aproximado de 200 días-campo. Las estancias en campo se realizaron en los dos periodos climáticos identificados en la zona, húmeda (de julio a noviembre) y seca (febrero a junio). En total se capturaron 16 gatos y dos de ellos fueron recapturados (Cuadro 1G). Para la captura y manejo de los gatos monteses se atendieron las recomendaciones de la Guía de la Sociedad Norteamericana de Mastozoólogos para Investigación con ejemplares de fauna silvestre (Gannon et al. 2007). La metodología particular para cada fase del estudio, se describe en la sección del capítulo correspondiente.

**Cuadro 1G.** Datos de campo de los gatos monteses.

Nombre	Núm.	Clave	Sexo	Cat. edad	LT	Peso	Fecha capt.	Loc. Capt.	Condición
Elmo	2	EL2	M	Adulto	95.0	10.0	22-feb-2005	La Becerra	Buenas condiciones físicas
Ginger	3	GI3	M	Adulto	88.0	11.0	12-mar-2005	El General	Buenas condiciones físicas
Bezy	4	BE4	H	Adulto Joven >1 año	86.5	8.0	13-mar-2005	Espinazo del Diablo (Rocas)	Posiblemente preñada
Ben	5	BE5	M	Adulto Joven >1 año	80.8	9.0	12-oct-2005	Espinazo del Diablo (Presón)	Lengua lastimada, canino inf. izq. roto
Mistli	6	MI6	M	Joven < 1 año	89.0	7.0	18-oct-2005	Dunas	Uno de los más jóvenes
Lucy	7	LU7	H	Adulto	80.0	7.0	26-ene-2006	Espinazo del Diablo (Presón)	Buenas condiciones físicas
Kiski	8	KI8	M	Joven < 1 año	76.0	5.5	27-ene-2006	Dunas	Juvenil buenas condiciones físicas
Cindy	9	CI9	H	Adulto Joven >1 año	82.0	7.0	27-jun-2006	Espinazo del Diablo (cerca de Presón en mogote inundado)	Buenas condiciones físicas
Bezy	4 Recapt.	BE4	H	Adulto	86.5	7.5	22-oct-2006	Espinazo del Diablo (Presón)	Buenas condiciones físicas
Felix	10	F10	M	Adulto	94.2	11.0	28-oct-2006	Espinazo del Diablo (Presón)	Buenas condiciones físicas Lengua cicatrizada (falta un pedazo pequeño)
Beto	11	B11	M	subadulto	85.0	7.0	20-jul-2007	Cerro San Ignacio	Buenas condiciones físicas
Chelo	12	C12	H	Adulto	89.0	7.5	21-jul-2007	Presón Los Tanques	Buenas condiciones físicas, aparentemente preñada
Cyndy	9 Recapt.	C9	H	Adulto	89	8.0	09/mar/2008	Espinazo del Diablo	Buenas condiciones físicas
Juan	13	J13	M	Adulto	94	12.0	09/mar/2008	El General	Buenas condiciones físicas
Benito	14	B14	M	Joven	83	6.0	15/mar/2008	Espinazo del Diablo	Buenas condiciones físicas
Rufo	15	R15	M	Adulto	91	10.5	15/mar/2008	El General	Buenas condiciones físicas
Lila	16	L16	H	Adulto	85	8.0	12/abr/2011	Espinazo del Diablo	Buenas condiciones físicas
Lea	17	L17	H	Adulto	87	10.0	25/ene/2012	Cerro San	Buenas condiciones

## LITERATURA DE LAS SECCIONES GENERALES.

- Altendorf, K. B. 1997. Assessing the impact of predation risk by mountain lions (*Puma concolor*) on the foraging behavior of mule deer (*Odocoileus hemionus*). M.Sc. Thesis, Idaho State University, Pocatello.
- Altendorf, K. B., J. W. Laundré, C. A. López González y J. S. Brown. 2001. Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer. *Journal of Mammalogy*, 82:430-439.
- Aragón, E. E. y A. Garza. 1999. Actualización de los mamíferos silvestres de la Reserva de la Biósfera de Mapimí. *Acta Zoológica Potosina*, 14:7-25.
- Aranda, M., O. Rosas, J. De Jesús R., y N. García. 2002. Análisis comparativo de la alimentación del gato montés (*Lynx rufus*) en dos diferentes ambientes de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 87:99-109.
- Bartolino, J. R. 1988. Cenozoic geology of the eastern half on the La Flor quadrangle, Durango and Chihuahua, Mexico. pp. 77-97. En: C. Montaña (Ed.) Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano. Instituto de Ecología, A. C. México.
- Bautista, L. M. 1997. Estrategias de alimentación: ¿es posible reducir el comportamiento a tiempo y energía? *Etologia*, Sociedad Española de Etología, 15:3-8.
- Begon, M., C. R. Townsend, y J. L. Harper. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. Fourth Ed. Blackwell Publishing Ltd. 738 pp.
- Boissy, A. 1995. Fear and fearfulness in animals. *The Quarterly Review of Biology*, 70:165-191.

- Boonstra R., C. J. Krebs y N. C. Stenseth. 1998. Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase. *Ecology*, 79:1479-1488.
- Boutin, S. y H. D. Cluff. 1989. Coyote prey choice: optimal or opportunistic foraging? a comment. *Journal of Wildlife Management*, 53:663-666.
- Brown, J. S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22:37-47.
- Brown, J. S., J. W. Laundré y M. Gurung. 1999. The ecology of fear: Optimal foraging, game theory and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, 80:385-399.
- Brown, J. S. y B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters*, 7:999–1014.
- Brown, J. S. y B. P. Kotler. 2007. Foraging and the Ecology of Fear. pp. 436-480. *In* Foraging. Behavior and Ecology. Stephens, D. W., Brown, J. S., and Ydenberg, R. C. Eds. The University of Chicago Press.
- Burton, A. M., S. Navarro P. y C. Chavez T. 2003. Bobcat ranging behavior in relation to small mammal abundance on Colima Volcano, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Zoología*, 74:67-82.
- Butler, R. W., R. C. Ydenberg y D. B. Lank. 2003. Wader migration on the changing predator landscape. *Wader Study Group Bulletin*, 100:130–133.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9:129-136.
- CONABIO, 2000. Regiones Terrestres Prioritarias de México. Arriaga L., J. M. Espino, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

- CONANP-SEMARNAT. 2006. Programa de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biosfera Mapimí, México. 1a ed. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Semarnat. 179 pp.
- Cornet, A. 1988. Principales características climáticas pp. 45-77. En: C. Montaña (Ed.) Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano. Instituto de Ecología, A. C. México.
- Creel, S., J. E. Fox, A. Hardy, J. Sands, B. Garrot, y R. O. Petersen. 2002. Snowmobile activity and glucocorticoid stress responses in wolves and elk. *Conservation Biology*, 16:809-814.
- Creel, S., D. Christianson, S. Liley y J. A. Winnie Jr. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science, New Series*, 315(5814):960.
- Delibes, M., L. Hernández y F. Hiraldo. 1986. Datos preliminares sobre la ecología del coyote y el gato montés en el sur del Desierto de Chihuahua, México. *Historia Natural. Corrientes, Argentina*, 9:77-82.
- Delibes, M. y F. Hiraldo. 1987. Food habits of the bobcat in two habitats of the southern Chihuahuan desert. *The Southwestern Naturalist*, 32:457-461.
- Emlen, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist*, 100:611-617.
- Fendt, M. 2006. Exposure to urine of canids and felids, but not of herbivores, induces defensive behavior in laboratory rats. *Journal of Chemical Ecology*, 32:2617-2627.
- Frid, A., G. G. Baker y L. M. Dill. 2008. Do shark declines create fear-released systems? *Oikos*, 117:191-201.

- Gannon, W. L., R. S. Sikes, y the animal care and use Committee of the American Society of Mammalogists. 2007. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of Wild mammals in Research. *Journal of Mammalogy*, 88:809-823.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 264 pp.
- Gibson, C. A., R. E. Ratajczak Jr. y G. D. Grossman. 2004. Patch based predation in a southern Appalachian stream. *Oikos*, 106:158-166.
- Grünberger, O. 2005. Características esenciales de la Reserva de la Biosfera. En: Grünberger O., V. M. Reyes Gómez, y J. L. Janeau (Eds.), *Las Playas del Desierto Chihuahuense (Parte Mexicana), influencia de las sales en medio ambiente árido y semi-árido*. IRD- INECOL, Xalapa, Veracruz, México. pp. 41-55.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. Vol. 2. 2<sup>nd</sup>. Ed, John Wiley & Sons, New York. 601-1181.
- Harrison, R. L. 2010. Ecological relationships of bobcats (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan desert of New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 55:374–381.
- Hernández, L. y J. W. Laundré. 2003. Home range use of coyotes: Revisited. *Northwest Science*, 77:214-227.
- Hernández, L., R. Parmenter, J. W. Dewitt, D. C. Lighthfoot y J. W. Laundré. 2002. Coyote diets in the Chihuahuan Desert, more evidence for optimal foraging. *Journal of Arid Environments*, 51:613-624.
- Holmes, B. R. y J. W. Laundré. 2006. Use of open, edge and forest areas by pumas *Puma concolor* in winter: are pumas foraging optimally? *Wildlife Biology*, 12:201-209.



- Jacob, J. y J. S. Brown. 2000. Microhabitat use, giving up densities and temporal activity as short and long term antipredator behaviors in common voles. *Oikos*, 91:131-138.
- Janeau, J. L., A. Mauchamp, y G. Tarin. 1999. The soil surface characteristics of vegetation stripes in Northern Mexico and their influences on the system hydrodynamics. An experimental approach. *Catena*, 37:165-173.
- Jones, J. H., y N. S. Smith. 1979. Bobcat density and prey selection in central Arizona. *Journal of Wildlife Management*, 43:666–672.
- Knowles, P. R. 1985. Home range size and habitat selection of bobcats, *Lynx rufus* in North-central Montana. *The Canadian Field-Naturalist*, 99:6-12.
- Koehler, G. M. y M. G. Hornocker. 1989. Influences of seasons on bobcats in Idaho. *The Journal of Wildlife Management*, 53:197-202.
- Kotler, B. P. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology*, 65:689-701.
- Larivière, S. y L. R. Walton. 1997. *Lynx rufus*. Mammalian species. American Society of Mammalogists, 563:1-8.
- Laundré, J. W., L. Hernandez y K. B. Altendorf. 2001. Wolves, elk and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*, 79:1401-1409.
- Laundré, J. W. y L. Hernández. 2003. Winter hunting habitat of *Puma concolor* in Northwestern Utah and Southern Idaho, USA. *Wildlife Biology*, 9:123-129.
- Laundré J. W., J. M. Martínez-Calderas y L. Hernández. 2009. Foraging in the landscape of fear, the predator’s dilemma: Where should I hunt?. *The Open Ecology Journal*, 2:1-6.

- Laundré J. W., L. Hernández y W. J. Ripple. 2010. The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal*, 3:1-7.
- Lima, S. L. y L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68:619-640.
- Lima, S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey Interactions. *BioScience*, 48:25-34.
- López, P., D. Hawlena, V. Polo, L. Amo y J. Martín. 2005. Sources of individual shy-bold variations in antipredator behavior of male Iberian rock lizards. *Animal Behaviour*, 69:1-9.
- Lovallo, M. J. y E. J. Anderson. 1995. Range shift by a female bobcat (*Lynx rufus*) after removal of neighboring female. *American Midland Naturalist*, 134:409-412.
- Lovallo, M. J. y E. J. Anderson. 1996. Bobcat (*Lynx rufus*) home range size and habitat use in Northwest Wisconsin. *American Midland Naturalist*, 135:241-252.
- MacArthur, R. H. y E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100:603-609.
- MacCracken, J. G. 1989. Coyote prey choice: a reply. *Journal of Wildlife Management*, 53:666-667.
- MacCracken, J. G. y R. M. Hansen. 1987. Coyote feeding strategies in southeastern Idaho: optimal foraging by an opportunistic predator? *Journal of Wildlife Management*, 51:278-285.
- Madin, E. M. P., J. S. Madin y D. J. Booth. 2011. Landscape of fear visible from space. *Scientific Reports*, 1, 14; DOI:10.1038/srep00014

- Marín, A. I., L. Hernández y J. W. Laundré. 2003. Predation risk and food quantity in the selection of habitat by black-tailed jackrabbit (*Lepus californicus*): an optimal foraging approach. *Journal of Arid Environments*, 55:101-110.
- Matassa, C. M. y G. C. Trussell. 2011. Landscape of fear influences the relative importance of consumptive and nonconsumptive predator effects. *Ecology*, 92:2258-2266.
- Mathis, A. y R. J. F. Smith. 1993. Intraspecific and cross-superorder responses to chemical alarm signals by brook stickleback. *Ecology*, 74:2395-2404.
- Mathis, A., D. P. Chivers y R. J. F. Smith. 1996. Cultural transmission of predator recognition in fishes: intraspecific and interspecific learning. *Animal Behaviour*, 5:185-201.
- Maury, M. E. 1992. El medio Vegetal. pp. 65-69. En: Actas del Seminario Mapimi. Instituto de Ecología A. C., Institut Francais de Recherche Scientifique pour le développement en Coopération (ORSTOM), Centro de Estudios Mexicanos y Centro Americanos. 396 pp.
- Montaña, C., J. López-Portillo y A. Mauchamp. 1990. The response of two woody species to the conditions created by a shifting ecotone in an arid ecosystem. *Journal of Ecology*, 78:789-798.
- O'Donoghue, M., S. Boutin, C. J. Krebs, G. Zuleta, D. L. Murray y E. J. Hofer. 1998. Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Ecology*, 79:1193-1208.
- Peckarsky, B. L., P. A. Abrams, D. I. Bolnick, L. M. Dill, J. H. Grabowski, B. Luttbeg, J. L. Orrock, S. D. Peacor, E. L. Preisser, O. J. Schmitz, and G. C. Trussell. 2008.

- Revisiting the classics: considering nonconsumptive effects in textbook examples of predator–prey interactions. *Ecology*, 89(9):2416–2425.
- Pierce, G. J. y J. G. Ollason. 1987. Eighth reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, 49:111-117.
- Preisser, E. L., D. I. Bolnick y M. F. Benard. 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 86:501–509.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15:523-575.
- Pyke, G. H., R. Pulliam, y E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52:137-154.
- Ripple, W. J., y R. L. Beschta. 2003. Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. *Forest Ecology and Management*, 184:299-313.
- Ripple, W. J., y R. L. Beschta. 2004. Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems?. *BioScience*, 54:755-766.
- Ripple, W. J., E. J. Larsen, R. A. Renkin, y D. W. Smith. 2001. Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range. *Biological Conservation*, 102:227–234.
- Rolley, R. E. y W. D. Warde. 1985. Bobcat habitat use in southeastern Oklahoma. *The Journal of Wildlife Management*, 49:913-920.
- Ruiz de Esparza-Villareal, R. 1992. Inventario y espectro biológico de las plantas vasculares. pp. 221-233. En: *Actas del Seminario Mapimi*. Instituto de Ecología A. C., Institut Francais de Recherche Scientifique pour le développement en

- Coopération (ORSTOM), Centro de Estudios Mexicanos y Centro Americanos. 396 pp.
- Schmitz, O. J., A. P. Beckerman, y K. M. O'Brien. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: Effects of predation risk on food web interactions. *Ecology*, 78:1388-1399.
- Scrimgeour, G. J. y J. M. Culp. 1994. Foraging and evading predators: the effect of predator species on a behavioural trade-off by a lotic mayfly. *Oikos*, 69:71-79.
- Shoener, T. W. 1987. A brief history of optimal foraging ecology. pp. 5-67 En: Kamil, A. C., J. R. Krebs y H. R. Pulliam (Eds.) . *Foraging Behavior*. Plenum Press. New York. 676 pp.
- Sih, A. 1980. Optimal behavior: Can foragers balance two conflicting demands? *Science*, 210:1041-1043.
- Smith, R. J. y J. S. Brown. 1991. A practical Technique for measuring the behavior of foraging animals. *The American Biology Teacher*, 52:236-242.
- Stephens, D. W. y J. R. Krebs. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, 247 pp.
- Switalski, T. A. 2003. Coyote foraging ecology and vigilance in response to gray wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *Canadian Journal of Zoology*, 81:985-993.
- Thibault, I. y J. P. Ouellet. 2005. Hunting behaviour of eastern coyotes in relation to vegetation cover, snow conditions, and hare distribution. *Ecoscience*, 12:466-475.
- Thomson, R. L., J. T. Forsman, F. Sardà-Palomera, y M. Mönkkönen. 2006. Fear factor: prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography*, 29:507-514.

Wilson, D. E. y D. A. M. Reeder. 2005. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed), Johns Hopkins University Press, (Disponible en <http://www.press.jhu.edu>). 2142 pp.

Ydenberg, R. C., J. S. Brown y D. W. Stephens. 2007. Foraging: an overview. En: Foraging. Behavior and Ecology. (Stephens, D. W., J. S. Brown and R. C. Ydenberg (Eds.). The University of Chicago Press. pp. 1-28.

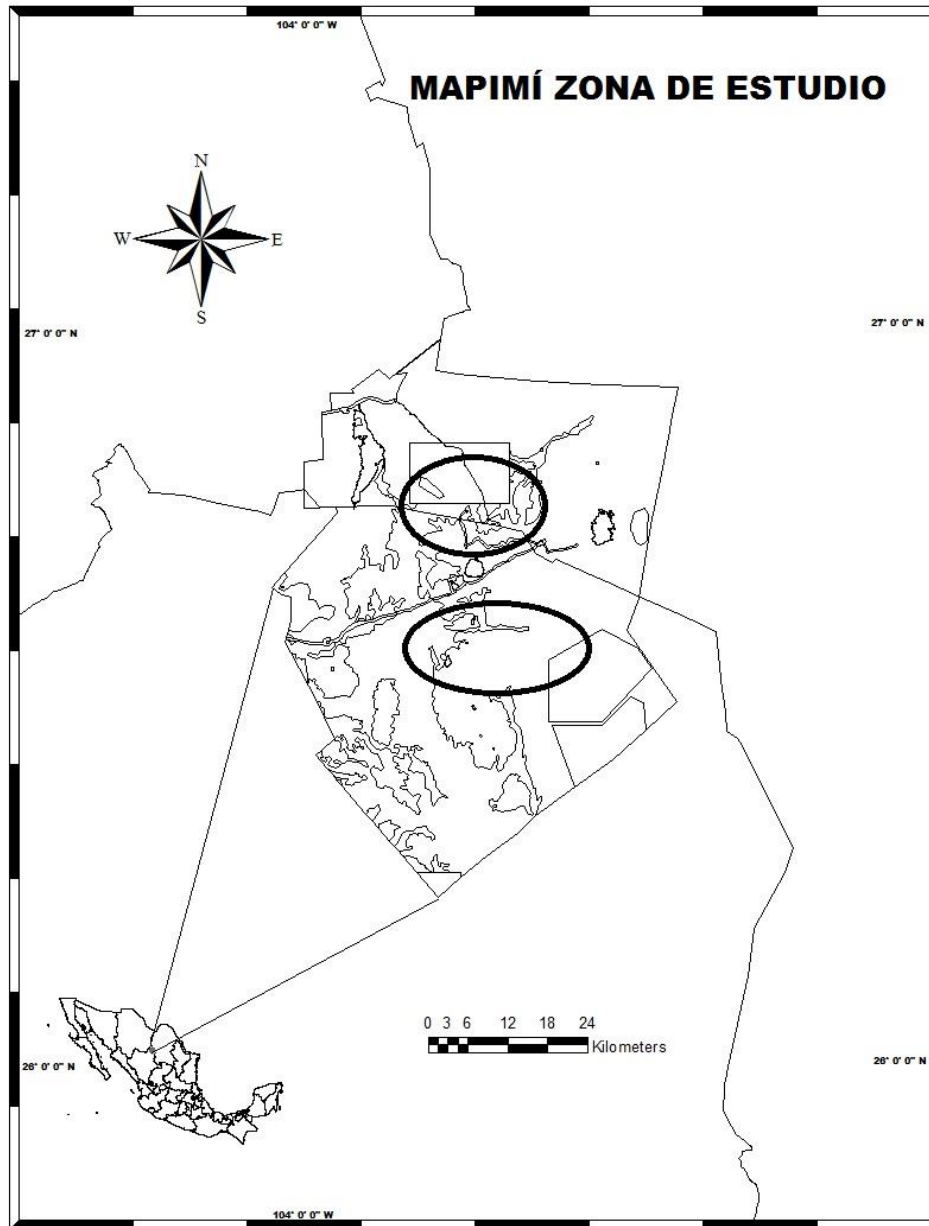


Figura 1. Zona de estudio en Mapimí, desierto Chihuahuense, en los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango. Las elipses muestran las zonas específicas donde se realizó el estudio.

El capítulo II se presenta a continuación, es el artículo que sirve de requisito para la obtención del grado de Doctor en Ciencias del autor de esta tesis, se adjunta copia de la carta de aceptación.



## SouthWestern Association of Naturalists

Publishers of *The Southwestern Naturalist*

Dr. Michael L. Kennedy  
Ecological Research Center  
Department of Biological Sciences  
The University of Memphis, South Campus  
Memphis, TN 38152  
TEL: (901)678-2597  
FAX: (901)678-4746  
E-MAIL: [swnat@memphis.edu](mailto:swnat@memphis.edu)

6 October 2013

Juan Carlos López-Vidal  
Laboratorio de Cordados Terrestres  
Departamento de Zoología  
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas  
Instituto Politécnico Nacional  
carpio y Plan de Ayala s/n  
Colonia Santo Tomás, México D. F. 11340, México

Dear Mr. López-Vidal:

Your manuscript (CLG-59), entitled "Foraging of the bobcat (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan Desert: generalist or specialist," was received from Associate Editor Dr. Celia López-González with a recommendation to accept for publication in *The Southwestern Naturalist*. Your manuscript is accepted pending final editing. Currently, your manuscript is in line for final editing for style and format of *The Southwestern Naturalist*. You will be notified when your manuscript is sent to the Editor for this final editing. The Editor will send you an electronically marked copy of your paper by e-mail. It will be important to respond to the Editor who will forward the edited version to me. Please note that your manuscript is tentatively scheduled for Volume 59(2), second issue for 2014.

Thank you for allowing *The Southwestern Naturalist* to consider your work for publication.

Sincerely,

Michael L. Kennedy  
Managing Editor

An International Periodical Promoting Conservation and Biodiversity  
Una Revista Internacional para Promover la Conservación y Biodiversidad  
Southwestern United States—México—Central America  
El Sureste de USA—México—Centroamérica





## CAPÍTULO II

### FORAGING OF THE BOBCAT (*LYNX RUFUS*) IN THE CHIHUAHUAN DESERT: GENERALIST OR SPECIALIST?

JUAN CARLOS LÓPEZ-VIDAL,\* CYNTHIA ELIZALDE-ARELLANO, LUCINA HERNÁNDEZ, JOHN W.  
LAUNDRÉ, ALBERTO GONZÁLEZ-ROMERO AND FERNANDO A. CERVANTES

*Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México,  
Distrito Federal, and Laboratorio de Cordados Terrestres, Departamento de Zoología,  
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Carpio y Plan  
de Ayala s/n, Colonia Santo Tomás, México D. F. 11340, Mexico (JCLV)*

*Laboratorio de Cordados Terrestres, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto  
Politécnico Nacional. Carpio y Plan de Ayala s/n, Casco de Santo Tomas, Mexico D. F.  
11340 México (CEA)*

*Instituto de Ecología, A.C, Xalapa, Veracruz 91070 México (LH, JW, AGR)*

*Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de  
México, México D.F. 04510, México (FAC)*

*Present address of LH: Rice Creek Field Station, Department of Biological Sciences,  
220 Shineman Center, SUNY Oswego, Oswego, NY 13126*

*Present address of JW: Department of Biological Sciences, G83B Shineman Center,  
SUNY Oswego, Oswego, NY 13126*

*\*Correspondent: [jclvidal@hotmail.com](mailto:jclvidal@hotmail.com); [jvidal@ipn.mx](mailto:jvidal@ipn.mx)*

ABSTRACT--We studied the diet and foraging behavior of bobcats (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan Desert, Mexico from 2005 to 2007. The hypothesis tested was that bobcats

will select energetically profitable prey, regardless of their relative abundance. We predicted: 1) in the scats of the bobcat, jackrabbit (*Lepus californicus*) will constitute the highest frequency of occurrence, percentage of occurrence and the greatest biomass consumed, and 2) the occurrence and consumed biomass of jackrabbit will be greater than expected, based on their availability in the environment. We estimated frequency of occurrence (FO) and percent of occurrence (PO) for prey species in the diet through analysis of scats ( $N=117$ ), and evaluated prey selection by comparing availability against consumption, based on biomass and number of prey consumed as represented in scats. Selectivity was estimated with the resource selection index  $w$  and tested for significant difference from no selection with the G test. We used the Levin's index for niche breadth to test generalist vs. specialist foraging. Bobcats consumed a wide variety of prey species but rodents (FO 67.9%) and lagomorphs (FO 62.5 %) dominated the diet. Preys were not consumed according to availability, lagomorphs combined had the highest probability of being selected based on densities (87%) and biomass (86%) despite their lower availability. Within the lagomorphs, based on their availability, rabbits (*Sylvilagus audubonii*) were selected more (70.0% probability) than jackrabbits (17.6% probability). By analyzing the availability and biomass of prey against its consumption, we determined that bobcats do not select prey for high availability, but they act as specialist foragers. Levin's index ( $B = 5.6789$ ) and standardized Levin's index ( $Ba = 0.2924$ ) point to a specialist foraging by bobcat. These results suggest that foraging theory provides the best explanation of diet selection by bobcats in our study area.

RESUMEN--De 2005 a 2007 estudiamos la dieta y hábitos de forrajeo del gato montés (*Lynx rufus*) en el desierto Chihuahuense, México. La hipótesis a probar fue que el lince

seleccionaría presas energéticamente redituables, sin importar su abundancia relativa. Predecimos que 1) en las heces del lince, la liebre (*Lepus californicus*) tendría mayor frecuencia, porcentaje de ocurrencia y biomasa consumida y 2) la ocurrencia y biomasa consumida de liebre serían mayores a lo esperado basados en su disponibilidad en el medio. Estimamos frecuencia de ocurrencia (FO) y porcentaje de ocurrencia (PO) de especies presa en la dieta mediante análisis de excretas ( $N=117$ ). Evaluamos la selección de presas comparando disponibilidad contra consumo, basados en biomasa y número de presas consumidas presentes en las excretas. Estimamos selectividad mediante el índice  $w$  de selección de recursos y con la prueba G evaluamos diferencias significativas contra la hipótesis de no selección. Aplicamos el índice de Levin para amplitud de nicho, evaluando comportamiento de alimentación generalista o selectivo. El lince consumió amplia variedad de especies presa, pero roedores (67.9 % FO) y lagomorfos (62.5 % FO) dominaron la dieta. Las presas no fueron consumidas de acuerdo con su disponibilidad, los lagomorfos tuvieron la mayor probabilidad de ser seleccionados con base en densidad (87%) y biomasa (86%). A pesar de su baja disponibilidad, los conejos fueron más seleccionados que las liebres (70 % y 17.6 % de probabilidad). Analizando disponibilidad y biomasa de las presas contra su consumo, determinamos que el lince actúa como forrajeador especialista. El índice de Levin ( $B = 5.6789$ ) y el índice estandarizado ( $B_a = 0.2924$ ) sugieren forrajeo especialista por el gato montés. Los resultados sugieren que la teoría del forrajeo proporciona la mejor explicación para la selección de la dieta por el lince en nuestra área de estudio.

INTRODUCTION. Bobcats (*Lynx rufus*) are medium sized felids widely distributed in North America, from East to West coast and from northern Canada to south-central Mexico (Larivière and Walton, 1997). Foraging habits and diet of bobcat are well known in

the northern part of their geographical distribution (McLean et al., 2005; Hansen, 2007). Most studies conducted in this region indicate that bobcats feed mainly on lagomorphs such as rabbits (*Sylvilagus* sp.) and hares (*Lepus* sp.), and to a lesser extent on rodents, e.g. wood-rats (*Neotoma* sp) and porcupines (*Erethizon dorsatum*). Deer (*Odocoileus virginianus* or *O. hemionus*) are rare prey (Labisky and Boulay, 1998; Tewes et al., 2002; McLean et al., 2005; Hansen, 2007; McKinney and Smith, 2007). Some researchers have reported bobcats as opportunistic or generalist foragers (McCord and Cardoza, 1982; Hansen, 2007). However, others have suggested that bobcats are selective foragers on lagomorphs (Delibes et al., 1986), suggesting an evolution of *Lynx* as specialist forager (Bailey, 1972).

In contrast to the extensive amount of data on the diet of bobcats in the north, their food habits in the southern part of their range are poorly known. This is especially true for Mexico, where few data exist for certain habitats, including deserts (Delibes et al., 1986; Delibes and Hiraldo, 1987; Romero, 1993; Delibes et al., 1997; Aranda et al., 2002). Specifically, in the Chihuahuan Desert of northern Mexico, lagomorphs e.g. black-tailed jackrabbits (*Lepus californicus*) and desert cottontails (*Sylvilagus audubonii*), were reported as main prey, whereas rodent species such as the packrats (*Neotoma leucodon*), ground squirrels (*Spermophilus* sp.) and deer mice (*Peromyscus* sp.), were reported as secondary prey (Delibes et al., 1986; Delibes and Hiraldo, 1987). There are indications that southern bobcats are consuming a wide range of species, as in more northern areas, but still mainly lagomorphs. Do these data support the hypothesis of opportunism or of selectivity? Unless we have data on prey abundance, we cannot conclude that the occurrence in the diet equates to selective or random use of that prey species. Unfortunately, few studies on bobcats report

data on prey abundance (Burton et al., 2003; Molinari-Jobin et al., 2007) and less do on selectivity.

With the development of foraging theory (Stephens and Krebs, 1986; Ydenberg et al., 2007), the concepts of generalist/opportunist versus specialist foragers have come under further consideration. The overall basis of foraging theory is that foragers make decisions regarding foraging efforts based on cost/benefit ratios. Foraging theory predicts that such decisions result in a predator not randomly seeking prey items, as would be predicted for a generalist/opportunist forager, but rather selecting an item that provides the best return on their foraging investment (Charnov, 1976; Pyke et al., 1977; Stephens and Krebs, 1986; Ydenberg et al., 2007). Thus, though a species may have a broad diet, it is still specializing within that range for the most profitable subset.

Foraging theory thus predicts that profitable prey items will be consumed more often than expected based on their availability. In contrast, unprofitable prey will be consumed less often than expected and will be consumed depending on the density of the more profitable prey species (Pyke et al., 1977; Ydenberg et al., 2007). Consequently, under foraging theory, generalist predators (taking prey at random based on abundance) should be rare. However, unless we have data on abundance of prey, documenting the relative occurrence of prey species in the diet does not constitute a test if a species is foraging according to foraging theory. Based on the above the main objective are:

**OBJECTIVE.** The objective of this study was to determine if the diet of bobcat can be explained by foraging theory, e.g. bobcat are selecting for the most profitable prey, and then acting as specialist forager. To do so, we first determined the diet of bobcat from two habitat types, grassland and shrubland, within our study area in the Chihuahuan Desert of

Mexico. Next, we assessed, based on frequency and percent of occurrence and on biomass, if prey items in the diet were being consumed independently of their availability.

**HYPOTHESIS.** We used the results of these analyses to test the general hypothesis that bobcats will have preferred prey species and this preference will be based on profitability rather than on abundance, if it is a specialist forager. Based on previous research of bobcat diet we predict that if the general hypothesis is correct, then: 1) jackrabbits will have the higher frequency of occurrence, percentage of occurrence, and consumed biomass in the scats of bobcat, and 2) the occurrence and consumed biomass of jackrabbit will be greater than predicted based on available abundance and biomass. The results of testing these predictions will expand our understanding not only about whether bobcat is a generalist or specialist forager but also about whether foraging theory models can help explain foraging patterns of this species.

**MATERIALS AND METHODS--*Study Area***--The Mapimi Biosphere Reserve (a protected area where hunting of bobcat is not allowed), consists of 342,388 ha (CONANP-SEMARNAT, 2006) in the Mapimi basin, Chihuahuan desert (26°11'-27°00' N, 103°23'-104°07' W) Mexico (FIG. 1). The area is mostly flat, with a surface gradient < 1.0% (Bartolino, 1998), average elevation of 1,100 m above sea level, and it is surrounded by mountains up to 1400 m of elevation. The climate is Bwhw (e), which is arid, hot, and with extreme temperature fluctuations (García, 1973). The average temperature range is from 4°C in January to 36°C in June. The average annual rainfall is 264 mm and the average annual evaporation is 2500 mm. Seventy-eight percent of the rainfall is recorded between June and September. Major surface water flows are intercepted by occasional small dams or

“presones”, created to hold water during the dry season. Patches of relative dense vegetation grow in the areas around these dams.

There are “mogotes”, isolated patches of shrubs, grass and herbaceous species such as *Pleuraphis mutica*, *Prosopis glandulosa*, *Flourensia cernua*, *Lippia graveolens* and *Aloysia gratissima*. In addition, patches of dense vegetation, dominated by *P. glandulosa*, *P. mutica*, and *Opuntia rastrera*, cover inter-dune areas within sand dunes (Ruiz de Esparza-Villarreal, 1992; CONABIO, 2000 available at <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/terrestres.html>). The specific study sites were within two plant communities, a grassland dominated by *P. mutica* (toboso grass) and a shrubland dominated by *P. glandulosa* (mesquite), *Larrea tridentata* (creosote bush) and *Opuntia rastrera* (prickly-pear cactus) (Hernández et al., 2005). The fauna includes 270 vertebrate species: 5 amphibians, 36 reptiles, 28 mammals and 200 birds (Aragón and Garza, 1999).

*Collection of data*--To assess the diet of bobcat, we collected scats opportunistically from March 2005 to November 2007, in dry and humid periods of the year, without a specific periodicity, during 200 days of field work. Scats were collected within the shrubland and grassland areas, primarily within the home ranges of bobcats monitored as part of a home-range study. The collection sites included rocky areas, sand dunes, hills, and flat terrain. Because of the mobility of bobcats and the extensive area covered by the different animals, random walking or transect lines were not feasible. We searched instead the known areas used by bobcats as determined by telemetry. These included latrine areas and packrat dens where the majority of scats were found. Packrat dens were important collection sites because they were in rocky areas used by bobcats, in those areas the

packrats pick up scats and thus, concentrated it from surrounding areas. Most scats were as complete and fresh as possible, but partial ones were also collected and analyzed.

Occasionally we collected scats during the capture of bobcats, providing fresh samples that facilitated the differentiation of scats from those other species, such as coyote (Godbois et al., 2005).

Scats were identified by dimension, appearance and smell (Aranda, 2000; Elbroch, 2003), and relationship with other signs of bobcat presence. To determine the content of bobcat fecal samples, we extracted scat contents manually and identified hair, teeth, bones, feathers, scales, arthropod exoskeletons, plant leaves, and seeds (Hernández et al., 2002; Elizalde-Arellano, 2012). To identify dietary species we compared them to voucher specimens, skeletons, skulls, and hair preparations from the Scientific Collections of the Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional in Mexico (López-Vidal and Elizalde-Arellano, 2006), parts of postcranial skeletons were identified by direct comparison with the same element from specimens of the same general region in Mapimi.

The minimum number of consumed specimens of each species was calculated by conservative counting of paired skeletal pieces, unpaired bones, or dental elements, i.e. if we found two left mandibles in a scat, two specimens were recorded. For mammals, one item occurrence in a scat normally represented a single specimen, i.e. each scat contained skeletal remains of only one jackrabbit, but occasionally there were more than one rodent specimen.

To estimate the consumed biomass, the average weight of a prey type was based on specimens from the study zone (Hernández et al., 2011*a*, 2011*b*). The average weight of the species was multiplied by the minimum number of individuals, arbitrarily assuming totally



consumed preys. Only for deer and jackrabbit, we adjusted the total consumed biomass to 1.8 kg per meal. This is based on a modified estimate of the stomach capacity of bobcats from Yoakum (1965), and Tumlison and McDaniel (1990), who calculated the stomach capacity by feeding bobcats in captivity. We acknowledge this approach will theoretically over-estimate the importance of some foods in the analysis. However, the times we encountered prey of more than one individual per scat were rare and they were small, e.g. packrat. We recognize that the biomass for deer may be an over-estimation, but we assumed it was a good approximation of the consumed biomass. A similar approach was used with puma (Monroy-Vilchis et al. 2009; Gómez-Ortíz et al. 2011).

Scat collection was carried in the same years of the estimation of abundance of prey (2005-2007). Abundance of lagomorphs and rodents was estimated in the study area twice a year, spring and fall (Hernández et al., 2011a, 2011b). The average of the two seasons was used to give estimations per year. Lagomorphs were counted at night using high-intensity spotlights along 15 km dirt roads in the shrubland and grassland habitats (Hernández et al., 2011b). Densities of lagomorphs were estimated using the Distance method (Buckland et al., 1993). Simultaneously, densities of rodents (family *Heteromyidae*, *Muridae*, *Sciuridae*) were estimated on three replicate circular 1.07 ha trapping webs per habitat (Anderson et al., 1983) using mark recapture methods (Hernández et al., 2005; Laundré et al., 2009; Hernández et al., 2011b). To test for selective consumption of prey, the densities of lagomorphs and rodents were used as indices of relative availability of these groups.

To assess occurrence of prey items in bobcat diet, we used total number of scats containing a specific item (number of occurrences) and calculated percent frequency of occurrence ( $FO = \text{number of scats containing a specific item} / \text{total number of scats} \times 100$ ),

and percentage of occurrence (PO = number of times one species occurred/total number of occurrences of species x 100) for all species (Maehr and Brady, 1986; Aranda, 2000). We used frequency of occurrence (FO) and percent of occurrence (PO) in assessing relative level of consumption of prey type. We estimated FO, PO, and consumed biomass for the total study area, and separately for shrubland and grassland areas. We used these data to test the prediction that jackrabbits would have the highest FO and PO in the diet of bobcats.

To test the second prediction of selectivity for jackrabbits, we first conducted a G test of goodness of fit, with the equation  $G = 2\sum[O \times \ln(O/E)]$  (Sokal and Rohlf, 1980; Zar, 1984) to determine if the use of prey types was proportional to its availability. The observed value (O) was the number of occurrences of each prey type recorded from the scats. Expected value (E) of number of organisms by species was calculated considering the density of each prey species. The significance level was  $P < 0.05$ . We did this analysis for the combined data and separately for grassland and shrubland. To test for specific selectivity, we used the resource selection probability function design type I from Manly et al. (2002). Design I assumes that there is no unique identification of data collected from different animals, the proportions of available units in different resource categories are known and a random sample of used resource units is taken. A resource selection index ( $w_i$ ) was calculated for each of the 6 prey types (Table 2) with the equation  $w_i = o_i/\pi_i$  where  $o_i$  is the proportion of the sample of used resource units that are in category  $i$  ( $u_i/u_+$ ), and  $\pi_i$  the proportion of available resource units that are in category  $i$ . The value  $u_i$  is the number of resource units in category  $i$  in the sample of used units,  $u_+$  is the total number of used resource units sampled, and  $se$  is the standard error of the proportion of the sample of used

resource units ( $o_i$ ), calculated as  $se(o_i) = \sqrt{\{o_i(1 - o_i) / u_i\}}$  (Manly et al., 2002). The selection index ( $w_i$ ) was standardized with the formula  $B_i = w_i / \sum w_i$  (Manly et al., 2002).

To test if the resource function indices differed from the expected under no selection, we used the chi-squared statistic  $(w_i - 1)^2 / se(w_i)^2$  with one degree of freedom (Manly et al. 2002). As recommended by Manly et al. (2002), we used a Bonferroni adjustment for multiple comparisons, in this case of the 6 prey types. With 6 comparisons, the significance level was  $P < 0.008$  for a chi-square value of 7.03. Symbols used are as follows:  $w_i$  – resource selection probability function, and  $B_i$  – Manly’s standardized selection ratio.

To test if bobcats were acting as a generalist or specialist foragers in the study area we applied the Levin’s index for niche breadth  $B$  (Krebs, 1999) using equation  $B = 1 / \sum p_j^2$ , where  $p_j$  is the proportion of individuals found in or using resource state  $j$ . Because  $B$  has a scale range from 1 to  $n$ , for clarity on interpretation, we also used the standardization proposed by Hurlbert (1978), using the equation  $B_a = B - 1 / n - 1$ , with  $n$  being the number of possible resource states and  $B_a$  ranging from 0 to 1. For both Levin’s index and standardized Levin’s index, a lower value of  $B$  or  $B_a$  shows a higher degree of niche specialization.

**RESULTS--Relative importance of prey type in diet--**Over the three years, we collected 117 scats (91 in grassland and 26 in shrubland), which contained 17 different types of animals and plants (TABLE 1). Based on frequency and percent of occurrence, lagomorphs and rodents were the most important mammals in the diet overall and within the two habitats. All other types of prey, such as deer, reptiles, birds, and plant material, were only incidental and were excluded from further comparisons. We grouped the

lagomorphs and rodents into the following 6 categories, jackrabbit (*Lepus californicus*), rabbit (*Sylvilagus audubonii*), pocket mice (*Chaetodipus nelsoni* + *C. penicilatus*), kangaroo rat (*Dipodomys merriami* + *D. nelsoni*), packrat (*Neotoma leucodon*), and cotton rat (*Sigmodon hispidus*). The identification and specific discrimination of *Lepus-Sylvilagus* was based on differences of the occlusal figure of molars, on the larger teeth and general body size of *Lepus*. *Chaetodipus* was identified by having bunodont, bicolumnar molars and it was the smallest mammal in the sample. *Dipodomys* have enamel islands on bicolumnar molars and is larger than *Chaetodipus*. *Neotoma* have a flat occlusal structure on bicolumnar molars, and *Sigmodon* have an S shaped occlusal figure of the molars.

Within the groups of pocket mice and of kangaroo rats, the two species in each group were combined because of the difficulty in identifying fragmented remains to the species level. Among these 6 categories, jackrabbits were the most consumed lagomorphs, whereas packrats were the most consumed rodents (TABLE 1). In the grassland habitat, jackrabbits had the highest percentage and frequency of occurrence with packrats being second (TABLE 2). In contrast, in the shrubland, the most consumed species were packrats with jackrabbits occurring substantially less often in the bobcat diet (TABLE 2).

In the combined areas, jackrabbits had the highest biomass consumed with 86.4 kg, followed by rabbits and with packrats being 4<sup>th</sup> in importance (TABLE 1). For grassland and shrubland habitats, jackrabbits dominated as well, with packrats being third (TABLE 2).

*Prey Availability and Consumption*--During the study years, the densities (availability) of the groups ranged from over 1,000 individuals per km<sup>2</sup> for most rodent species, to less than 50/km<sup>2</sup> for rabbits (TABLE 3). This pattern held for both grassland and shrubland habitats (TABLE 3). When put on a biomass basis, jackrabbits were the highest

with  $372.8 \pm 65.6 \text{ kg/km}^2$  and cotton rats the lowest with  $5.1 \pm 3.4 \text{ kg/km}^2$ . The general trend of biomass available by prey type, when we consider grassland and shrubland apart, is similar with lagomorphs as the most biomass available prey (TABLE 3, FIG. 3).

When we tested for use of prey types against what was expected based on availability, all comparisons for density and biomass, for combined data, and grassland and shrubland separately, were significant (TABLE 4). Thus, prey types were not being used in proportion to their availability.

The analyses of the resource selection function for all data combined for densities and biomass showed that jackrabbits and rabbits had higher probabilities of being selected than all the rodent categories (TABLE 4). When we tested if the probability of being selected was greater or less than expected by chance, we found that based on abundance and biomass, jackrabbits and rabbits were being selected for (TABLE 4). Of the two lagomorph species, rabbits had the higher probability ( $B_i$ ) of being selected for in the combined and site specific data (TABLE 4). In contrast, the rodent species were either not being selected or were being avoided (TABLE 4). Specifically, packrats, the most used rodent species was not selected based on density and was avoided based on biomass. Similar patterns were found for grassland and shrubland separately.

The result of the analysis of Levin's index for niche breadth was  $B = 5.6789$  and the standardized Levin's index for niche breadth was  $B_a = 0.2924$ . These are very low values, which indicate a specialized niche breadth.

DISCUSSION--If bobcats were consuming prey according to availability, the order of consumption based on density would be kangaroo rat > packrat > pocket mice > jackrabbit

> cotton rat > rabbit. However, from the analysis of frequency and percent of occurrence, jackrabbits and packrats were the main prey in the whole area, which concurs with earlier data (Delibes et al., 1986; Delibes and Hiraldo, 1987). When we analyzed FO and PO in the shrubland and grassland habitats separately, the results are different. Jackrabbits were more consumed in the grassland, while packrats were more important in the shrubland (FIG. 2). Thus, based on frequency and percent of occurrence, we might conclude that diet of bobcats shifted from jackrabbits to packrats in going from the grassland to the shrubland habitats. However, unless we incorporate the availability of the prey both in numbers and biomass, we cannot draw these conclusions.

When we incorporated prey availability, the results supported the idea that bobcats were not consuming prey uniformly. However, the results of the selectivity analysis provide a different picture than seen just by frequency and percent of occurrence. Jackrabbits and rabbits were highly selected overall and for both habitats separately. Packrats were not selected for in the overall analysis nor in the grassland or the shrubland. In fact, based on biomass availability, they were avoided. The other species of rodents, which made up smaller proportions of the bobcat diet, were also either avoided or not selected for. The data indicate that bobcats were not seeking out these species but either took them when the opportunities presented themselves, or did not even bother to take them when the opportunity may have afforded itself, which is different from an opportunistic feeding behavior. This selection for lagomorphs and not for rodents is found even in shrubland areas where rodent densities and biomass exceed those of lagomorphs (TABLE 3).

Thus, our data support the prediction that bobcats are actively seeking out larger and presumably more profitable prey. Of interest is that though bobcats selected jackrabbits and

rabbits, our data indicate that, contrary to predicted, rabbits had a higher probability of being selected based on their availability. The greater probability of selection of rabbits is possibly explained by the hunting strategy of bobcat (Elizalde-Arellano, 2012). As opposed to coyote (*Canis latrans*), which are primarily cursorial (Christiansen, 2002), bobcats, like other non-cursorial felids, tend to hunt in areas with closed vegetation and edge areas (Laundré et al., 2002; Hopcraft et al., 2005; Holmes and Laundré, 2006; Hansen, 2007; Laundré et al., 2009). Extensive telemetry GPS data we have collected on bobcat movements supports this contention (López-Vidal and Elizalde-Arellano, unpublished data). As these areas are used almost exclusively by rabbits, their selection by bobcats is understandable. Jackrabbits also use closed vegetation areas primarily for resting sites (Marzluff et al., 1997) but spend more time feeding in open areas. Thus, jackrabbits would also be selected for but not as likely as rabbits (Elizalde-Arellano, 2012).

Overall, our results show selection for rabbits and jackrabbits, but not for rodents. We propose that this selection is because of a higher benefit to bobcats through the consumption of lagomorphs. If we assume an equal amount of effort and equal risk of injury for bobcats to capture lagomorphs and packrats, the amount of biomass represented by the capture of one jackrabbit or rabbit is 10 times higher than that obtained from the capture of one packrat. Thus, the capture of one lagomorph would represent a greater return on a bobcat's hunting investment.

In conclusion, our study demonstrates that bobcats are acting as predicted by foraging theory, where possible diet items are ranked, based on profitability, not on availability. Thus, they are not generalist foragers in the commonly accepted sense but do specialize on the prey species that provide the best return on their foraging investment. In

fact, one could argue that for a predator to be a generalist forager, it would have to move around randomly without search image, taking what it encounters. Given the behavioral sophistication of most mammalian predators such as bobcats (Sunquist and Sunquist, 2002; Hansen, 2007) this would appear highly unlikely. Additionally, the small values of  $B$  and  $B_a$  of the Levin's index and the standardized Levin's index for niche breadth, indicate a specialized alimentary behavior, which further supports that the bobcat is a specialist forager in the Chihuahuan desert.

Though our study has shown that bobcats are being selective and specialist, this study is one of the few that have been done on diet related to foraging theory. Working with puma, Gomez-Ortiz et al. (2011) and Gomez-Ortiz and Monroy-Vilchis (2013) obtained similar results about foraging decisions of felids in mountain forests of central Mexico. It is obvious that further work needs to be done to determine if bobcats in other, less hostile, environments also forage selectively. Also, this is a short-term study and although prey bases change, they often change in parallel, e.g. when lagomorphs go up or down so do rodents. As the relative abundance changes, further testing of foraging strategies by bobcats could be made. As one future next step to test the results of this study, we are working with habitat use (using GPS telemetry) which can be related to prey abundance. These and other studies, especially over longer years to study possible temporal changes in selectivity could greatly increase our understanding of the foraging strategies of bobcats.

We thank to the Universidad Nacional Autónoma de Mexico, for the formation received and the financial support given for research stays in the United States of America as part of the Doctorate studies of J. C. López-Vidal. We thank Consejo Nacional de Ciencia y



Tecnología, México for supporting doctoral Studies of J. C. López-Vidal (grant number 167853) and C. Elizalde-Arellano (167852). Fondos Mixtos, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología del Estado de Durango, México supported research projects that made this work possible (DGO-2006-C01-43831 and 2002-CO1-41930, L. Hernandez, PI). We want to acknowledge COTEPABE, Instituto Politecnico Nacional for a grant for postgraduate studies to J. C. López- Vidal. The Earthwatch Institute supported the coyote and puma projects of J. W. Laundré.

#### LITERATURE CITED

- ANDERSON, D. R., K. P. BURNHAM, G. C. WHITE, AND D. L. OTIS. 1983. Density estimation of small mammal populations using a trapping web and distance sampling methods. *Ecology* 64:674-680.
- ARAGÓN, E. AND E. GARZA. 1999. Actualización de los mamíferos silvestres de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. *Acta Científica Potosina* 14:7-25.
- ARANDA, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. (CONABIO Ed.) Instituto de Ecología A. C. Mexico.
- ARANDA, M., O. ROSAS, J. DE J. RÍOS, AND N. GARCÍA. 2002. Análisis comparativo de la alimentación del gato montés (*Lynx rufus*) en dos diferentes ambientes de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 87:99-109.
- BAILEY, T. N. 1972. Ecology of bobcats with special reference to social organization. Ph. D. dissertation. University of Idaho, Moscow. USA.
- BARTOLINO, J. R. 1988. Cenozoic geology of the eastern half on the La Flor quadrangle, Durango and Chihuahua, Mexico. Pages 77-97 in *Estudio integrado de los recursos*

- vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano (C. Montaña editor). Instituto de Ecología, A. C. México.
- BUCKLAND, S. T., D. R. ANDERSON, K. P. BURNHAM, AND J. L. LAAKE. 1993. Distance sampling. Estimating abundance and biological populations. Online Book. Chapman and Hall, London.
- BURTON, A. M., P. S. NAVARRO, AND T. C. CHAVEZ. 2003. Bobcat ranging behavior in relation to small mammal abundance on Colima Volcano, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* 74:67-82.
- CHARNOV, E. L. 1976. Optimal Foraging: The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9:129-136.
- CHRISTIANSEN, P. 2002. Locomotion in terrestrial mammals: the influence of body mass, limb length and bone proportions on speed. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136:685-714.
- CONABIO. 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. (Arriaga, L., Espinoza, J.M, Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. and Loa, E., coordinators). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- CONANP-SEMARNAT. 2006. Programa de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biosfera Mapimí, México. 1<sup>a</sup>. Ed. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Semarnat, Mexico.
- DELIBES, M., L. HERNÁNDEZ, AND F. HIRALDO. 1986. Datos preliminares sobre la ecología del coyote y gato montés en el sur del Desierto Chihuahuense, México. *Historia Natural* 6:77-82.

- DELIBES, M. AND F. HIRALDO. 1987. Food habits of the bobcat in two habitats of the southern Chihuahuan desert. *The SouthWestern Naturalist* 32:457-461.
- DELIBES, M., M. C. BLÁZQUEZ, R. RODRÍGUEZ-ESTRELLA, AND S. C. ZAPATA. 1997. Seasonal food habits of bobcats (*Lynx rufus*) in subtropical Baja California Sur, México. *Canadian Journal of Zoology* 74:478-483.
- ELBROCH, M. 2003. Mammal tracks and sign: a guide to North American species. Stackpole Books. 1<sup>st</sup>. Edition.
- ELIZALDE-ARELLANO, C. 2012. Demanda energética y mecanismos de coexistencia de lince (*Lynx rufus*) y coyotes (*Canis latrans*) en la Reserva de la Biosfera de Mapimi. Disertación de Ph.D. Universidad Autónoma Metropolitana.
- GARCÍA, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Publicaciones UNAM, México, D.F.
- GODBOIS, I. A., L. M. CONNER, B. D. LEOPOLD, AND R. J. WARREN. 2005. Effect of diet on mass loss of bobcat scat after exposure to field conditions. *Wildlife Society Bulletin* 33:149-153.
- GOMEZ-ORTIZ, Y., O. MONROY-VILCHIS, V. FAJARDO, G. D. MENDOZA AND V. URIOS. 2011. Is food quality important for carnivores? The case of *Puma concolor*. *Animal Biology*. 61:277–288.
- GOMEZ-ORTIZ, Y. AND O. MONROY-VILCHIS. 2013. Feeding ecology of puma *Puma concolor* in Mexican montane forests with comments about jaguar *Panthera onca*. *Wildlife Biology*. 19:179-187.
- HANSEN, K. 2007. Bobcat. Master of survival. Oxford University Press, USA.

- HERNÁNDEZ, L., R. PARMENTER, J. W. DEWITT, D. C. LIGHFOOT, AND J. W. LAUNDRÉ. 2002. Coyote diets in the Chihuahuan desert, more evidence for optimal foraging. *Journal of Arid Environments* 51:613-624.
- HERNÁNDEZ, L., A. GONZALEZ-ROMERO, J. W. LAUNDRÉ, D. LIGHTFOOT, E. ARAGÓN, AND J. LÓPEZ-PORTILLO. 2005. Changes in rodent community structure in the Chihuahuan desert México: comparisons between two habitats. *Journal of Arid Environments* 60:239-257.
- HERNÁNDEZ, L., J. W. LAUNDRÉ, A. GONZÁLEZ-ROMERO, AND J. LÓPEZ-PORTILLO. 2011*a*. A tale of two metrics: density and biomass in a desert rodent community, do they tell the same story? *Journal of Mammalogy* 92:840-851.
- HERNÁNDEZ, L., J. W. LAUNDRÉ, K. M. GRAJALES, G. L. PORTALES, J. LÓPEZ-PORTILLO, A. GONZÁLEZ-ROMERO, A. GARCÍA, AND J. M. MARTÍNEZ. 2011*b*: Plant productivity, predation, and the abundance of black-tailed jackrabbits in the Chihuahuan desert of Mexico. *Journal of Arid Environments* 75:1043-1049.
- HOLMES, B. R. AND J. W. LAUNDRÉ. 2006. Use of open, edge and forest areas by pumas *Puma concolor* in winter: are pumas foraging optimally? *Wildlife Biology* 12: 201-209.
- HOPCRAFT, J. G. C., A. R. E. SINCLAIR, AND C. PACKER. 2005. Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology* 74:559-566.
- HULBERT, S. H. 1978. The measurement of the niche overlap and some relatives. *Ecology* 59:67-77.
- KREBS, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2<sup>nd</sup>. Edition. Addison-Wesley Educational Publishers Inc. 620 pp.

- LABISKY, R. F. AND M. C. BOULAY. 1998. Behaviors of bobcats preying on white-tailed deer in the Everglades. *American Midland Naturalist* 139:275-281.
- LARIVIÈRE, S. AND L. R. WALTON. 1997. *Lynx rufus*. *Mammalian Species* 563:1-8.
- LAUNDRÉ, J. W., L. HERNÁNDEZ, A. I. DEL RAZO, AND G. FOWLES. 2002. The Landscape of Fear and its implications to sheep reintroductions. Pages 103-108 in *Proceeding of the thirteenth Biennial Symposium Northern Wild Sheep and goat Council, USA*.
- LAUNDRÉ, J. W., J. MARTÍNEZ, AND L. HERNÁNDEZ. 2009. Foraging in the Landscape of Fear, the predator's dilemma: Where should I hunt? *The Open Ecology Journal* 2:1-6.
- LÓPEZ-VIDAL, J. C. AND C. ELIZALDE-ARELLANO. 2006. Colección mastozoológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. Pages 291-300 in *Colecciones Mastozoológicas de México* (C. Lorenzo, E. Espinosa, M. A. Briones-Salas and F. Cervantes, editors). Instituto de Biología UNAM y Asociación Mexicana de Mastozoología A. C. México.
- MAEHR, D. S. AND J. R. BRADY. 1986. Food habits of bobcats in Florida. *Journal of Mammalogy* 67:133-138.
- MANLY, B. J. F., L. L. McDONALD, D. L. THOMAS, T. L. McDONALD, AND W. P. ERICKSON. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis of field studies*. 2<sup>nd</sup> Edition, Kluwer Academic Publishers, London.
- MARZLUFF, J. M., S. T. KNICK, M. S. VEKASY, L. S. SCHUECK, AND T. J. ZARRIELLO. 1997. Spatial use and habitat selection of golden eagles in southwestern Idaho. *The Auk* 114:673-687.
- MCCORD, C. M. AND J. E. CARDOZA. 1982. Bobcat and Lynx. *Felis rufus* and *F. lynx*. Pages 728-766 in *Wild Mammals of North America. Biology, Management, and*

Economics. (A. Chapman, and G. A. Feldhamer, editors). The Johns Hopkins University Press.

MCKINNEY, T. AND T. W. SMITH. 2007. Diets of sympatric bobcats and coyotes during years of varying rainfall in central Arizona. *Western North American Naturalist* 67:8-15.

MCLEAN, M., T. S. MCCAY, AND M. S. LOVALLO. 2005. Influence of age, sex, and time of year on diet of the bobcat (*Lynx rufus*) in Pennsylvania. *The American Midland Naturalist* 153:450-453.

MOLINARI-JOBIN, A., F. ZIMMERMANN, A. RYSER, P. MOLINARI, H. HALLER, C. BREITENMOSER-WURSTEN, AND S. CAPT. 2007. Variation in diet, prey selectivity and home-range size of Eurasian lynx *Lynx lynx* in Switzerland. *Wildlife Biology* 13:393-405.

MONROY-VILCHIS, O., Y. GOMEZ, M. JANKZUR, AND V. URIOS. 2009. Food niche of *Puma concolor* in central Mexico. *Wildlife Biology*. 15:97-115.

PYKE, G. H., R. PULLIAM, AND E. L. CHARNOV. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52:137-154.

ROMERO, F. 1993. Análisis de la alimentación del lince (*Lynx rufus escuinapae*) en el centro de México. Pages 217-230 in *Avances en el estudio de Los mamíferos de México*. (R. A. Medellín and G. Ceballos editors). *Publicaciones Especiales Vol. 1* Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México.

RUIZ DE ESPARZA-VILLAREAL, R. 1992. Inventario y espectro biológico de las plantas vasculares. Pages 221-233 in *Actas del seminario Mapimi*. Instituto de Ecología A. C., Institut Francais de Recherche Scientifique pour le Développement en

Coopération (ORSTOM), Centro de estudios Mexicanos y Centro Americanos,  
México.

SOKAL, R. R. AND F. J. ROHLF. 1980. Introducción a la Bioestadística. Editorial Reverté, S.  
A. Barcelona, España.

STEPHENS, D. W. AND J. R. KREBS. 1986. Foraging Theory. Princeton University Press.

SUNQUIST, M. AND F. SUNQUIST. 2002. Wild cats of the World. The University of Chicago  
Press.

TEWES, M. E., J. M. MOCK, AND J. H. YOUNG. 2002. Bobcat predation on quail, birds, and  
mesomammals. Pages 65-70 in Quail V: Proceedings of the Fifth National Quail  
Symposium. (S. J. DeMaso, W. P. Kuvlesky Jr., F. Hernández, and M. E. Berger,  
editors). Texas Parks and Wildlife Department, Austin Texas. USA.

TUMLISON, R. AND V. R. MCDANIEL. 1990. Analysis of the fall and winter diet of bobcat in  
eastern Arkansas. Proceedings Arkansas Academy of Science 44:114-117.

YDENBERG, R. C., J. S. BROWN AND D. W. STEPHENS. 2007. Foraging: An overview. Pages  
1-28 in Foraging, behavior and ecology. (D. W. Stephens, J. S. Brown, and R. C.  
Ydenberg, editors), The University of Chicago Press, USA.

YOAKUM, J. 1965. Observations of feeding habits of captive bobcats. The Murrelet 46:37-  
39.

ZAR, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, New Jersey, USA.

TABLE 1--Bobcat diet, total study area (grassland and shrubland data combined),  $N=117$ . Occurrence of diet items is expressed as frequency of occurrence (FO) and percent occurrence (PO). Estimation of consumed biomass of prey in the diet of bobcats is based on average individual weight (kg) times the number of scats containing the particular diet item.  $n$  = number of scats containing the prey type. The bracket ( ) next to the  $n$  of packrats is the number of packrat individuals found. The average weight of deer and jackrabbit consumed \* by bobcats is based on the maximum stomach capacity of the bobcat. The names of diet items are the same as the six prey type groups in results section, plus Deer = *Odocoileus hemionus*, Squirrel = *Spermophilus spilosoma*, and Shrew = *Notiosorex crawfordi*. The items in section "Other" were not fully identified.

Diet items	$n$	FO	PO	Av. weight (kg)	Biomass (kg)
Lagomorphs		62.5	40.5		
Jackrabbit	48	41.1	26.6	1.8*	86.40
Rabbit	20	17.9	11.6	0.841	16.82
Unidentified Lagomorph	4	3.6	2.3	---	---
Artiodactyls					
Deer	5	4.5	2.9	1.8*	9.00
Rodents		67.9	45.1		
Squirrel	2	1.8	1.2	0.141	0.283
Kangaroo rat	9	8.0	5.2	0.060	0.544
Packrat	46 (51)	45.5	29.5	0.164	8.40
Cotton rat	7.0	6.3	4.0	0.077	0.540
Pocket mice	8	7.1	4.6	0.014	0.113
Unidentified Rodent	1	0.9	0.6	---	---
Soricomorphs					
Shrews	1	0.9	0.6	0.005	0.005
Other					
Bird	7	6.3	4.0	---	---
Reptile	2	1.8	1.2	---	---
Insect	3	2.7	1.7	---	---
Mezquite	1	0.9	0.6	---	---
Prickly pear	3	2.7	1.7	---	---
Unidentified Grass	4	3.6	2.3	---	---



TABLE 2--Bobcat diet for grassland ( $N = 91$ ) and shrubland ( $N = 26$ ). Data are only for the 6 groups of mammals that were used in the selection calculations. Occurrence of diet items expressed as frequency of occurrence (FO), percent occurrence (PO). Estimation of consumed biomass of prey in the diet of bobcats is based on average individual weight (kg) times the number of scats containing the particular food item.  $n$  = number of scats containing the prey type. The average weight of jackrabbits \* consumed by bobcats is based on the maximum stomach capacity of the bobcat. The names of prey types are the same as in the table 1.

GRASSLAND					
Prey type	$n$	FO	PO	Av. Weight (kg)	Biomass (kg)
Lagomorphs					
Jackrabbit	40	44.0	31.5	1.8*	72.0
Rabbit	13	14.3	10.2	0.84	10.9
Rodents					
Packrat	33	37.4	26.8	0.16	5.58
Kangaroo rat	6	6.6	4.7	0.06	0.36
Pocket mice	8	8.8	6.3	0.01	0.11
Cotton rat	6	6.6	4.7	0.08	0.11
SHRUBLAND					
Prey type	$n$	FO	PO	Av. Weight (kg)	Biomass (kg)
Lagomorphs					
Jackrabbit	8	30.8	17.8	1.8*	14.4
Rabbit	7	26.9	15.6	0.84	5.9
Rodents					
Packrat	15	73.1	42.2	0.16	2.79
Kangaroo rat	4	15.4	8.9	0.06	0.24
Pocket mice	2	7.7	3.6	0.01	0.03
Cotton rat	0	---	---	---	---

TABLE 3--Estimated density (ind/km<sup>2</sup>) of prey mammals and biomass (kg/km<sup>2</sup>) available in the combined habitats, and in Grassland and Shrubland apart. The names of the species are the same as in the table 1.

Species	Density individuals/km	Biomass kg/km <sup>2</sup>
<b>COMBINED</b>		
Lagomorphs		
Jackrabbit	207.1 ± 6.4	372.8 ± 65.6
Rabbit	21.7 ± 3.1	19.5 ± 2.9
Rodents		
Pocket mice	848.8 ± 29.3	12.1 ± 3.5
Kangaroo rat	1209.1 ± 23.4	73.0 ± 5.7
Packrat	1166.4 ± 16.2	191.1 ± 6.6
Cotton rat	65.3 ± 12.1	5.1 ± 3.4
<b>GRASSLAND</b>		
Lagomorphs		
Jackrabbit	205.7 ± 64.7	370.2 ± 116.5
Rabbit	18.0 ± 10.7	15.2 ± 9.0
Rodents		
Pocket mice	231.0 ± 181.3	3.2 ± 2.5
Kangaroo rat	895.7 ± 539.2	53.7 ± 32.4
Packrat	997.7 ± 193.7	163.6 ± 31.8
Cotton rat	109.1 ± 213.8	8.4 ± 16.5
<b>SHRUBLAND</b>		
Lagomorphs		
Jackrabbit	209.4 ± 25.9	376.8 ± 46.7
Rabbit	27.1 ± 12.7	22.8 ± 10.7
Rodents		
Pocket mice	1775.6 ± 292.4	24.9 ± 4.1
Kangaroo rat	1679.4 ± 47.2	100.8 ± 2.8
Packrat	1419.5 ± 66.0	232.8 ± 10.8
Cotton rat	0.0 ± ---	0.0 ± ---

TABLE 4--Results of resource selection function analyses. Data are for combined habitats and for habitats separately. The  $\chi^2$  values in the headers are the results of G-test comparisons of observed occurrence and expected values for density and biomass. Observed occurrences are based on relative density or biomass for each species. For the selectivity data, see text for the definitions of  $w_i$  and  $B_i$ . Chi square values ( $\chi^2$ ) of  $w_i$  are derived from the formula  $(w_i-1)^2/(\text{standard error } w_i)^2$  from Manly et al. 2002. The +, o, and - next to the  $\chi^2$  values indicate whether the prey species was selected for, not selected, or avoided, respectively. The names of prey types are the same as in the table 1.

COMBINED HABITATS: $\chi^2_{\text{density}} = 258.7, P < 0.001$ $\chi^2_{\text{biomass}} = 84.18, P < 0.001$						
Prey type	Density			Biomass		
	$w_i$	$B_i$	$\chi^2$	$w_i$	$B_i$	$\chi^2$
Lagomorphs						
Jackrabbit	5.91	0.18	207.9 +	1.38	0.18	20.6 +
Rabbit	23.5	0.70	433.5 +	5.14	0.68	57.8 +
Rodents						
Packrat	1.00	0.03	0.002 o	0.26	0.03	24.3 -
Kangaroo rat	0.19	0.006	47.43 -	0.04	0.006	12.51 -
Pocket mice	0.24	0.007	25.3 -	0.06	0.007	1.84 o
Cotton rat	2.73	0.08	7.84 -	0.63	0.08	0.11 o
GRASSLAND: $\chi^2_{\text{density}} = 153.5, P < 0.001$ $\chi^2_{\text{biomass}} = 56.9, P < 0.001$						
Lagomorphs						
Jackrabbit	4.51	0.13	119.2 +	1.33	0.18	20.9 +
Rabbit	16.7	0.50	193.8 +	4.93	0.66	34.9 +
Rodents						
Packrat	0.77	0.02	3.94 o	0.23	0.03	18.9 -
Kangaroo rat	0.16	0.005	43.39 -	0.04	0.006	7.79 -
Pocket mice	0.80	0.02	0.43 o	0.23	0.03	0.27 o
Cotton rat	1.27	0.04	0.37 o	0.38	0.05	0.48 o
SHRUBLAND: $\chi^2_{\text{density}} = 73.6, P < 0.001$ $\chi^2_{\text{biomass}} = 24.6, P < 0.001$						
Lagomorphs						
Jackrabbit	5.42	0.12	30.10 +	1.24	0.12	1.30 o
Rabbit	36.7	0.83	244.2 +	8.34	0.83	39.5 +
Rodents						
Packrat	1.50	0.03	3.46 o	0.39	0.04	3.89 o
Kangaroo rat	0.34	0.008	7.72 -	0.08	0.007	3.05 o
Pocket mice	0.16	0.004	13.5 -	0.03	0.003	0.74 o
Cotton rat	---	---	---	---	---	---

## FIGURE LEGENDS

FIG. 1--*Study area*--Mapimi Biosphere Reserve, Chihuahuan Desert, Mexico. Ellipses show zones of bobcat captures and scat collection within the grassland and shrubland habitats.

FIG. 2--Comparison of prey density vs. corresponding frequency of occurrence (FO) of scats, in Shrubland and Grassland. Species names as in Table 1.

FIG. 3--Consumed vs. available biomass percentage by prey type for grassland and shrubland. O = observed consume of biomass (results from scats) and E = expected consume of biomass (from densities of species in the study zone). Species names as in Table 1.

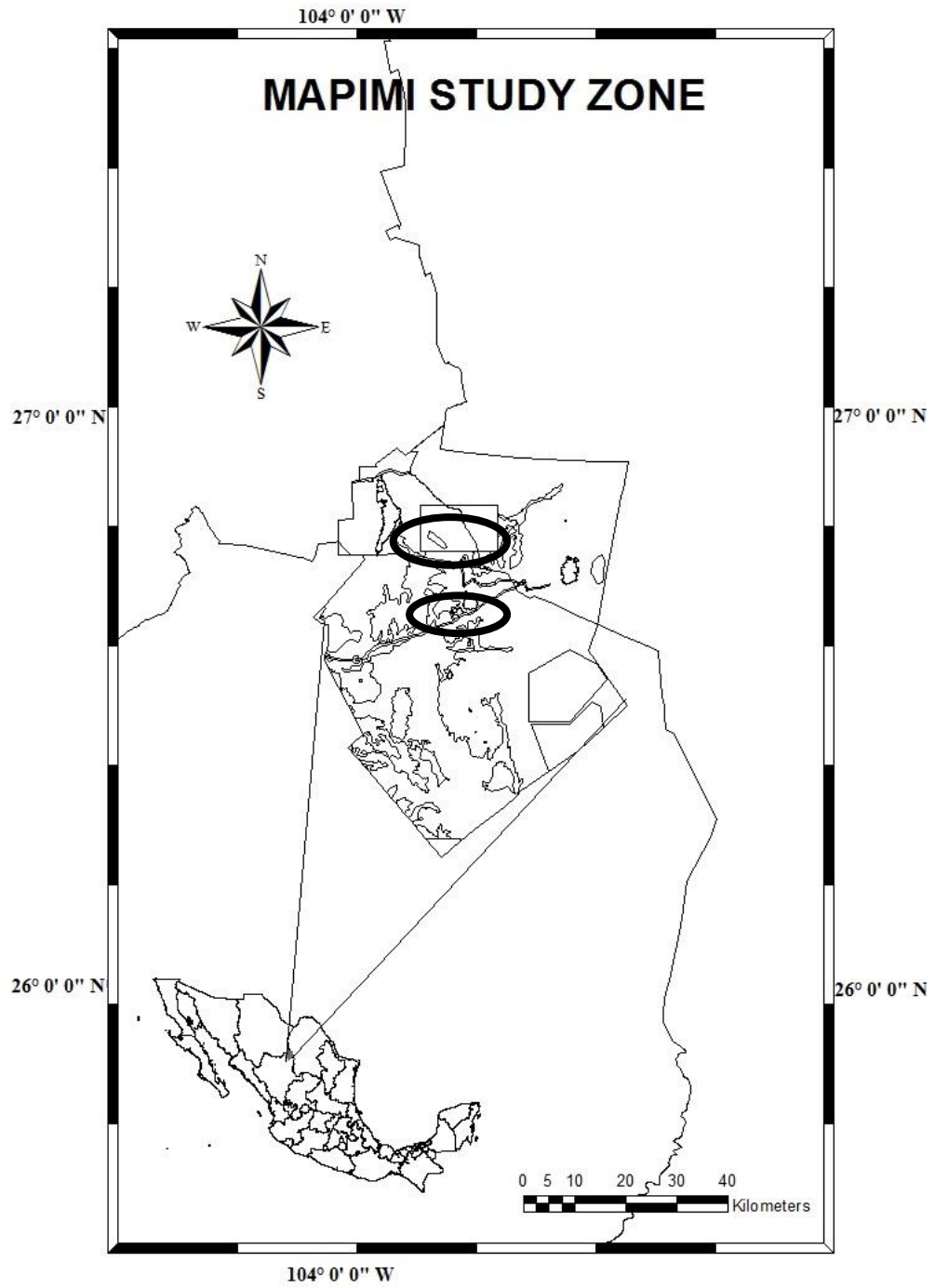


FIG. 1

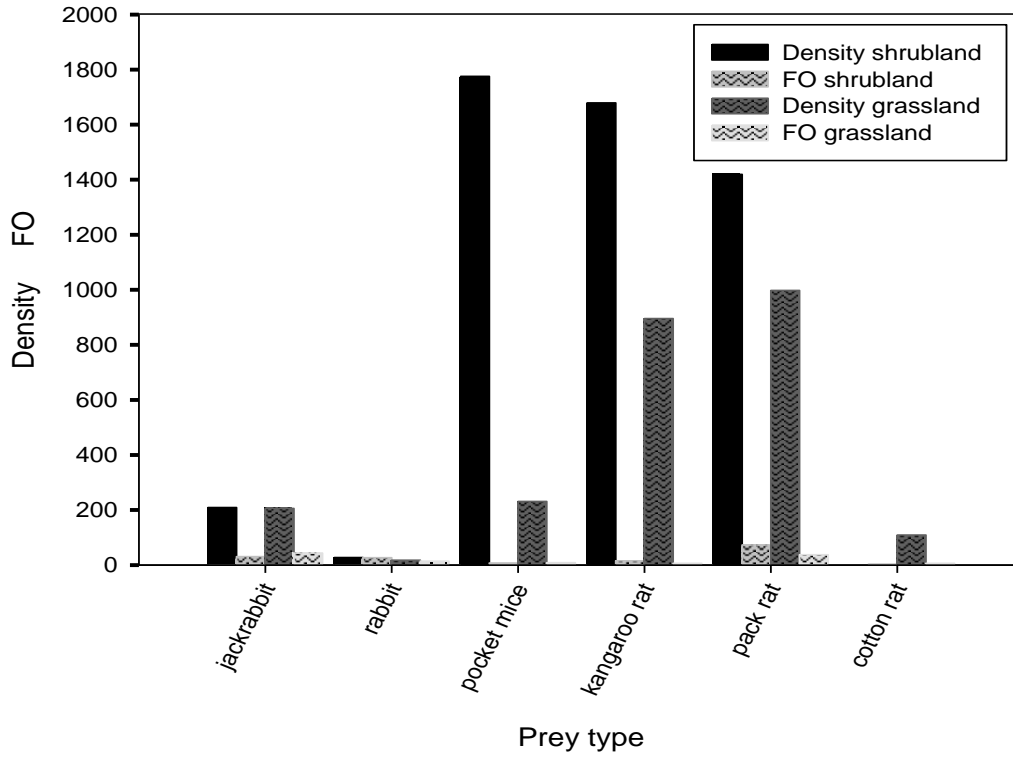


FIG. 2

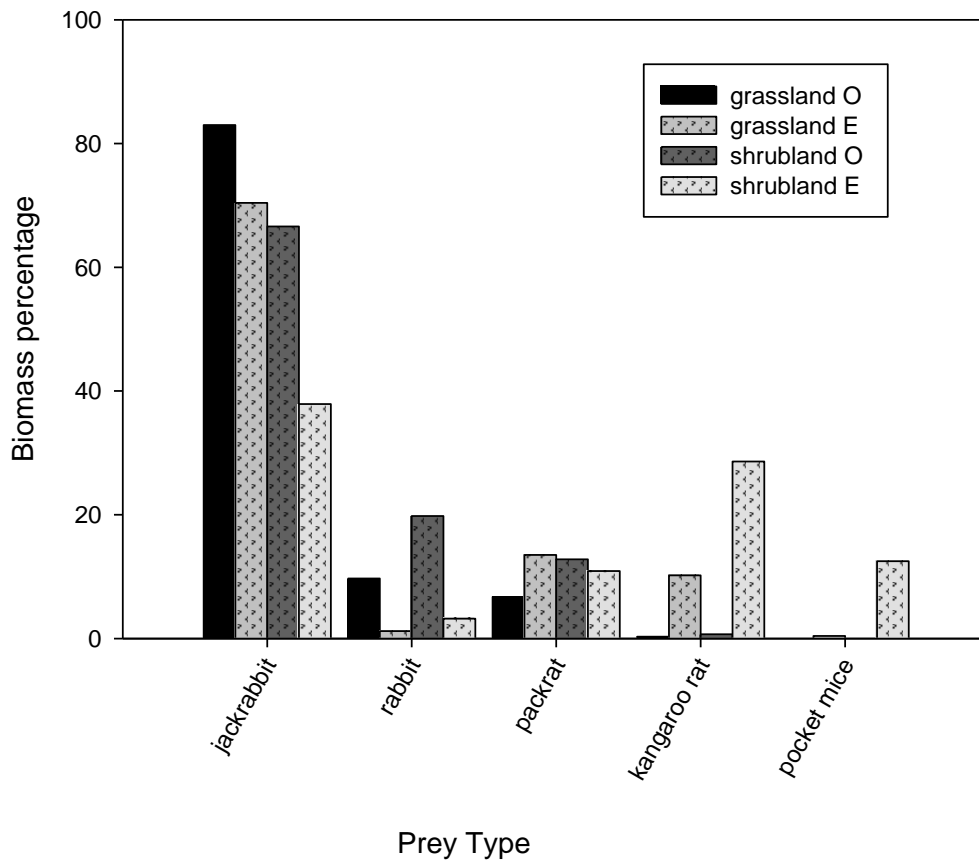


FIG. 3

### **CAPÍTULO III**

#### **HOME RANGE AND HABITAT USE BY THE BOBCAT (*Lynx rufus*) IN THE CHIHUAHUAN DESERT.**

#### **ÁMBITO HOGAREÑO Y USO DEL HÁBITAT POR EL GATO MONTÉS (*Lynx rufus*) EN EL DESIERTO CHIHUAHUENSE.**

**JUAN CARLOS LOPEZ VIDAL, CYNTHIA ELIZALDE ARELLANO, JOHN W.  
LAUNDRÉ, LUCINA HERNANDEZ.**

*Juan Carlos López-Vidal, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional  
Autónoma de México, México D. F.; and: Laboratorio de Cordados Terrestres, Escuela  
Nacional de Ciencias Biológicas, I. P. N. -e-mail address: jclvidal@hotmail.com;  
jvidal@ipn.mx*

*Cynthia Elizalde-Arellano, Laboratorio de Cordados Terrestres, Escuela Nacional de  
Ciencias Biológicas, I. P. N. -e-mail address: thiadeno@hotmail.com*

*Lucina Hernández † & John W. Laundré, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz  
91070 Mexico, -e-mail address: lucina.hernandez@oswego.edu (Lucina Hernández)  
launjohn@hotmail.com (John Laundré)*

*Present address: Juan Carlos López Vidal and Cynthia Elizalde-Arellano, Laboratorio de  
Cordados Terrestres, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias  
Biológicas, IPN. Phone/Fax (5255)5729 6000 ext. 62421. Prol. Carpio y Plan de Ayala s/n,  
Col. Santo Tomás, Del. Miguel Hidalgo, 11340, México D. F.*



*Lucina Hernández: Rice Creek Field Station, Department of Biological Sciences, 225a  
Snygg Hall, SUNY Oswego, Oswego, NY 13126 USA, Phone 315-2166877*

*John W. Laundré, Department of Biological Sciences, 126 Snygg Hall, SUNY Oswego,  
Oswego, NY 13126 Phone 315-312-3633.*

*Corresponding author: Juan Carlos López-Vidal*

**ABSTRACT.** The home range of bobcats was analyzed to understand their habitat use in the Chihuahuan Desert at Mapimí Biosphere Reserve, in the confluence of the states of Durango, Chihuahua and Coahuila, Mexico. The home range polygons and areas for 15 data sets of fixes were calculated using telemetry, based on both VHF and GPS systems. The estimation method was Minimum Convex Polygon, using GIS Arc View 3.2 and analyzed with Arc Map 9.3. The vegetation cover was analyzed using satellite image of the zone, which was modified to obtain a false color image with the aim of evaluating the use of open or closed types of vegetation. The fixes of each bobcat were projected on that image. The areas of high and low use of the bobcats were determined, based on the frequency of fixes, using core centers and percentages of the Kernel Density tool of Arc Map 9.3. Differential habitat use by bobcats was evaluated with a Wilcoxon signed rank test. The possible selection of habitat type, was determined with a selectivity model considering available against used type of habitat in two categories of vegetation, closed and open. The general average home range area of bobcat is 25.1 km<sup>2</sup> (min = 1.4 km<sup>2</sup>, max = 101.1 km<sup>2</sup>) with a mean of 29.5 km<sup>2</sup> for females and 20.1 km<sup>2</sup> for males. The mean home range area of bobcats, estimated by VHF collars is 13.4 km<sup>2</sup>, which is 43.37 % of the average estimation with GPS collars, 30.9 km<sup>2</sup>, indicating higher accuracy of the GPS estimation. Results indicate that bobcats averaged more use of closed habitat, with 55.18%,

SD = 12.11, whereas the use of open habitat was 44.82 % SD = 12.11. The Wilcoxon signed rank test comparing use against availability of closed habitat,  $Z = 3.296$ ,  $P = 0.001$ , indicated higher use than expected. Also, according to Manly design model type III and sampling protocol A, for evaluate selectivity for closed or open vegetation, the closed habitat is selected for.

Key words. Bobcat (*Lynx rufus*), home range, habitat use, landscape of fear, Chihuahuan desert.

**INTRODUCTION.** Bobcats (*Lynx rufus*) are extensively distributed in America, ranging from Canada to the Mexican south-central region in the state of Oaxaca. They use a variety of habitats, including subtropical forests or conifer forests, and marshes to arid zones such as the Chihuahuan and Sonoran deserts (McCord and Cardoza 1987, Lovallo and Anderson 1996, Larivière and Walton, 1997, Sunquist and Sunquist 2002). In Canada and U. S. A., they had been reported to use variable annual habitat types, which are dependent on the density and quantity of prey, and on the snow depth in some conifer forest systems. They have been reported as well, living in rocky areas associated with dense vegetation (Koehler and Hornocker 1989, Lovallo and Anderson 1996, Larivière and Walton 1997). Some reserarchers found that bobcats avoid dense conifer forests (Rolley and Warde 1985) whereas some other report a preference for this vegetation type (Knowles 1985), depending on the study zone. Others report preferred habitats, as lowland conifer forests and the edge between forest and open habitat, but that they avoid open areas with scattered trees (Lovallo and Anderson 1996, Sunquist and Sunquist 2002).

The information about habitat use and general ethology of the bobcats in desert systems is scarce (Harrison 2010). If dense vegetation and edge zones are the most favorable habitat for bobcats (Lovallo and Anderson 1996), the Chihuahuan Desert system apparently, should not be a favorable habitat because it presents relatively more scattered and open vegetation than other more forested systems. Previous studies conducted at Mapimi Biosphere Reserve (MBR), associated bobcats to the hilly habitat with rocky outcrops (Delibes et al. 1986, Delibes and Hiraldo 1987).

Dense vegetation and edge between open and dense condition favors hunting strategies based on sudden attacks and pouncing on the prey or a quick paw stroke. On the other hand, scarce and open vegetation favors hunting strategies based on seeing and pursuit of prey (Thibault and Ouellet 2005). Sit and wait is the bobcat's most used strategy, and consists of silently approaching and pouncing followed by a paw stroke, or waiting in, ambush and attacking with a short sprint and a paw bump (Larivière and Walton 1997). Based on these hunting strategies, we would predict that sites of higher use by bobcats, should have abundant vegetation cover and density, which gives them an advantage over their main prey, lagomorphs, in most of their reported habitats (Delibes et al. 1986, Delibes and Hiraldo 1987, Larivière and Walton 1997, Aranda et al. 2002).

Traditionally, bobcat habitat use has been related to density and availability of prey, with areas of high prey density being favored (Anderson & Lovallo 2003, Hansen 2007), similar to what has been reported for *Felis caracal* and for *Lynx pardinus* (Avenant & Nel 1998, Palomares 2001). However, other approaches may better explain habitat preferences in bobcats. With a framework based on concepts of Landscape of Fear (Laundré et al. 2001, 2010, Brown and Kotler 2007), Foraging Theory (Mac Arthur and Pianka 1966, Emlen

1966, Ydenberg et al. 2007), and the Ecology of Fear (Brown et al. 1999, Brown and Kotler 2007), we propose to explain utilization of a particular habitat by bobcats, not on abundance but on accessibility of prey.

It has been proposed that habitat use by bobcats will be influenced by the fear their main prey (lagomorphs) has of being killed. Accordingly, within the expected habitat used by bobcats where they succeed in hunting, their prey will mainly use microhabitats more advantageous in avoiding predation, where the perceived risk of predation and fear are low (Laundré et al. 2001, 2009, Quinn and Creswell 2004, Gompfer and Vanak 2008). In this context, bobcats will use habitats that will give them advantages in stalking and killing prey, habitats where the risk of predation and the fear of prey are high according to the hunting ability of bobcats. Consequently, we predict that the home range of bobcats will be composed of these high and low risk areas. Identifying these respective areas within the home range, will help us understand their role in determining home range size and use patterns of bobcats.

Bobcat home range size has been reported as variable and dependent on sex and on availability of prey. Areas estimated by minimum convex polygons (Jenrich and Turner 1969), go from 0.6 to 92 km<sup>2</sup> for females and 0.9 to 201km<sup>2</sup> for males (Litvaitis et al. 1986, McCord and Cardoza 1987, Larivière and Walton 1997, Lovallo 2000, Hansen 2007). Identifying high use areas (probable core areas) is important in understanding habitat use of animals (Seaman et al. 1999), and the identification of favorable hunting areas for bobcats. This may be achieved using telemetry to monitor bobcats.

The use of telemetry collars with global positioning system have made possible to obtain large samples of fixes, and allow the application of techniques as the fixed kernel estimator of home range, to estimate high and low use areas (Seaman et al. 1999, Seaman and Powell 1996). In MBR, and for the studied bobcats, the available data on fixes are enough to do this home range analysis.

Previous studies indicate that overlapping of home ranges of bobcats are common with male-male and male-female interactions, but not common between females. Only in those cases when food resources are scarce and difficult to obtain, overlapping of female home ranges is extensive, presumably in order to provide enough resources to the reproduction and maintenance of kittens (Litvaitis et al. 1986, Larivière and Walton 1997, Hansen 2007, Sunquist and Sunquist 2002). We predict that the overlapping of home ranges in MBR will be frequent in all kinds of interactions, owing to the scarcity of available habitat resources.

**OBJECTIVES.** Based on the Landscape of fear model, we predict that habitat selection within the home range will be based on landscape characteristics which are favorable to their hunting strategy and not a function of high prey density or high activity of prey in the area. Based on the above concepts, and with the main objective of analyze the habitat use of bobcats in the Mapimi zone, we have the following particular objectives:

The objectives in analyzing bobcat habitat use are: 1) to determine the home range size and the possible overlap of the ranges of different gender individuals, 2) to analyze the selected type of habitat by bobcats in the Chihuahuan Desert, and 3) to analyze the high use or low use areas related to vegetation.

**HYPOTHESIS, PREDICTIONS.** The aim of this study was to analyze the habitat selection and use by bobcats, testing the influence of fear of the prey in their decisions making. According to the accepted knowledge on habitat use of bobcats, the characteristics of the Mapimi biosphere reserve, and the Landscape of Fear, we tested the hypothesis: If the hunting strategy of bobcats are sit and wait, and the habitat resources are scattered and scarce, then bobcats will select habitat with closed vegetation which allow them higher success in prey hunting. To test the hypothesis, we predicted a) the home range of females-females, males-females and males-males will overlap due to the sparse and scarce distribution of appropriate areas in the desert system, b) bobcats will use more intensively the habitat with closed vegetation and high cover and density, which are vegetation islands and corridors; and c) the dense vegetation islands will be high use areas for bobcats because are advantageous habitat to their hunting strategies.

## **MATERIALS AND METHODS.**

**STUDY AREA.** The study was conducted in the Mapimi Biosphere Reserve, Chihuahuan Desert, in the Bolson of Mapimi, at the confluence of the states of Durango, Chihuahua and Coahuila, Mexico (Figure 1, Chapter I, page 40, this thesis). With an area of 342,388 ha (CONANP-SEMARNAT, 2006), is a flat plain with about 0.66% of superficial gradient (Bartolino 1988) and medium elevation of 1,150 m. Reserve zonation includes two core areas with a total surface of 28,532 ha and one buffer zone covering 313,855 ha.

It harbours isolated volcanic hills, and calcareous mountain ranges, such as the Cerro San Ignacio (1,480 m) and La Campana mountain range (1,800 m). Weather type is

Bwhw(e) according to the Köppen's classification system (modified by García 1981), is characterized as very arid, warm, with summer rains and extreme temperature fluctuations. Two climatic regimes dominate: west winds associated to high subtropical pressures during the dry period from October to May, and tropical winds from the Gulf of Mexico, during warm and humid periods, from June to September (Cornet 1988). Vegetation types are defined as thorn shrub, chaparrals, grassland and small leaf shrub (CONABIO 2000). The fauna includes 270 vertebrate species: 5 amphibians, 36 reptiles 28 mammals and 200 birds (Aragón y Garza 1999).

The hydrology of MBR has a weak longitudinal slope of main drain axes, the streams hardly reach the end of their basins. There are temporal water reservoirs modified to maintain water in the dry season, known as presones, which support relatively dense vegetation patches named mogotes, in their influence area. Dense vegetation arches are interspersed with areas of open vegetation, creating a heterogeneous vegetation mosaic.

**HOME RANGE DETERMINATION.** To meet the objective 1, we captured bobcats using coil spring soft catch traps, Victor No. 2, set in 20 - 30 items, for an average of 300 trapping nights by trip to the reserve. The animals were immobilized with a mixture of ketamine hydrochloride and xylacine hydrochloride in 0.5 and 0.3 mg/kg respectively, estimating the animal weight. The individuals were released in the place they were captured, we monitored the health conditions of animals until they left the site in secure condition. During the procedure, we recorded standard measurements of total, tail, and foot length. Also we estimated the age based on gum line recession (Laundré et al. 2000) and recorded the sex of each specimen.

To obtain the points of location (fixes) of the bobcats movements, we fitted 15 bobcats with radio telemetry collars based on VHF (5 collars) and GPS (10 collars) systems. The VHF collars were Telonics Mod.125, and the fixes were obtained by triangulation using directional antennas in permanent stations, every half an hour, night and day in 24 h periods during field trips of 15 days each. The GPS collars were Lotek Model GPS 3300S, with drop-off mechanisms, programmed to get fixes every half an hour during the night (17:00 - 06:30 h) and every hour during the day (06.30 - 17:00 h) over nine weeks by bobcat. The size (km<sup>2</sup>) of the home range polygon of bobcats was calculated by the Minimum Convex Polygon (MCP) and the utilities routines of GIS Arc View 3.2 (Copyright 1992-1999. Environmental Systems Research Institute, Inc.). The minimum convex polygons of home ranges of the bobcats were projected on a satellite image of MBR, obtained from Enhanced Thematic Mapper (ETM). The image was a Landsat 7 (Glovis) with resolution of 30 m, from march 2003. The home range polygons were located in two very distinct zones, named Dunes zone, and Hills zone (Figure 2).

**HABITAT SELECTION.** For the second objective, the minimum convex polygons of home ranges were projected on the satellite image. In order to analyze the fine scale habitat use of bobcats, we created a false color image obtained by using the spectral bands 3, 4, and 5 from the original Landsat image, which showed vegetation types or naked areas of the zone in different colors. With this second image, we discriminated the use of vegetation cover at the microhabitat level and then, test the results in field. After this, the image was converted to a grid and reclassified in two habitat categories: Open vegetation = scarce-absent, and Closed vegetation = present-dense, with a known specific number of pixels in the grid containing open or closed vegetation. The differential value used to



reclassify and separate open or closed vegetation was 100 in the tables of the image, using the GIS Arc Map 9.3 (Copyright 1999 - 2008, Environmental Systems Research Institute, Inc.). Then we calculated the number of available pixels of open vegetation and closed vegetation, obtaining the number of pixels in each habitat type inside the home range polygon of each bobcat.

On the reclassified grid image of vegetation, the fixes of each bobcat were projected to obtain the proportions of used vegetation types. We obtained the proportions of fixes in each vegetation type by estimating the number of pixels in a specific type which are containing  $\geq 1$  fix (used pixels), and then dividing that number by the total number of pixels in that habitat type. A Wilcoxon Signed Ranks test (performed with Systat 12 for Windows. 2007. Systat Software Inc, ) was used to test for differences in habitat use, by comparing percentage of use against percentage of availability of open or closed vegetation.

To estimate habitat selection, a test was performed following the design III with protocol type A, according to Manly et al. (2002), pg.77. The equation used to estimate individual selectivity was  $\hat{w}_{ij} = (u_{ij}/u_{+j})/\pi_{ij}$  and for the selection ratio of the population of animals we used  $\hat{w}_i = u_{i+} / \sum_{j=1}^n \pi_{ij}u_{+j}$ . Where  $\hat{w}_{ij}$  is the proportion of selection of  $i$  category for the animal  $j$ . The variables are the use of resources known for  $n$  number of individuals, the sample was obtained at random from the  $u_{+j}$  resource, which is used by the  $j_{th}$  animal, and have  $u_{ij}$  units available in the  $i$  category. The variable  $\pi_{ij}$  is the known proportion of available resources in the  $i$  category for the  $j$  animal. To determine if the  $j_{th}$  animal show selectivity for the resource of the  $i$  category, a  $\chi^2$  test was used by the equation  $X_{Li} = \sum u_{ij} \ln (u_{ij}/(u_{+j} * \pi_{ij}))$ . The result is compared with values of the tables and I-1 df (1df). A

general analysis (with the total of animals) on selectivity is obtained by adding of the value of  $X_L$  for all the animals and a  $df = n(I - 1)$  where  $n$  is the number of sampled animals and  $I$  is the number of categories of that resource (13 df). The obtained value is compared with the one in tables and if is larger, then the use of resources is considered selective.

**AREAS OF HIGH AND LOW USE.** For the third objective, the fixes of each bobcat were projected on satellite imagery of the zone to estimate the areas with high or low use. Levels of use were estimated with the Kernel estimator of the Density tool of Arc Map 9.3 GIS (Copyright 1999 - 2008, Environmental Systems Research Institute, Inc.). The high use areas, were those that have a probability  $\geq 90\%$  of presence of the bobcat, whereas the areas with  $\leq 89\%$  of probability, were considered as low use areas. This is similar to obtaining probable core centers by Kernel estimators (Jenrich and Turner 1969, Seaman and Powell, 1996) using the home range routine of the GIS Arc View 3.2. The low and high use areas were projected on the satellite image and visually inspected to determine if the areas were on open or in closed vegetation. In the field, were determined if there were association of any areas with water deposits.

## **RESULTS.**

We investigated the habitat use of 15 bobcats (13 individuals captured from August 2005 to March 2008, one in 2011, and one in 2012) in MBR. The fixes of those bobcats were obtained using Very High Frequency (VHF) and Global Positioning System (GPS) telemetry based systems. The 15 home range polygons (Figure 2), were calculated from 13 bobcats, 7 males and 8 captures of females (one female registered twice, with both VHF and with GPS systems and a female fitted with GPS system, twice). To distinguish

individuals, we assigned randomly a three letter or number code to each animal we captured.

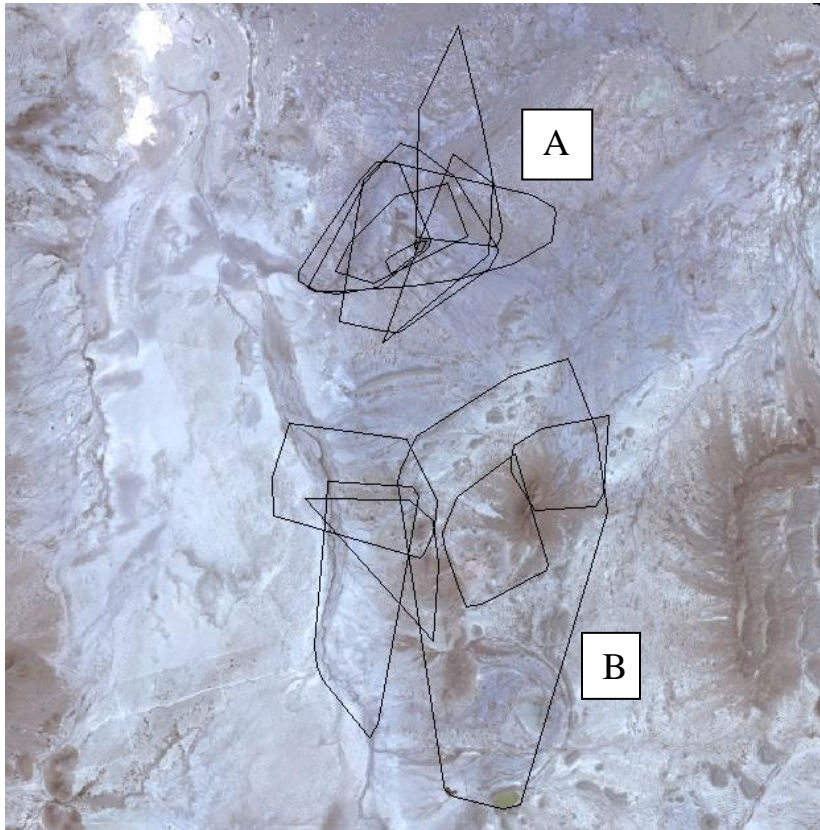


Figure 2. Polygons of the home range of bobcats females and males. A= Dunes zone. B = Hills zone.

The overall mean of home range area of bobcats is  $25.1 \text{ km}^2$ ,  $SD = 23.7$ ,  $SE = 6.1$  (min =  $1.4 \text{ km}^2$ , max =  $101.1 \text{ km}^2$ , both obtained by GPS system). The average for females is  $29.5 \text{ km}^2$  ( $SD = 31.6$ ,  $SE = 11.2$ ) and  $20.1 \text{ km}^2$  for males ( $SD = 9.5$ ,  $SE = 3.6$ ). The average home range area estimated by VHF collars is  $13.4 \text{ km}^2$  ( $SD = 4.4$ ,  $SE = 1.9$ ), which is 43.37 % of the average estimation by GPS collars, that is  $30.9 \text{ km}^2$  ( $SD = 27.4$ ,  $SE = 8.7$ ). The estimations obtained by the GPS system were larger than by VHF system (Table

1, Figure 6). The VHF results are similar to the average of the home range sizes reported by Larivière and Walton (1997) but the GPS results are larger.

A young - adult female bobcat was captured on June 27<sup>th</sup> 2006, and recaptured on March 9<sup>th</sup> 2008, in both cases were fitted with GPS collar. Her home range was larger in 2006 than in 2008. Another adult and well established female, was captured on March 13<sup>th</sup>, 2006 and fitted with a VHF radiocollar, later on October 22<sup>th</sup> 2008, she was recaptured and fitted with a GPS radiocollar. In this case the home range estimated by GPS technology was three fold larger (VHF = 11.34 and GPS = 35.22) and the polygon based on VHF data was almost totally included in polygon of the GPS (Figure 3).

When we overlaid the home ranges of all the animals we monitored (Figure 4) we found extensive overlap between and within the sexes, e.g. male - male, female - female, and female - male.

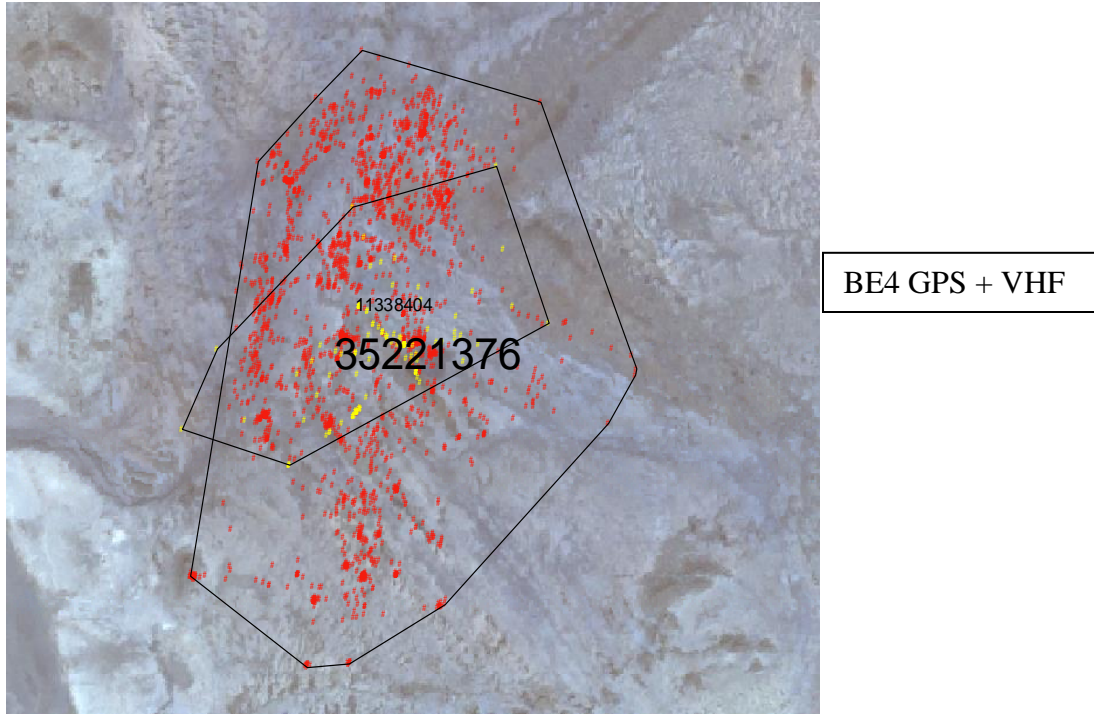


Figure 3. Home range polygons for a female bobcat obtained by GPS (dark symbols) and by VHF (clear symbols) telemetry systems. The polygons are projected on a satellite image of the zone.

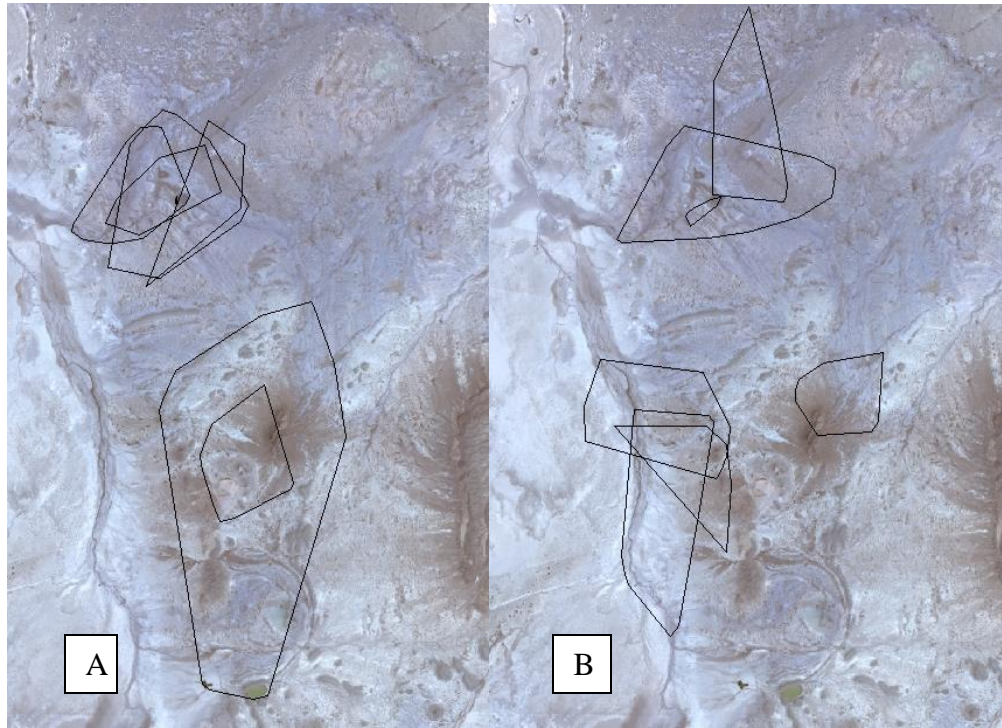


Figure 4. A. Females, overlapping of Home range. B. Males, overlapping of home range. The overlapping in both cases is extensive.

The result of the Wilcoxon signed ranks test, indicated significantly higher use of habitat with closed vegetation,  $Z = 3.296$ ,  $P = 0.001$ . The bobcats use more intensively closed habitat, i.e. islands of dense vegetation (mogotes). The result of the test on selectivity made under the design III and sampling protocol type A (Manly 2002), showed strong selectivity for closed vegetation with a population index of selectivity of 3877.2344 ( $\alpha = 0.0$ , 13 df), which is substantially higher than the 27.688 value of tables. In contrast, the population selectivity index for open vegetation was -1835.7556, indicating strong avoidance for this habitat.

The kernel density analysis showed that 100% of high use areas of bobcats are on closed vegetation in MBR, and 100% are associated to permanent or temporal water reservoirs as presones (Figure 5), although many deposits are dry most of the time.

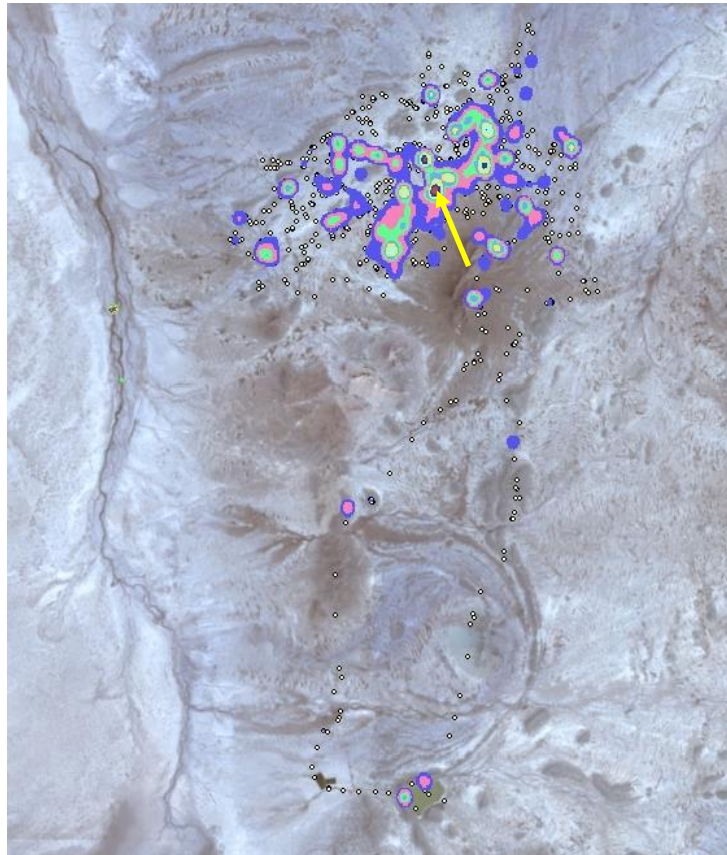


Figure 5. Fixes of a bobcat with polygons of kernel projected on them, all polygons of high use areas were on closed vegetation and frequently associated to water reservoirs. The arrow indicates the high use area with probability of 90 % which was on closed vegetation and on a water spring. The light points are fixes of the bobcat, the high use areas are the red polygons.

Table 1. Mean home range estimations for 15 data sets of bobcats, grouped by sex and telemetry system. M = male F = female.

<b>Telemetry system</b>	<b>Sex</b>	<b>N</b>	<b>Mean Home Range (km<sup>2</sup>)</b>	<b>SD</b>	<b>S. Error</b>	<b>Min. – max.</b>
VHF	F	2	12.4	1.5	1.1	11.3 - 13.5
VHF	M	3	13.9	5.9	3.4	7.8 - 19.7
GPS	F	6	35.2	35.3	14.4	1.4 – 101.1
GPS	M	4	24.7	9.5	4.7	11.4 - 33.3
GPS F+M	---	10	30.9	27.4	8.7	1.4 – 101.1
VHF F+M	---	5	13.4	4.4	1.9	7.8 – 19.7
GPS+VHF	F	6	29.5	31.6	11.2	1.4 – 101.1
GPS+VHF	M	7	20.1	9.5	3.6	7.8 - 33.3



## HOME RANGE SIZE OF BOBCATS

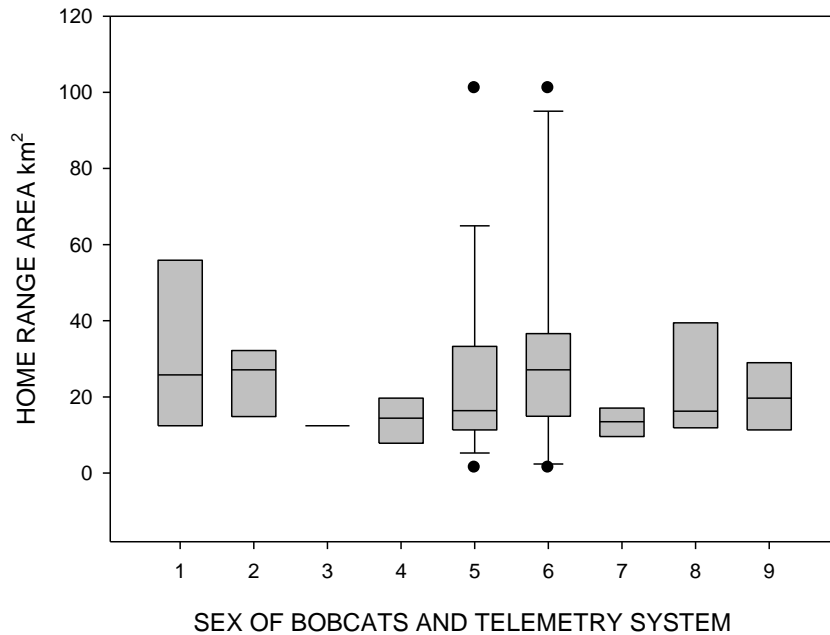


Figure 6. Home range size of bobcats by sex and by telemetry system 1= females-GPS, 2 = males-GPS, 3 = females-VHF, 4 = males-VHF, 5 = Total-GPS+VHF, 6 = Total-GPS, 7 = Total-VHF, 8 = females-GPS+VHF, 9 = males-GPS+VHF.

Regarding the results obtained using telemetry based on VHF versus GPS technology, in 9 weeks of monitoring period by GPS system, we obtained about 2000 fixes per bobcat. In contrast, in 2.5 years of intensive triangulation efforts, we obtained about 518 useful fixes from five bobcats, using VHF system. The estimated error for VHF fixes, was an area with a diameter of 133.4 m, with GPS collars the estimated error was 10m. The VHF system gave a time of battery use of almost 4 years, the GPS collars gave a battery life of near to 3 years as programed by us. With GPS we can do finer analyses than with VHF (Burdett et al. 2007). The available transmitters of VHF system are lighter than the GPS ones.

## **DISCUSSION AND CONCLUSIONS.**

Commonly, the home range of young individuals is larger than of adults, as they have not yet established as residents (Sunquist and Sunquist 2002, Hansen 2007). This observation was corroborated in our study by one young-adult female bobcat captured on June 2006 and recaptured on March 2008. Her home range in 2006, when she was young, was larger than in 2008 once she became established. The size of the home range of bobcats in MBR is larger for females than for males. These results, are not consistent with the general information about home range sizes of bobcats in other systems where males generally exhibit larger home ranges (Litvaitis et al. 1986, Larivière and Walton 1997, Hansen 2007, Sunquist and Sunquist 2002). But we did have one female that had the smallest home range. However, apparently this female was in the reproductive period when we estimated her home range, as other researchers have observed (Sunquist and Sunquist 2002).

From bibliography records (Knowles 1985, Larivière and Walton 1997, Hansen 2007) we expected a higher use of closed than open habitat. Our results confirmed this expected use with the high use areas of bobcats all on dense vegetated sites. It is assumed that closed habitat is advantageous in hunting activities because of the stalking hunting behavior of bobcats. The association to water reservoirs was high with all of the studied bobcats being associated with water, temporal or permanent. This result is probably related to ambushing of prey more than for obtaining open water. Although most reservoirs were dry most of the year, many support dense brush surrounding them. These areas of shrubs could provide cover for both hunting and thermoregulation. Additional research could help to clarify the actual use patterns by bobcats of these areas associated to water reservoirs.

Based on our data, the use of dense vegetation habitat was more frequent than the use of open vegetation habitat in MBR. The results of the statistical tests show significant higher use of the closed vegetation type of habitat, indicating strong selectivity for that vegetation. This again indicates a use of this habitat according to the hunting strategies of bobcats (Elizalde-Arellano 2012). The availability of the preferred prey by bobcats, such as jackrabbits, is generally lower in closed than in open vegetation (López-Vidal et al. 2013 in rev.). However, those prey individuals are more vulnerable to predation, which supports the idea of a selection of habitat based on advantages in hunting the prey, instead the higher availability of them.

Additionally, these results support a type of behavior as predicted by the Landscape of Fear theory and the Foraging theory, because the habitat selected is advantageous to success of hunting the prey. Then, the Landscape of Fear (Hopcraft et al. 2005, Laundré et al. 2009, 2010) is consistent in predicting the habitat use by bobcats in MBR. Under this model, we would predict that the predator will hunt based on hunting success rather than on prey availability (Hopcraft et al. 2005), and as a stalking predator, the habitats used by the bobcat will be in closed vegetation.

We propose that the common overlapping of home ranges in all the interactions between and within sexes, is related to the scarcity of available habitat resources. Bobcats appear to be relatively frequent in this desert system and seem to have sufficient prey to sustain them. However the habitat where bobcats can successfully hunt their prey is limited. Consequently the limited hunting resources have to be shared, forcing the overlapping home ranges. This overlapping behavior is not common (Larivière and Walton 1997, Hansen 2007) or if present, is attributed to the restricted access to food, mainly in reproductive periods (Sunquist and Sunquist 2002).

The use of GPS system for this study was after our use of the VHF system, and although the results with VHF are satisfactory, the use of GPS system diminished costs and field work providing extra and more accurate data. With VHF system, Burdett et al. (2007) used 4 fixes each day, whereas in this study the frequency of fixes was every half an hour, obtaining more than 2000 fixes in 9 weeks of GPS collar use. The VHF system gives a longer time of useful battery life. The available VHF system was lighter than GPS. By using Arc View 3.2 and Arc GIS 9.3, it was possible to evaluate the habitat use, make a first characterization, and estimation of density of vegetation. The field verification of vegetation demonstrated that data from both systems are reliable to do the analysis of habitat use.

We conclude that the use of closed habitat was higher than open habitat by bobcats in MBR, this is consistent with the idea of that type of vegetation is advantageous in hunting activities, and additionally provide shelter, refuge and breeding sites. The closed habitat include “mogotes”, presones and rocky areas. This type of vegetation is vital for the conservation efforts for bobcats, but other favored species include pumas, rabbits and jackrabbits, that live in this system.

## **LITERATURE CITED**

Anderson, E. M. & M. J. Lovallo, 2003. Bobcat and Lynx, pp. 759-786 *In* G. A.

Feldhamer, B. C. Thompson, and J. A. Chapman, eds. Wild Mammals of North America: biology, management, and conservation. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.

Aragón, E. E. & A. Garza. 1999. Actualización de los mamíferos silvestres de la Reserva de la Biósfera de Mapimí. *Acta Zoológica Potosina*. 14(1): 7-25.

- Aranda, M. O. Rosas, J. de Jesús R., & N. García. 2002. Análisis comparativo de la alimentación del gato montés (*Lynx rufus*) en dos diferentes ambientes de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.). 87:99-109.
- Avenant, N. L. & J. A. J. Nel. 1998. Home-range use, activity and density of caracal in relation to prey density. *African Journal of Ecology*. 36:347-359.
- Bartolino, J. R. 1988. Cenozoic geology of the eastern half on the La Flor quadrangle, Durango and Chihuahua, Mexico. pp. 77-97. *In*: C. Montaña (Ed.) Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano. Instituto de Ecología, A.C. México.
- Brown, J. S., J. W. Laundré & M. Gurung. 1999. The ecology of fear: Optimal foraging, game theory and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*. 80(2):385-399.
- Brown, J. S. & B. P. Kotler. 2007. Foraging and the ecology of fear. pp. 436-480. *In* Foraging. Behavior and Ecology. Stephens, D. W., Brown, J. S., and Ydenberg, R. C. Eds. The University of Chicago Press.
- Burdett, C. L., R. A. Moen, G. J. Niemi & L. D. Mech. 2007. Defining space use and movements of Canada Lynx with Global Positioning System telemetry. *Journal of Mammalogy*. 88(2):457-467.
- CONANP-SEMARNAT. 2006. Programa de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biosfera Mapimí, México. 1a ed. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Semarnat. 179 pp.
- CONABIO. 2000. Regiones Terrestres Prioritarias de México. Arriaga L., J. M. Espino, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

- Cornet, A. 1988. Principales características climáticas. pp. 45-77. En: C. Montaña (Ed.) Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano. Instituto de Ecología, A.C. México.
- Delibes, M., L. Hernández & F. Hiraldo. 1986. Datos preliminares sobre la ecología del coyote y el gato montés en el sur del Desierto de Chihuahua, México. *Historia Natural. Corrientes, Argentina*. 9(6):77-82.
- Delibes, M. & F. Hiraldo. 1987. Food habits of the bobcat in two habitats of the southern Chihuahuan Desert. *The Southwestern Naturalist*. 32(4):457-461.
- Elizalde-Arellano, C. 2012. Demanda energética y mecanismos de coexistencia de lince (*Lynx rufus*) y coyotes (*Canis latrans*) en la Reserva de la Biosfera de Mapimi. Ph.D. Thesis. - Universidad Autónoma Metropolitana, México. 450 pp.
- Emlen, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist*. 100:611-617.
- García E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 264 pp.
- Gompper M. E. & A. T. Vanak. 2008. Subsidized predators, landscapes of fear and disarticulated carnivore communities. *Commentary. Animal Conservation*. 11:13–14.
- Hansen, K. 2007. *Bobcat: Master of survival*. Oxford University Press. 212 pp.
- Harrison, R. L. 2010. Ecological relationships of bobcats (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan desert of New Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 55(3):374–381.

- Hopcraft, J.G.C., Sinclair, A.R.E., & Packer, C. 2005. Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology*. 74:559-566.
- Jenrich, R. I., & F. B. Turner. 1969. Measurement of non-circular home range. *Journal of Theoretical Biology*. 22:227-237.
- Knowles, P. R. 1985. Home range size and habitat selection of bobcats, *Lynx rufus* in North-central Montana. *The Canadian Field-Naturalist*. 99:6-12.
- Koehler, G. M. & Hornocker, M. G. 1989. Influences of seasons on bobcats in Idaho. *Journal of Wildlife Management*. 53:197-202.
- Larivière, S. & L. R. Walton. 1997. *Lynx rufus*. Mammalian species. *American Society of Mammalogists*. 563:1-8.
- Laundré, J. W., L. Hernández, D. Streubel, K. B. Altendorf & C. López González. 2000. Aging mountain lions using gum-line recession. *Wildlife Society Bulletin*. 28(4):963-966.
- Laundré, J. W., L. Hernandez & K. B. Altendorf. 2001. Wolves, elk and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology*. 79:1401-1409.
- Laundré, J. W., J. Martinez, & L. Hernandez. 2009. Foraging in the landscape of fear, the predator’s dilemma: Where should I hunt?. *The Open Ecology Journal*. 2:1-6.
- Laundré, J. W., L. Hernández & W. J. Ripple. 2010. The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal*. 3:1-7
- Litvaitis J. A., J. A. Sherburne, & J. A. Bissonette. 1986. Bobcat habitat use and home range size in relation to prey density. *The Journal of Wildlife Management*. 50(1):110-117.

- López-Vidal, J. C., C. Elizalde-Arellano, L. Hernández, J. W. Laundré, A. González-Romero & F. A. Cervantes. 2013. Foraging of the bobcat (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan Desert: generalist or specialist?. *The Southwestern Naturalist*. In revision.
- Lovallo, M. J. & E. J. Anderson. 1996. Bobcat (*Lynx rufus*) home range size and habitat use in Northwest Wisconsin. *American Midland Naturalist*. 135(2):241-252.
- Lovallo, M. 2000. Bobcat Home Range size and intraspecific social relationships. Bobcat research, Management. Pennsylvania Game Commission. Bureau of Wildlife Management Research Division. Project Annual Job Report.
- Manly, B. J. F., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, & W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis of field studies. 2nd Edition, Kluwer Academic Publishers, London. 221 pp.
- MacArthur, R. H. & E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*. 100:603-609.
- McCord, C. M. & J. E. Cardoza. 1987. Bobcat and Lynx. pp. 729-766. *In* Wild mammals of North America. Biology, Management, and Economics. J. A. Chapman and G. E. Feldhamer, eds. The Johns Hopkins University Press. 1147 pp.
- Palomares, F. 2001. Vegetation structure and prey abundance requirements of the Iberian lynx: implications for the design of reserves and corridors. *Journal of Applied Ecology*. 38:9-18.
- Quinn, J. L. & W. Cresswell. 2004. Predator hunting behaviour and prey vulnerability. *Journal of Animal Ecology*. 73:143-154.
- Rolley, R. E. & W. D. Warde. 1985. Bobcat habitat use in southeastern Oklahoma. *The Journal of Wildlife Management*. 49:913-920.



- Seaman, D. E., & R. A. Powell. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel estimators for animal home range analysis. *Ecology*. 77:2075-2085.
- Seaman, D. E., J. J. Millspaugh, B. J. Kernohan, G. C. Brundige, K. J. Raendeke, & R. A. Gitzen. 1999. Effects of sample size on kernel home range estimation. *Journal of Wildlife Management*. 63:739-747.
- Sunquist, M. & F. Sunquist. 2002. *Wild cats of the World*. The University of Chicago Press. 452 pp.
- Thibault, I. & J. P. Ouellet. 2005. Hunting behaviour of eastern coyotes in relation to vegetation cover, snow conditions, and hare distribution. *Ecoscience*. 12(4):466-475.
- Ydenberg, R. C., J. S. Brown & D. W. Stephens. 2007: Foraging: An overview. *In*: Foraging, behavior and ecology. Stephens, D. W., J. S. Brown, & R. C. Ydenberg, (Eds.), The University of Chicago Press, USA. 608 pp.

**ACKNOWLEDGMENTS.** We thank to all persons who participated in field work and to the personnel in charge of the Laboratory of Desert at Mapimi. We also acknowledge Instituto de Ecología UNAM, for the academic and economic support received by JCLV and to the Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Cordados Terrestres. This study was partially supported by CONCYTED, Durango, and by the projects on coyotes and pumas from JWL and LH. Thanks to INECOL U. Durango and Jalapa, and to CONABIO for supporting the research project GT022 on coexistence of bobcats and coyotes; to the Subdirection of GIS, CONABIO, Mexico, especially to Biól. Daniel Ocaña Nava, and to Dr. Joel S. Brown, from the Department of Biological Sciences, University of Illinois at Chicago for his hospitality, full of fruitful and enriching discussions.

## CAPÍTULO IV

**EL USO DEL HÁBITAT POR EL GATO MONTÉS (*Lynx rufus*) Y EL PAISAJE DEL MIEDO DE LA LIEBRE DE COLA NEGRA (*Lepus californicus*) Y EL CONEJO COLA DE ALGODÓN (*Sylvilagus audubonii*) EN EL DESIERTO CHIHUAHUENSE.**

**THE HABITAT USE OF BOBCAT (*Lynx rufus*) AND THE LANDSCAPE OF FEAR OF THE BLACK-TAILED JACKRABBIT (*Lepus californicus*) AND THE COTTON TAIL RABBIT (*Sylvilagus audubonii*) AT THE CHIHUAHUAN DESERT.**

**Juan Carlos López-Vidal, Cynthia Elizalde-Arellano, Lucina Hernández y John W. Laundré.**

*Juan Carlos López-Vidal, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.; and: Laboratorio de Cordados Terrestres, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I. P. N. -e-mail address: jclvidal@hotmail.com; jvidal@ipn.mx*

*Cynthia Elizalde-Arellano, Laboratorio de Cordados Terrestres, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I. P. N. -e-mail address: thiadeno@hotmail.com*

*Lucina Hernández & John W. Laundré, Instituto de Ecología, A.C, Xalapa, Veracruz 91070 Mexico, -e-mail address: lucina.hernandez@oswego.edu (LH)*

*launjohn@hotmail.com (JL)*

*Present address: JCLV, and CEA, Laboratorio de Cordados Terrestres, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. Phone/Fax (5255)5729 6000 ext. 62421. Prol. Carpio y Plan de Ayala s/n, Col. Santo Tomás, Del. Miguel Hidalgo, 11340, México D. F.*

*Present address: LH: Rice Creek Field Station, Department of Biological Sciences, 220*

*Shineman Center, SUNY Oswego, Oswego, NY 13126 USA, Phone 315-312-3633*

*JWL, Department of Biological Sciences, GB83 Shineman Center, SUNY Oswego,*

*Oswego, NY 13126 Phone 315-312-3639.*

*Corresponding author: Juan Carlos López-Vidal*

## **RESUMEN**

La hipótesis del Paisaje del Miedo explica la influencia de los efectos letales y no letales de los depredadores sobre sus presas, en sus decisiones acerca de uso del hábitat y las estrategias tanto de vigilancia como de alimentación que les permitan aumentar su adecuación. En la reserva de la Biosfera de Mapimí, se estudió la influencia de los gatos monteses sobre sus presas, los lagomorfos, en la configuración del hábitat en forma de un paisaje del miedo. La hipótesis de trabajo del presente estudio fue que, si la actividad de los depredadores influye sobre el uso del hábitat de las presas, y el Paisaje del Miedo puede usarse como marco teórico para explicar las relaciones depredador-presa, entonces las presas usarán el hábitat de acuerdo a las áreas de alto uso y las de bajo uso de los depredadores. Para poner a prueba esta hipótesis, en áreas de alto y bajo uso de los gatos monteses, se midieron la actividad o frecuencia de uso del área por los lagomorfos, que fue determinada por conteos de excretas, el tiempo que estos dedican a la vigilancia, medido por medio de la proporción de fotografías de las liebres y los conejos que estuvieran comiendo o vigilando, obtenidas por cámaras trampa en parcelas artificiales de alimento, y la cantidad de alimento (GUD's) que dejan como remanente en las parcelas artificiales de alimentación, usadas para estimar el riesgo de depredación y el miedo percibido por ellos. Los resultados indican que mediante los efectos no letales como el nivel de miedo percibido

por las presas, éstas son inducidas a usar y seleccionar áreas en donde tienen mayor seguridad, donde los depredadores son menos eficientes en su cacería. Estas áreas corresponden a zonas de vegetación abierta en el caso de las liebres, y a vegetación cerrada (alta cobertura vegetal aérea) en caso de los conejos. Las áreas de alto uso de los depredadores son las zonas en donde son más eficaces en sus estrategias de cacería y corresponden a áreas con vegetación cerrada, las cuales pueden estar relacionados con depósitos de agua temporales. Por medio de la prueba de rangos de Wilcoxon, se analizó la actividad relativa de las presas en las áreas de 12 gatos  $N = 12$  con tres repeticiones por área, dando 36 repeticiones, dicha actividad fue menor en áreas de alto que en áreas de bajo uso de los depredadores,  $Z = 2.51$   $P = 0.012$ . Con una prueba de independencia de G, se analizaron los niveles de vigilancia de los lagomorfos, se registró mayor nivel de vigilancia de las liebres que de los conejos, y significativamente mayor nivel en áreas de alto uso de los gatos,  $G = 4.937$ ,  $1 \text{ gl}$ ,  $P < 0.05$ . Los niveles de miedo percibidos por los lagomorfos y estimados por medio del remanente de alimento en las parcelas artificiales (GUD's) fue mayor en zonas de alto uso que en las de bajo uso, 97.8 % contra 12.3 % respectivamente. El Paisaje del Miedo permite predecir el uso del hábitat de las presas y los depredadores, este es un modelo que ayuda a entender el equilibrio de las comunidades, pues su balance es capaz de producir efectos en cadena que involucran varias especies.

## **INTRODUCCIÓN.**

Los gatos monteses (*Lynx rufus*) junto con los coyotes (*Canis latrans*), son los depredadores de talla mediana más comunes en el Desierto Chihuahuense, en Mapimí. Los gatos monteses consumen lagomorfos como presas principales (Delibes e Hiraldo 1987, Larivière y Walton 1997, Hernández et al. 2011) y aunque también se alimentan de otros

tipos de presas, las consumen menos o lo hacen de manera incidental (López-Vidal et al. Capítulo II, esta tesis).

La información sobre requerimientos ecológicos, estrategias de cacería o de información general sobre la dieta el gato montés en el Desierto Chihuahuense en México es aún escasa (López-Vidal et al. Capítulo II, esta tesis). Se sabe que es consumidor importante de lagomorfos (Delibes et al. 1986, Delibes e Hiraldo 1987).

Las dos especies de lagomorfos presentes en Mapimí, son la liebre de cola negra (*Lepus californicus*) y el conejo cola de algodón (*Sylvilagus audubonii*). Ambas especies son cursoriales pero tienen requerimientos de hábitat diferentes, determinados en parte por sus características morfológicas; las liebres son corredores de distancias largas, tienen adaptaciones para carreras sostenidas en campo abierto y se asocian a áreas con vegetación escasa (Best 1996). Los conejos son corredores de distancias cortas, utilizando principalmente saltos pequeños y rápidos, para detenerse posteriormente y ocultarse en vegetación cerrada, con alta cobertura aérea, por lo que prefieren este tipo de hábitats (Chapman y Willner 1978).

Con base en estudios anteriores se sabe que las liebres y los conejos son las presas principales de los gatos monteses en Mapimí (Delibes e Hiraldo 1987, Larivière y Walton 1997, Hernández et al. 2011, López-Vidal et al. CapítuloII, esta tesis). Se ha registrado que las liebres son más abundantes en las zonas de pastizales o en zonas con baja cobertura de leñosas (Marín et al. 2003) y los conejos se presentan en mayor abundancia en las áreas de matorral (Chapman y Willner 1978). Se predice que la acción depredadora de los gatos se enfoca en los lagomorfos, principalmente en las liebres, como presas preferidas (López-Vidal et al. Capítulo II, esta tesis) delineando un paisaje del miedo particular, el cual se analizará en este estudio.

La estructura del hábitat usado por los gatos monteses en el Desierto Chihuahuense corresponde a manchones de vegetación densa (Capítulo III esta tesis), pues ésta permite sus estrategias de cacería. En concordancia con el modelo del Paisaje del Miedo, se espera que las áreas más usadas por los gatos no correspondan con las más usadas por las liebres, pues éstas deberán evitar las áreas peligrosas, donde su nivel de miedo es mayor, delineando el Paisaje del Miedo. Por otra parte, aunque los conejos ocupan áreas con características parecidas a las preferidas por los gatos, se esperaría que el consumo de conejos sea diferente al de las liebres, por presentar estrategias de escape diferentes y por representar aportes diferentes de energía.

La pregunta a responder en este trabajo es ¿cómo influye el paisaje del miedo inducido por los gatos monteses, en las decisiones de uso del hábitat de los lagomorfos en el Desierto Chihuahuense?

## **ANTECEDENTES.**

### **EL PAISAJE DEL MIEDO.**

Una de las interacciones entre dos poblaciones de distintas especies es la de depredador-presa. En esta relación se acepta que una especie actúa como depredador consumiendo a la que actúa como presa. El depredador, al alimentarse también puede convertirse en alimento de otros (Brown 1999, Laundré et al. 2001, 2010), por lo que siempre se estará bajo riesgo de ser depredado. Como consecuencia, cada individuo de cada especie, además de percibir su entorno como un paisaje formado por vegetación, topografía, elementos físicos y químicos y por elementos bióticos, son capaces de reconocer diferencias sutiles relacionadas a la presencia de sus depredadores. Con ello son capaces de percibir áreas donde el miedo a ser depredado es alto (correspondientes a riesgo

de depredación alto) y otras (con riesgo de depredación bajo) donde el nivel de miedo es bajo (Laundré et al. 2001, 2002, 2009).

Los diferentes niveles de miedo percibido por los animales están basados en experiencias previas relacionadas con características específicas de sitios, en la letalidad entendida como la eficiencia del depredador para conseguir a sus presas, y con la frecuencia de encuentro con el depredador en esos sitios. Este paisaje con diferencias en los niveles de miedo, que la presa percibe junto con el paisaje físico, se denomina Paisaje del Miedo (Laundré et al. 2001, 2002, 2009, 2010). Los niveles de miedo constituyen una forma de evaluación empírica del costo de alimentación (Brown y Kotler 2004). El Paisaje del Miedo es una descripción de la variación espacial de los costos de alimentación asociados a la depredación (miedo), que es percibido por la presa (Laundré et al. 2001, 2010, Brown y Kotler 2007) en diferentes zonas de su área de actividad.

El Paisaje del Miedo es percibido por los animales cuando son presas potenciales de otros y está relacionado con un peligro no inminente pero que permite mantener un nivel base de aprensión. Un depredador que despliega su comportamiento de cacería en un hábitat, impone un paisaje del miedo particular que sus presas son capaces de percibir (Bouskila 1995, Kotler et al. 2002, Amo et al. 2004, Thomson et al. 2006). Entonces, el Paisaje del Miedo está relacionado con la presa, es percibido por ésta y es particular para el depredador que lo produce.

Para evaluar los niveles de miedo y riesgo percibido, se hace uso de parcelas artificiales de alimento que se ofrecen a las presas en áreas con diferentes niveles de uso por los depredadores. Las parcelas artificiales para evaluar el alimento abandonado por el animal que se alimenta, produce los llamados GUD's (Giving Up Densities, por sus siglas en inglés), el cual es un método desarrollado por Brown (1988) para evaluar el costo

asociado a las actividades de alimentación y en este caso, aplicable a la evaluación del nivel de miedo de las presas. Este método usa el concepto propuesto por Charnov (1976), según el cual un animal abandonará una parcela o parche de alimentación cuando los beneficios que obtenga de él sean menores o iguales a los que podría obtener en otro parche.

Si un animal percibe que otro parche es más redituable o menos peligroso que el que está usando, abandonará el actual para dirigirse al nuevo (Brown 1992, Abu y Brown 2010). Los GUD's, son remanentes de alimento que el animal abandona al dejar un área potencialmente peligrosa en un intercambio ("trade off") donde pierde niveles de alimentación para ganar seguridad.

Por otra parte, el riesgo de depredación tiene un costo de alimentación que puede ser evaluado por el siguiente modelo,

$$H = E + P + M$$

donde H = la tasa de cosecha del parche, E = costo energético de la alimentación, P = riesgo percibido de depredación y M = costo de las oportunidades perdidas al no usar un parche más rico, o si realizaran otras actividades que aumenten la adecuación del animal. Los elementos de este modelo son difíciles de evaluar en la naturaleza, por lo que en vez de esto se pueden medir GUD's o remanentes de alimento (Brown, 1988). En un experimento de campo realizado por Brown (1988), se propone que los valores de los GUD's se hagan equivalentes a H, pues cuando un individuo que se está alimentando tiene acceso a parches iguales de alimento entre los hábitats dentro de su ámbito hogareño, E y M son constantes. De esta forma, las diferencias en GUD's se reflejarán en diferencias en el riesgo de depredación percibido (Brown y Kotler 2007) y por tanto en el nivel de miedo percibido. Se espera que las presas que se alimentan en un área peligrosa invertirán más tiempo



vigilando y dejarán pronto el parche de alimento, comiendo menos y abandonando una mayor cantidad de alimento.

Dentro de un paisaje del miedo, las presas harán un elevado uso del hábitat en áreas con niveles bajos de miedo (riesgo de depredación bajo), en las que invertirán menor tiempo para vigilar y consumirán mayor cantidad de alimento, es decir los GUD's serán pequeños (Brown 1999, Sih 2005, Laundré et al. 2009, Laundré et al. 2010, Emerson y Brown 2012). Por el contrario, en áreas donde el nivel de miedo es alto (alto riesgo de depredación), la presa usa poco ese hábitat, tiene altos niveles de vigilancia y abandona grandes GUD's.

En la actualidad se reconoce que los depredadores usan principalmente áreas que favorecen sus estrategias de cacería, ya sea por seleccionar áreas con grandes cantidades de presas (Litvaitis et al. 1986, Murray et al. 1994, Palomares 2001) o por seleccionar áreas con baja densidad de presas, pero en las que es más fácil capturarlas (Hopcraft et al. 2005, Balme et al. 2007, Laundré et al. 2009).

En los estudios realizados a nivel paisaje, considerando el hábitat a escala gruesa, se registró el uso de áreas con grandes cantidades de presas como favorable para los depredadores, según se apunta en el trabajo de recopilación de Sunquist y Sunquist (2002). Al estudiar el uso del hábitat a nivel más fino de análisis, se encontró que los depredadores usan áreas con baja densidad de presas, pero donde éstas son más vulnerables para su captura (Quinn y Creswell 2004, Hopcraft et al. 2005, Thomson et al. 2006, Balme et al. 2007, Laundré et al. 2009).

El primer trabajo que probó la existencia de la percepción de un Paisaje del Miedo fue el realizado por Laundré et al. (2001) en el Parque Nacional Yellowstone (USA). A mediados de la década de 1920, el lobo gris (*Canis lupus*) fue extirpado del parque y

permanció ausente por más de 50 años. Se conoce que la principal presa del lobo en esa zona es el wapití (*Cervus elaphus*) el cual es la presa más consumida por ellos a pesar de la existencia de otras presas de talla grande (Stahler et al. 2006). Los wapití, al quedar libres de su principal depredador, utilizaron y se alimentaron sin miedo dentro de Yellowstone, modificando la estructura, composición y tasas de crecimiento vegetal del parque (Ripple y Beschta 2003, 2004, Laundré et al. 2010).

Los wapití quedaron libres de depredadores fuertes y por tanto sin un paisaje del miedo que regulara su uso del espacio. Se alimentaron libremente, consumieron pastos y renuevos de árboles, evitando la regeneración del bosque y produciendo un efecto en cascada en el ecosistema (Ripple y Beschta 2003, 2004). Los coyotes y los osos quedaron como los únicos depredadores medianos-grandes, pero no controlaron la población de wapití, los carroñeros disminuyeron al disminuir los despojos que podrían haber sido dejados por los lobos, los renuevos de árboles fueron intensamente consumidos, entre otros efectos importantes. Cuando los lobos fueron reintroducidos, empezaron a cazar y el Paisaje del Miedo se estableció de nuevo, los wapití percibieron un riesgo de depredación mayor en áreas abiertas y empezaron a alimentarse en zonas más restringidas y por periodos más cortos, permitiendo que las condiciones del ecosistema se restablecieran gradualmente (Laundré et al. 2001) con un efecto en cascada (“top down”) que restableció el ecosistema.

En la zona donde se realizó el presente estudio, las liebres de cola negra y los conejos cola de algodón, constituyen en promedio 40.5 % de aparición en la dieta de los gatos monteses y por medio de un análisis de disponibilidad contra consumo se encontró que son fuertemente seleccionados. Los roedores (seis especies) representan el 45.1 % pero al comparar su disponibilidad contra su consumo, no muestran selección por parte de los

gatos. Los venados y otros seis elementos de la dieta como reptiles, aves e insectos representan en conjunto, sólo 14.4 % de aparición, por lo que son considerados presas incidentales (López-Vidal et al. 2013 Capesta tesis).

Los gatos monteses son relativamente frecuentes en la Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM), son capaces de usar el hábitat del desierto en forma eficiente, manteniendo alta adecuación (reproducción y sobrevivencia). Una explicación posible sobre cómo esos depredadores aprovechan su medio es a través del análisis del Paisaje el Miedo (PM). Este enfoque puede explicar la relación entre el miedo de las liebres y conejos y la letalidad de los gatos monteses, dando por resultado el uso del hábitat por presas y depredadores.

El estudio de la relación depredador-presa considerando la influencia del miedo, ha sido realizado en muy pocas especies. En este caso se usan como sujetos de estudio los gatos monteses y sus presas principales, los lagomorfos en la RBM. Esto permitió el análisis de aspectos conductuales que determinan el uso del hábitat en un área de desierto. Como parte del proceso de validación de los conceptos de la hipótesis del Paisaje del Miedo, se ha considerado importante poner a prueba la mencionada hipótesis, como uno de los primeros acercamientos a este tipo de estudios.

Con el marco teórico del paisaje del miedo se trató de analizar el uso del hábitat del gato montés y su influencia sobre el uso del hábitat de sus presas principales, así, los objetivos planteados son:

**OBJETIVO PRINCIPAL.-** Conocer la relación entre el Paisaje del Miedo de las presas principales y el uso del hábitat del depredador, en el sistema del Desierto Chihuahuense.

**Objetivos Particulares:**

a) Evaluar si la posible presencia del depredador está relacionada con el tiempo de vigilancia y frecuencia de uso del área por las presas.

b) Medir las diferencias en las características del hábitat en áreas de alto y bajo uso de los gatos.

c) Medir si existen diferencias en la cantidad de alimento abandonado (GUD's) por los lagomorfos, entre áreas de alto y bajo uso de los gatos monteses, lo que indicaría diferentes niveles de miedo de las presas en esas áreas.

### **HIPÓTESIS, PREDICCIONES.**

¿Cuál es la relación del paisaje del miedo de las presas con el uso del hábitat por los depredadores? La hipótesis que puso a prueba es: Si la actividad de los depredadores influye sobre el uso del hábitat de las presas, y el Paisaje del Miedo puede usarse como marco teórico para explicar las relaciones depredador-presa, entonces el uso del hábitat de las presas estará influido por las áreas de alto uso y las de bajo uso de los depredadores. Las predicciones propuestas son: 1) En un medio que las presas perciben como un PM, las áreas con bajo riesgo de depredación y por lo tanto con bajo nivel de miedo, corresponderán a áreas de bajo uso del depredador, en tanto que las áreas con alto riesgo de depredación serán aquellas con alto nivel de miedo y corresponderán a áreas de alto uso de éste. 2) Las áreas de alto uso por los depredadores serán aquellas con menor densidad de presas en comparación con las áreas de bajo uso. 3) En las áreas de alto uso de los gatos (bajo uso para las presas), las presas utilizarán más tiempo vigilando y dejarán más cantidad de alimento abandonado (GUD's). En estas áreas, la cobertura vegetal aérea será alta, lo que facilitará que sean zonas donde los gatos puedan esconderse (baja visibilidad de la presa hacia el depredador). En estas zonas habrá menor actividad y frecuencia de uso de las presas, lo que representará los altos niveles de miedo percibido de la presa.

Es así que el PM de la presa será afectado directamente por el paisaje de oportunidad del depredador. En el presente estudio, el PM fue puesto a prueba usando un sistema simple delimitado teóricamente, que incluye un depredador, el gato montés, y sus dos presas principales: la liebre de cola negra y el conejo cola de algodón (en adelante se referirá sólo como liebre y conejo), en el sistema de Desierto Chihuahuense.

## **MATERIALES Y METODOLOGÍA.**

### **AREA DE ESTUDIO.**

La Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM), situada en el Bolsón de Mapimí, en la porción mexicana del Desierto Chihuahuense; se localiza en el vértice de los estados de Durango, Chihuahua y Coahuila (Figura 1, Capítulo 1, pagina 40 de esta tesis). Cubre un área de 342, 388 ha (CONANP-SEMARNAT, 2006), con altitud promedio de 1,150 m, el área es una llanura prácticamente plana con aproximadamente 0.66% de gradiente superficial (Bartolino 1998). Se reconocen dos zonas núcleo con un área total de 28,532 ha, y una zona de amortiguamiento de 313,855 ha.

La zona incluye escasas elevaciones calcáreas y pequeñas regiones aisladas de origen volcánico, sierras como el cerro San Ignacio (1,480 m) y la sierra de La Campana (1,800 m). En la parte norte hay dunas arenosas “fijas” y planicies. El clima corresponde a Bwhw tipo (e), lo que indica que es muy árido, semicálido, con lluvias de verano y con una amplitud térmica extremosa (clasificación de Köppen adaptada a México por García 1981). Hay dos regímenes climáticos dominantes, uno durante el periodo seco que se presenta de octubre a mayo, con vientos del este ligados a altas presiones subtropicales, y otro que es el periodo cálido y húmedo de junio a septiembre, cuando el aire tropical está ligado a los vientos alisios del Golfo de México (Cornet 1988).

La vegetación incluye arbustos espinosos, chaparrales, y arbustos micrófilos (CONABIO 2000). Existen mogotes (agrupaciones densas de arbustos y herbáceas), que son arcos de vegetación cerrada formados por *Pleuraphis mutica*, *Prosopis glandulosa*, *Flourensia cernsua*, *Lippia graveolens*, *Aloysia gratísima* y *Opuntia rastrera*, sobre todo en la parte sur de la zona de dunas y la zona de transición, donde también se presentan interdunas (Maury, 1992, Ruiz de Esparza-Villareal 1992). La fauna incluye 270 especies de vertebrados: 5 anfibios, 36 reptiles, 28 mamíferos y 200 aves (Aragón y Garza 1999).

El Bolsón de Mapimí es una cuenca endorreica, los escurrimientos de agua ocurren en pendientes ligeras y los caudales son aleatorios e intermitentes, lo que generalmente no llegan a la parte terminal de sus cuencas. Existen presones, que son depósitos temporales de agua para la época seca que soportan en su área de influencia manchones de vegetación relativamente densa. Los mogotes son islas de vegetación densa que se presentan en zonas de escurrimiento, presones y en interdunas, tanto en la zona denominada pastizal como en matorral de los tipos de unidades llamados bajada y playa (Montaña y Breimer 1988).

### **Obtención de datos.**

El trabajo de campo ocupó cuatro años con un promedio de 50 días-campo al año. Las estancias cubrieron los dos periodos climáticos identificados en la zona, lluvias (de octubre a enero) y sequía (de febrero a junio), repartidos en 25 días al año por periodo climático. Para ubicar los sitios usados por los gatos, se utilizaron técnicas de radiotelemetría, de esta forma se pudieron identificar las áreas de alto y las de bajo uso de los gatos monteses. Para capturar a los gatos, se emplearon cepos de tamaño adecuado a ellos, marca Victor número 2 de captura suave (# 2 Victor Soft Catch Coil Spring Trap) con protecciones de hule, lo que minimiza la posibilidad de daños para los animales. En promedio se colocaron 25 trampas en cada salida, para una media de 300 noches-trampa por salida. Los ejemplares

capturados fueron inmovilizados para su manejo usando una mezcla de hidrocloreuro de ketamina (Ketamin) y de hidrocloreuro de xilacina (Rompun) en una proporción de 0.3 y 0.5 mg/kg de peso estimado del gato.

Cada ejemplar capturado fue cuidado hasta su completa recuperación vigilando sus signos vitales y condición física, para posteriormente ser liberado en el lugar de su captura. De cada gato se obtuvieron datos de las medidas corporales estándar lo que incluye las longitudes total, de la cola y de la pata, así como el sexo, la categoría de edad, su estado de salud por observación externa y su peso. Los ejemplares fueron marcados con tatuaje individualizado en las orejas y su edad relativa se estimó utilizando la técnica de recesión de encía, la cual consiste en medir la distancia desde el tejido de la encía hasta la marca presente en el canino superior, observable al crecer el diente (Laundré et al. 2000). En todo el proceso se atendieron las recomendaciones de la guía de la Sociedad Norteamericana de Mastozoólogos (Gannon et al. 2007) para el manejo de especies silvestres.

#### **Telemetría. Determinación de áreas de alto y bajo uso.**

De 15 gatos capturados, cinco fueron equipados con collares de telemetría con tecnología VHF, marca Telonics modelo 125 y fueron localizados durante dos semanas por visita, usando para ello antenas direccionales fijas. Las localizaciones se obtuvieron por triangulación cada media hora durante periodos de 24 horas continuas, dejando de seguirlos dos días (Laundré com. pers.). Las coordenadas de las localizaciones se calcularon con el programa Locate II vers. 1.82 copyright 1990-2000 (Nams 2000). El polígono de error fue calculado usando un collar en posición conocida determinada con GPS.

Los otros diez gatos fueron equipados con collares marca Lotek modelo GPS3300S con tecnología GPS, datum WGS84 y sistema de autoliberación (“*drop off*”). Estos collares fueron programados para obtener y almacenar localizaciones durante 9 semanas. Las

ubicaciones se registraron y almacenaron cada media hora durante la noche (de las 19:00 a las 8:00 h) y cada hora durante el día (de las 8:00 a las 19:00h).

Para medir la frecuencia de uso del hábitat de los gatos, se les radiolocalizó, obteniendo las coordenadas de sus ubicaciones. Esta información se guardó en hojas de cálculo Excell y como archivos de texto. Con estos datos se obtuvieron los polígonos de los ámbitos hogareños de cada gato, que fueron proyectados sobre imágenes de satélite (Capítulo III de esta tesis). En los ámbitos hogareños de los gatos, se determinaron las zonas de alto y bajo uso, basados en la frecuencia de localizaciones, usando para ello la herramienta Kernel density, Spatial analyst tools de Arc Map 9.3 (Capítulo III de esta tesis).

#### **Porcentaje de tiempo de vigilancia y frecuencia de uso de las áreas por las presas.**

Conociendo las áreas de alto y bajo uso de los gatos, y para probar la hipótesis de la existencia de un Paisaje del Miedo, se midió el tiempo dedicado a la vigilancia, la frecuencia de uso del área, y la cantidad de alimento abandonado por las presas principales (GUD's) en esas áreas. La frecuencia de uso del área de las liebres, se evaluó por medio de conteos de excretas, en áreas circulares de 1 m<sup>2</sup>. Se hicieron tres repeticiones en puntos al azar de las zonas de alto uso y tres en las de bajo uso.

La técnica para determinar actividad de las liebres, se basó en el índice propuesto por Krebs et al. (2001), con el que se obtuvo solamente una estimación de mayor o menor frecuencia de uso por las liebres y los conejos en una zona determinada. Para obtener una estimación de la cantidad de lagomorfos en cada área se usaron franjas de 55 m<sup>2</sup> para el conteo de excretas. De acuerdo con Krebs et al. (2001), para tener una estimación adecuada del número de individuos es importante contar con un número grande de puntos de muestreo de excretas. En este caso nuestro interés consistió en determinar si existen



diferencias entre la densidad (representada por la actividad de los conejos o liebres) en zonas de alto uso, comparadas con zonas de bajo uso.

Para evaluar los niveles de vigilancia de liebres y conejos en zonas de alto y bajo uso de gatos, se usaron cámaras trampa, las cuales fueron colocadas frente a las parcelas artificiales de alimentación usadas para obtener los GUD's. La proporción de tiempo usado en la vigilancia o en la alimentación de conejos y liebres en zonas de alto o bajo uso, se obtuvo comparando los totales de fotografías en las que aparecen con la cabeza erguida o con la cabeza baja y obteniendo la proporción. La cabeza erguida se interpretó como actividad de vigilancia y la cabeza baja como actividad de alimentación, estos indicadores ya han sido utilizados para evaluar vigilancia (Quenette 1990).

Para determinar si existen diferencias significativas entre el tiempo dedicado a vigilar y el tiempo dedicado a alimentarse, se usó una prueba de G para independencia, la cual compara las frecuencias de diferentes valores entre dos variables nominales. La prueba G funciona de manera parecida a una prueba de  $\chi^2$  pero los valores pueden usarse de forma acumulativa. La ecuación utilizada fue  $G = 2\sum[O \times \ln(O/E)]$  (Sokal y Rohlf 1980), donde O son los valores observados de una variable y E los valores observados de la otra. En este caso las dos variables fueron proporción de tiempo vigilando y proporción de tiempo comiendo. El nivel de significancia fue  $P < 0.05$ .

La caracterización de las áreas de alto y bajo uso de los gatos fue obtenida inicialmente por medio de imágenes de satélite con una resolución de 30 m. Esta información fue posteriormente corroborada en campo, obteniendo la densidad y cobertura de la vegetación de plantas de más de 0.5 m de altura, incluyendo herbáceas, pastos y árboles, pues son las que pueden ocultar mejor a un gato; se evaluó la cobertura en m<sup>2</sup> por individuo vegetal (Brower et al. 1989). La visibilidad fue determinada hacia los cuatro

puntos cardinales a una altura de 0.5 m del suelo (asumida como la altura de los gatos) en puntos escogidos al azar de las zonas de alto y las de bajo uso de los gatos.

**Estimación de los GUDs (remanente de alimento) en zonas de alto y bajo uso de los gatos monteses.**

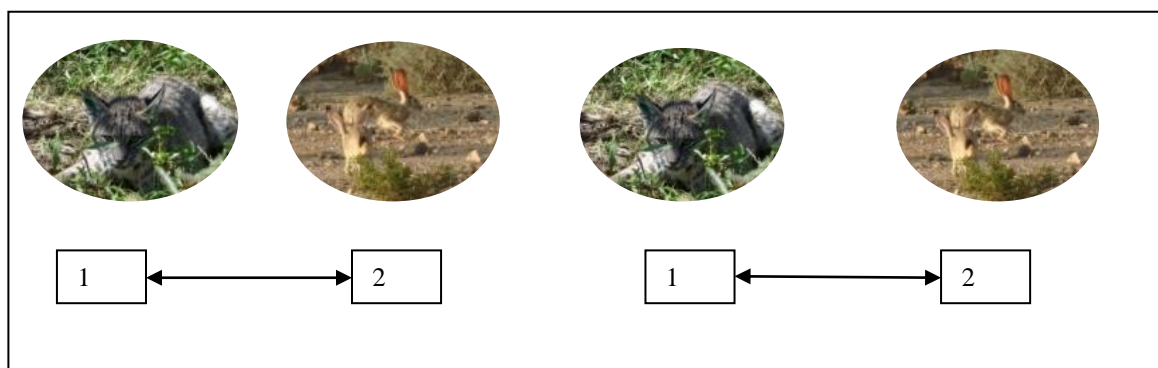
Si se le ofrece una cantidad igual y conocida de alimento en parcelas artificiales a un animal que se alimenta dentro de áreas con niveles de riesgo de depredación diferentes, el nivel de miedo percibido determinará el tiempo de permanencia y la vigilancia del animal en un parche de alimentación y por lo tanto la cantidad de alimento (GUD) que abandonará al irse (Figura 2). Usando parcelas artificiales se puede estimar el nivel de miedo percibido, con mayor nivel de miedo, el animal vigila más y come menos, dejando tras de sí mayores GUD's. Si se mide la cantidad de alimento abandonado se tiene una titulación del nivel de miedo en determinada zona. El miedo percibido por los lagomorfos (liebres y conejos), fue evaluado usando los pesos de los GUD's en áreas de alto y áreas de bajo uso de los gatos monteses.



**Figura 2.** Parcelas artificiales para evaluar GUDs, con papel impregnado con orina de gato para intensificar la noción de peligro, y con papel sin impregnar.

Para tener una estimación del nivel de miedo de las presas en zonas con alto y zonas con bajo uso por los gatos en Mapimí, se usó el siguiente diseño experimental, con dos tratamientos (Figura 3):

- 1) Parcela (charola con cantidad conocida de alimento) para evaluar GUD, adicionada con un trozo de papel humedecido con 10 ml de orina de gato montés, pegado al interior del contenedor del alimento, con la finalidad de enfatizar la presencia del depredador.
- 2) Parcela control (charola con cantidad conocida de alimento) para evaluar GUD adicionada con un trozo de papel sin humedecer con orina de gato montés, pegado al interior del contenedor del alimento.



Area de alto uso

Area de bajo uso

**Figura 3.** Diseño experimental para estimar los niveles de miedo usando parcelas artificiales para medir GUD's. Charola 1. 200 g de conejina + papel absorbente con 10 ml de orina de gato montés para incrementar la percepción de la presencia inminente del depredador y crear influencia sobre el GUD. Charola 2. 200 g de conejina + papel sin orina de gato, usada como testigo para evaluar GUD.

Las parcelas para medir GUD's fueron colocadas en áreas de alto y de bajo uso de los gatos, con tres réplicas de dos charolas para GUD separadas por 1 m en cada tipo de área. Cada charola se preparó con 200 g de conejina, la cual fue usada por ser fácilmente aceptada por las liebres y conejos; es más fácil de conseguir y manipular que el alimento comúnmente consumido por los lagomorfos así como más fácil de recuperar y pesar, sin posibilidad de confundirlo con el alimento natural disponible en la zona de estudio.

Para inducir el costo de alimentación (como esfuerzo de búsqueda del alimento) equivalente para las presas, se probaron tres tipos de sustrato, a) trozos de tubo de plástico, b) grava de 5 mm de diámetro, y c) arena de < 1 mm de diámetro. La arena fue el sustrato escogido pues refleja el esfuerzo realizado de manera natural por las presas en su alimentación. En el parcela de alimentación, se mezcló la conejina con 2.5 kg de arena en una charola de plástico, frente a cada parcela se colocó una cámara trampa, lo que permitió determinar con seguridad la especie animal que la visitó, así como los niveles de vigilancia de los lagomorfos.

En cada parcela para evaluar los GUD's se registraron:

- i. El porcentaje de tiempo vigilando, por medio de los registros de cámaras trampa.
- ii. El remanente de alimento en las parcelas de alimentación (GUD's).

Las parcelas fueron usadas en períodos de 72 horas consecutivas y simultáneamente en áreas de alto y áreas de bajo uso. Las medidas fueron registradas por dos o cuatro participantes entrenados. Se realizó una prueba de G o una prueba de Wilcoxon (con Systat 12 for Windows, ver.12.00.08) a cada uno de los tipos de medidas obtenidas en las parcelas para GUD's, con la finalidad de determinar si existían diferencias significativas entre áreas de alto y de bajo uso.

## RESULTADOS.

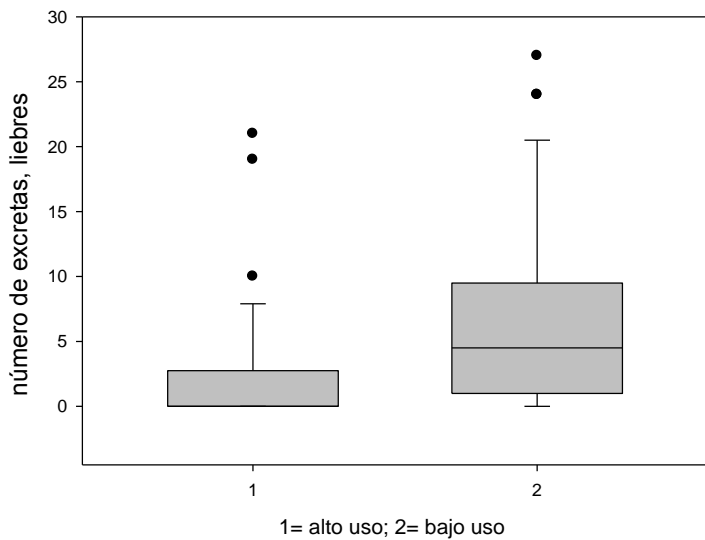
Se capturaron 15 individuos de gato montés, que fueron equipados con radiocollares, 5 con tecnología VHF y 10 con tecnología GPS. A partir de los datos de localizaciones de esos gatos, se determinaron las áreas de alto uso y bajo uso dentro de sus ámbitos hogareños.

Respecto a los conteos de excretas de liebres en áreas de alto y bajo uso de los gatos N=12 (Cuadro 1) se obtuvo que la actividad de las liebres evaluada por los conteos, es mayor en las zonas de bajo uso que en las de alto uso de los gatos, con diferencias estadísticamente significativas (obtenidas por la prueba de Wilcoxon signed rank test:  $Z = 2.51$ ,  $P = 0.012$ ). Los valores de los conteos de excretas de conejos, sólo se consiguieron para áreas de bajo uso, por lo que no se pudieron hacer análisis comparativos.

Los resultados anteriores se interpretaron como un indicador de que el riesgo de depredación y el miedo percibido por las liebres es mayor en las zonas de alto uso que en las de uso bajo por los gatos (Figura 4).

**Cuadro 1.** Promedio de conteos de excretas de liebres en áreas de alto y bajo uso de 12 gatos monteses. Alto Uso: Mín = 0.0 Máx = 8.7 SE = 0.9; Bajo Uso: Mín = 3.3 Máx = 19.3 SE = 1.35.

Gato	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Alto uso	0.0	0.0	0.66	0.0	1.3	0.0	2.3	7.7	4.7	8.7	3.3	0.0
Bajo uso	8.3	3.3	19.3	4.7	13.6	4	5.7	5.7	6.0	4.7	10.7	7.0



**Figura 4.** Número de excretas de liebre en zonas de alto y bajo uso de los gatos monteses, la actividad de las liebres expresada en la cantidad de excretas es mayor en la zona de bajo uso de los gatos.

En zonas de alto uso de los gatos, el número de fotos de liebres y de conejos en actitud de vigilancia es mayor a las que presentan actitud de alimentación, lo que sugiere que el nivel de vigilancia obtenido es mayor en zonas de alto uso. Los valores de la prueba estadística fueron, para liebres  $G = 4.937, 1 \text{ gl}, P < 0.05$  (la  $G$  obtenida es mayor a la  $G$  de tablas) indicando fuerte tendencia a la vigilancia, para conejos,  $G = 0.717, 1 \text{ gl}, P > 0.05$  (la  $G$  obtenida es menor a la  $G$  de tablas) lo que indica que la proporción de vigilancia no es significativamente diferente de la proporción de alimentación. Por lo anterior se concluye que las áreas de alto uso de los gatos corresponden a zonas de mayor riesgo de depredación y mayor nivel de miedo para liebres, pero no es así para conejos.

Además de liebres y conejos, otra presa de los gatos que fue fotografiada también en las parcelas para GUD's es la rata de campo (*Neotoma leucodon*), cuyos individuos

aparecen alimentándose en el 60 % de las fotos. Debido a que el número de fotos es muy reducido (5 fotos), no se pueden dar conclusiones respecto a la relación del gato, la rata de campo y el Paisaje del Miedo (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Número de fotos, vigilancia/alimentación de las presas de *Lynx rufus*.

	<i>Lepus californicus</i>	<i>Sylvilagus audubonii</i>	<i>Neotoma leucodon</i>
Vigila	21	20	2
Come	9	15	3

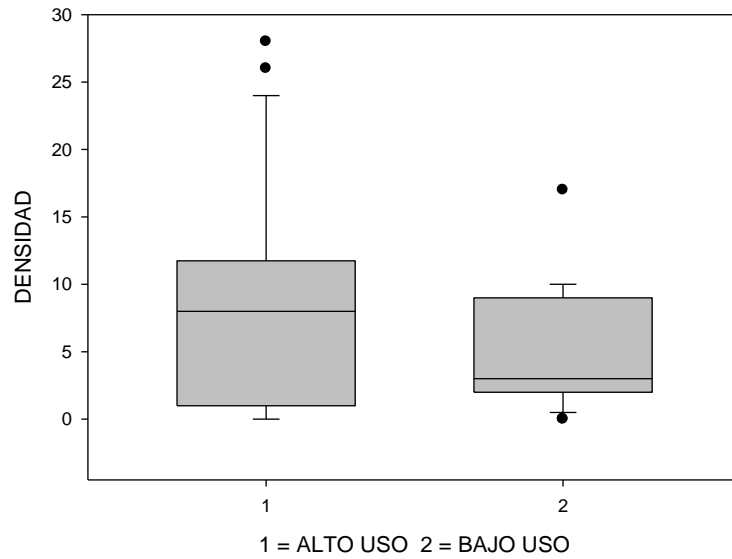
La cobertura y densidad vegetal, así como la visibilidad en el tipo de hábitat usado por los gatos en áreas de alto uso y bajo uso, fueron determinados en campo, a nivel fino, en áreas de 100 m<sup>2</sup>. La densidad vegetal promedio fue de 8.4 SE = 1.7 individuos en áreas de alto uso y 5.1 SE = 0.8 individuos de más de 50 cm en áreas de bajo uso, la cobertura promedio fue de 120.6 m<sup>2</sup> SE = 55.7 en alto uso y 134.9 m<sup>2</sup> SE = 65.8 en áreas de bajo uso. La visibilidad fue de 70.5 % en áreas de alto uso y de 83.9 % en áreas de bajo uso (Cuadro 3).

Al comparar entre áreas de alto uso contra las de bajo uso de los gatos, la densidad vegetal es significativamente mayor en alto uso ( $G = 55.2$ , 7 gl,  $P < 0.05$ ), la cobertura es significativamente menor en alto uso ( $G = 17631.4$ , 7 gl,  $P < 0.05$ ) y la visibilidad es significativamente menor en alto uso ( $G = 6417.3$ , 7 gl,  $P < 0.05$ ) Figuras 5, 6 y 7 (respectivamente).

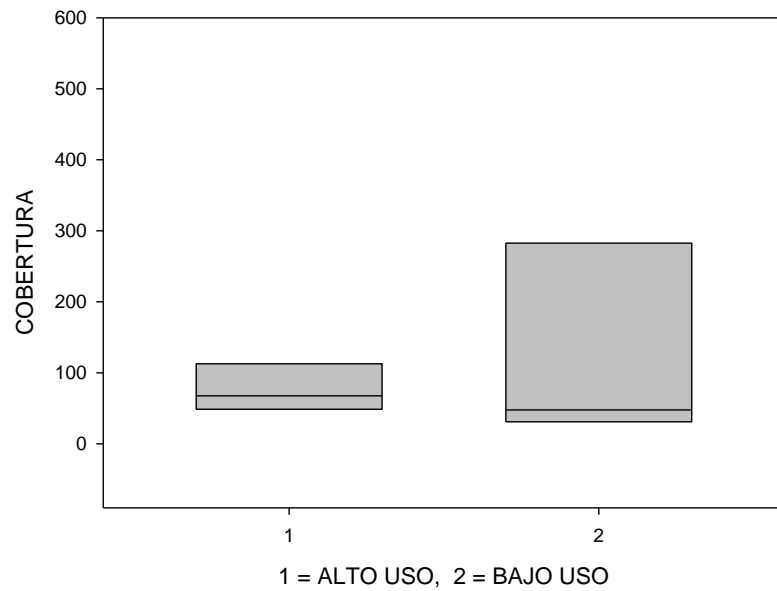
**Cuadro 3.** Valores promedio de la densidad en número de individuos de arbustos, pastos y árboles de más de 50 cm de altura. Cobertura de vegetación en m<sup>2</sup> y visibilidad en %, en áreas de alto y de bajo uso de gatos monteses (N = 8) con tres repeticiones por individuo.

<b>Densidad/gato</b>	1	2	3	4	5	6	7	8
Alto Uso	12	0	1	8.3	1.3	15	7.7	10.3
Bajo Uso	11.7	4.3	2.3	1	3	6.7	19	4.3
<b>Cobertura</b>								
Alto Uso	64.2	0	500	71.0	43.7	106.8	114.9	64.1
Bajo Uso	28.1	42.7	357.7	0.3	500	52.8	57.6	39.9
<b>Visibilidad</b>								
Alto Uso	64.8	95.8	93.8	64.6	95.8	40.6	58.4	50
Bajo Uso	81.3	79.2	86.5	100	91.7	72.1	66.4	93.8

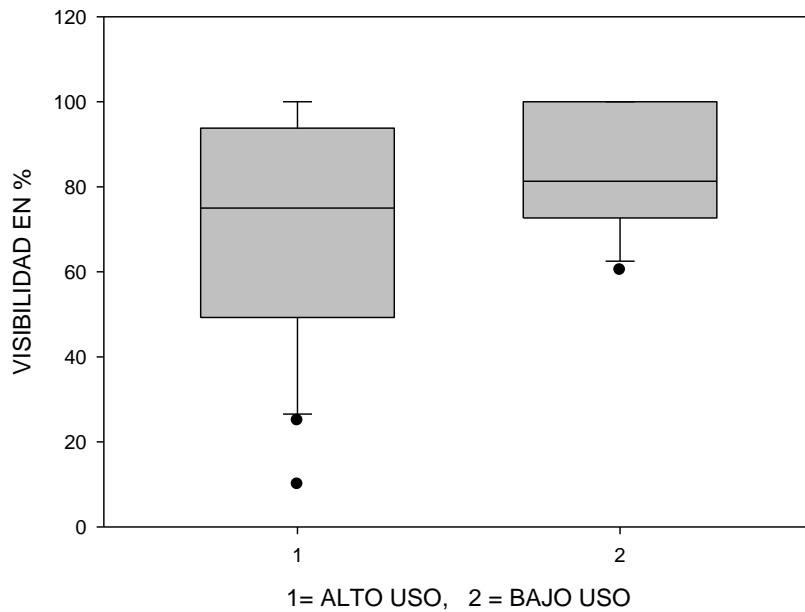




**Figura 5.** Densidad de la vegetación (número de individuos de plantas/100 m<sup>2</sup>) en áreas de alto y bajo uso de los gatos monteses.



**Figura 6.** Cobertura vegetal (m<sup>2</sup>) dentro de las áreas de alto y bajo uso de los gatos monteses.



**Figura 7.** Visibilidad (%) en las áreas de alto y bajo uso de los gatos monteses.

El análisis de los GUD's para las liebres y los conejos se realizó en los ámbitos hogareños de seis gatos  $N = 6$ , con tres repeticiones en cada tipo de área. Sin embargo, sólo para un gato se tuvo la certeza de registrar los GUD's en áreas de alto uso y de bajo uso. Al ser revisados los puntos en que se obtuvieron los datos de GUD's de los restantes 5 individuos, usando el sistema de información geográfica Arc Map 9.3, se corroboró que corresponden a áreas de bajo uso (Ramírez-Vargas 2013).

Por lo anterior el análisis de alto contra bajo uso se llevó a cabo con datos de un solo gato, de manera que no se aplicaron análisis estadísticos y los resultados deben ser tomados con reservas. En este caso, el alimento abandonado (GUD's) es mayor en las zonas de alto uso, que en las zonas de bajo uso del gato, el peso promedio del GUD es de 195.7 g  $SE = 2.2$  en zonas de alto uso, a diferencia de una media de 12.3 g  $SE = 10.9$  en las de bajo uso. El peso promedio de los GUD's es de 97.8 % del peso original del alimento

ofrecido en la parcela artificial en zonas de alto uso y 6.2 % en áreas de bajo uso, indicando mayor consumo de alimento en áreas de bajo uso de los gatos.

Al analizar los GUD's de las zonas de bajo uso de los gatos, se comparó el efecto de la adición de orina de gato a la charola de la parcela artificial (cinco gatos  $N = 5$  con tres repeticiones por gato). El peso promedio de GUD's fue mayor en la charola con orina que en la charola sin orina. El promedio del alimento remanente en la parcela con orina pesó 106.7 g, para un promedio de  $43 \pm 7.0$  % del peso original de alimento ofrecido, a diferencia de la parcela sin orina, donde el peso del remanente fue 77.8 g para un promedio de  $35.1 \pm 7.1$  % del peso original. Al aplicar la prueba de rangos de Wilcoxon, no se encontraron diferencias significativas entre los dos tratamientos ( $Z = -1.154$ ,  $P > 0.2$ ).

## **DISCUSIÓN.**

Estudios realizados en años recientes sobre la hipótesis del Paisaje del Miedo y la teoría de la Ecología del Miedo, apoyan firmemente la validez de esta hipótesis (Altendorf et al. 2001, Abu y Brown 2010, Laundré et al. 2010). Actualmente se acepta que las estrategias de alimentación están determinadas no sólo por factores como la cantidad de alimento, sino también existen otros, como el riesgo de depredación y el miedo percibido por el animal que se alimenta.

Los animales deben tomar decisiones y realizar compromisos o intercambios ("*trade offs*") cuando se alimentan, para mantener al mismo tiempo niveles altos de seguridad y de obtención de energía (Brown y Kotler 2004, Kotler et al. 2004, Laundré et al. 2010). Por lo tanto las presas generalmente realizan un compromiso disminuyendo el nivel de energía obtenida a través de la cantidad de alimento consumido, a cambio de

augmentar su nivel de seguridad mientras se alimentan, en este caso medido como tiempo dedicado a vigilar contra tiempo dedicado a alimentarse.

En este estudio se puso a prueba la hipótesis del Paisaje del Miedo utilizando el sistema depredador-presa formado por gato montés-lagomorfos. De acuerdo a la propuesta de la hipótesis del Paisaje del Miedo, se esperaba que las presas debieran ser menos activas o estar en números más pequeños en las áreas de alto uso que en las de bajo uso por los gatos. Tal predicción ha sido apoyada con los resultados obtenidos, pues los conteos de excretas de liebres y conejos fueron menores en zonas de alto uso que en las de bajo uso. La mayor actividad o mayor densidad de presas se presentó en zonas poco usadas por los gatos, lo que apoya nuestras predicciones de uso del hábitat. Utilizando la prueba de Wilcoxon, se muestra que existen diferencias significativas entre los niveles de actividad en las zonas de uso de los gatos.

Bajo el marco teórico del PM, se esperaba que si la actividad de los gatos monteses crea un paisaje del miedo sobre sus presas principales, entonces los niveles de vigilancia registrados por medio del número de fotografías de lagomorfos vigilando debería ser mayor en zonas de alto uso de los gatos que en zonas de bajo uso. Los resultados obtenidos apoyan la predicción propuesta. Además, los resultados de la prueba G indican que las liebres son las presas más influenciadas por el paisaje del miedo impuesto por los gatos, ya que son las que más vigilan en áreas de alto uso, lo cual queda evidenciado por su alto valor de G, y bajo valor de P. En cambio, para los conejos, los resultados no fueron significativos.

El Paisaje del Miedo es considerado como un paisaje heterogéneo con áreas caracterizadas por niveles de riesgo de depredación variados que inducen niveles de miedo altos o bajos de acuerdo a las características del depredador. Basado en la variabilidad

espacial en niveles de miedo y de riesgo de depredación, se espera que la distribución de un organismo no corresponderá con la productividad de recursos como se predice en modelos de correspondencia de recursos (Laundré et al. 2001, 2009, Brown y Kotler 2007), sino que se esperaba que los gatos tenderían a seleccionar el hábitat con base en su comportamiento de alimentación, en concordancia con el P M.

Los resultados obtenidos indican que en efecto, el hábitat seleccionado por los gatos monteses corresponde a sitios con vegetación cerrada asociada a rocas y a cuerpos de agua estacionales o permanentes. Las características de los sitios mencionados proporcionan ventajas a los gatos, tomando en cuenta sus estrategias de cacería pues les proporcionan lugares propicios para acechar a sus presas.

La asociación con cuerpos de agua parece corresponder a la ventaja de cacería representada por lugares en los que pueden esconderse y acechar, más que a la necesidad de obtener agua líquida, pues los gatos monteses pueden sobrevivir sin tomar agua, obteniéndola sólo de sus presas (Kitchener 1991, Hansen 2007), lo cual apoyaría la predicción de que los gatos seleccionan el hábitat principalmente en función del éxito en la cacería de sus presas. Sin embargo es necesario diseñar experimentos de campo para poner a prueba la predicción mencionada.

En el análisis a nivel paisaje, las áreas de alto uso de los gatos corresponden a pequeñas islas con vegetación cerrada dentro del ecosistema de desierto (Capítulo III, esta tesis). Al caracterizar en campo la densidad vegetal, la cobertura vegetal y la visibilidad en las áreas de alto y bajo uso de los gatos, y al analizarlas a nivel mas fino, se encontraron diferencias significativas en los tres parámetros: en áreas de alto uso la densidad vegetal es mayor, mientras la cobertura vegetal y la visibilidad son menores.

Una posible explicación a lo anterior es considerar que a mayor densidad de individuos vegetales, la posibilidad de ocultarse detrás o entre ellos es mayor, sobre todo en matorrales bajos y pastos. En cambio si la cobertura vegetal corresponde a individuos arbustivos o arbóreos, en sistemas desérticos no necesariamente mantendrán fustes gruesos, por lo que servirá poco para ocultarse y no será muy importante en la estrategia de alimentación al acecho. Por último, la visibilidad tenderá a ser menor en áreas con densidad vegetal alta y será ventajosa para un animal que acecha.

El resultado del análisis de los GUD's, aunque debe tomarse con cautela debido al restringido número de datos, indica que las presas consumen más alimento en las zonas de bajo uso de los gatos y menos en las de alto uso, comprometen niveles altos de energía y nutrientes por obtener mayor seguridad durante la alimentación. Esto apoya parcialmente la predicción basada en el Paisaje del Miedo sobre las presas, así como la influencia de la letalidad del depredador sobre las decisiones de uso del hábitat de éstas (Brown 1999, Laundré et al. 2009, Abu y Brown 2010). Sin embargo es necesario contar con un número mayor de datos sobre GUD's en zonas confirmadas de alto y de bajo uso.

Los resultados de este trabajo pueden ser aplicados para proponer zonas apropiadas para el manejo de gatos monteses y de sus presas, pues indican las zonas en las que las presas están más seguras y tienen posibilidad de desarrollar mayores tamaños poblacionales así como las zonas en las que los depredadores son más eficientes cazando. Hasta el momento la hipótesis del paisaje del miedo ha sido puesta a prueba en un número limitado de especies pero ha mostrado ser consistente en los resultados obtenidos a partir de sus predicciones e hipótesis.

## **CONCLUSIONES.**

La hipótesis del Paisaje del Miedo puede ser utilizada para predecir el uso del hábitat por los gatos monteses y por sus presas principales, las liebres. Como presas, las liebres tienen menor actividad y densidad de población en áreas de alto uso de los gatos.

De acuerdo a estudios realizados en otras latitudes, el Paisaje del Miedo permite predecir algunos fenómenos de depredación que originan efectos en cadena (“top down”) que incluyen por ejemplo, cambios a nivel de comunidad como la liberación de los mesodepredadores, o cambios en el desarrollo de la sucesión vegetal.

Los conceptos de la hipótesis del Paisaje del Miedo y los de la Ecología del Miedo, pueden ser aplicados en medidas de conservación o reintroducción tanto de presas como de depredadores.

## **BIBLIOGRAFIA CITADA**

- Abu, B. M. A., y J. S. Brown. 2010. Islands of fear: effects of wooded patches on habitat suitability of the striped mouse in a South African grassland. *Functional Ecology*, 24:1313-1322.
- Altendorf, K. B., J. W. Laundré, C. A. López González y J. S. Brown. 2001. Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer. *Journal of Mammalogy*, 82:430-439.
- Amo, L., P. López, y J. Martín. 2004. Multiple predators and conflicting refuge use in the wall lizard *Podarcis muralis*. *Annals Zoologica Fennici*, 41:671-679.
- Aragón, E. E. y A. Garza. 1999. Actualización de los mamíferos silvestres de la Reserva de la Biósfera de Mapimí. *Acta Zoológica Potosina*, 14(1):7-25.

- Balme, G., L. Hunter y R. Slotow. 2007. Feeding habitat selection by hunting leopards *Panthera pardus* in a woodland savanna: prey catchability versus abundance. *Animal Behaviour*, 74:589-598.
- Bartolino, J. R. 1988. Cenozoic geology of the eastern half on the La Flor quadrangle, Durango and Chihuahua, Mexico. pp. 77-97. En: C. Montaña (Ed.) Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano. Instituto de Ecología, A.C. México.
- Best, T. L. 1996. *Lepus californicus*. *Mammalian Species*, 530:1-10.
- Bouskila, A. 1995. Interactions between predation risk and competition: a field study of kangaroo rats and snakes. *Ecology*, 76:165-178.
- Brower, J. E., J. H. Zar, y C. N. Von Ende. 1989. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. 3<sup>rd</sup>. Edition. Wm. C. Brown Publishers. 237 pp.
- Brown, J. S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22:27-47.
- Brown, J. S. 1992. Patch use under predation risk: I. Models and predictions. *Annales Zoologici Fennici*, 29:301-309.
- Brown, J. S. 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research*, 1:49-71.
- Brown, J. S. y B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters*, 7:999-1014.
- Brown, J. S. y B. P. Kotler. 2007. Foraging and the Ecology of Fear. pp. 436-480. En: *Foraging. Behavior and Ecology*. Stephens, D. W., Brown, J. S., and Ydenberg, R. C. Eds. The University of Chicago Press.
- Chapman, J. A. y G. R. Willner. 1978. *Sylvilagus audubonii*. *Mammalian Species*, 106:1-4.



- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9:129-136.
- CONABIO, 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Arriaga L., J. M. Espino, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- CONANP-SEMARNAT. 2006. Programa de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biosfera Mapimí, México. 1a ed. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Semarnat. 179 pp.
- Cornet, A. 1988. Principales características climáticas pp. 45-77. En: C. Montaña (Ed.) Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano. Instituto de Ecología, A.C. México.
- Delibes, M., L. Hernández y F. Hiraldo. 1986. Datos preliminares sobre la ecología del coyote y el gato montés en el sur del Desierto de Chihuahua, México. *Historia Natural. Corrientes, Argentina*, 9:77-82.
- Delibes, M. y F. Hiraldo. 1987. Food habits of the bobcat in two habitats of the southern Chihuahuan desert. *The Southwestern Naturalist*, 32:457-461.
- Emerson, S. E. y J. S. Brown. 2012. Using giving-up densities to test for dietary preferences in primates: An example with Samango monkeys (*Cercopithecus (nictitans) mitis erythrarchus*). *International Journal of Primatology*, 33:1420–1438.
- Gannon, W. L., R. S. Sikes, and the animal care and use Committee of the American Society of Mammalogists. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of Wild Mammals in Research. *Journal of Mammalogy*, 88:809-823.

- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 264 pp.
- Hansen, K. 2007. Bobcat: Master of survival. Oxford University Press. 212 pp.
- Hernández, L., J. W. Laundré, K. M. Grajales, G. L. Portales, J. López-Portillo, A. González-Romero, A. García, y J. M. Martínez. 2011. Plant productivity, predation, and the abundance of black-tailed jackrabbits in the Chihuahuan Desert of Mexico. *Journal of Arid Environments*, 75:1043-1049.
- Hopcraft, J. G. C., A. R. E. Sinclair y C. Packer. 2005. Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology*, 74:559–566.
- Kitchener, A. 1991. *The Natural History of the Wild Cats*. Cornell University Press, Ithaca, New York. 280 pp.
- Kotler, B. P., J. S. Brown, S. R. X. Dall, S. Gresser, D. Ganey y A. Bouskila. 2002. Foraging games between gerbils and their predators: temporal dynamics of resource depletion and apprehension in gerbils. *Evolutionary Ecology Research*, 4:495–518.
- Kotler, B. P., J. S. Brown, y A. Bouskila. 2004. Apprehension and time allocation in gerbils: the effects of predatory risk and energetic state. *Ecology*, 85:917–922.
- Krebs, C. J., R. Boonstra, V. Nams, M. O’Donoghue, K. E. Hodges y S. Boutin. 2001. Estimating snowshoe hare population density from pellet plots: a further evaluation. *Canadian Journal of Zoology*, 79:1-4.
- Larivière, S. y L. R. Walton. 1997. *Lynx rufus*. *Mammalian Species*, 563:1-8.

- Laundré, J. W., L. Hernández, D. Streubel, K. B. Altendorf y C. López González. 2000. Aging mountain lions using gum-line recession. *Wildlife Society Bulletin*, 28:963-966.
- Laundré, J. W., L. Hernandez y K. B. Altendorf. 2001. Wolves, elk and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*, 79:1401-1409.
- Laundré, J. W., L. Hernandez, I. Arias del Razo y G. Fowles. 2002. The landscape of fear and its implications to sheep reintroductions. *Biennial Symposium Northern Wild Sheep and Goat Council*, 13:103-108.
- Laundré, J. W., J. M. Martínez Calderas y L. Hernández. 2009. Foraging in the landscape of fear, the predator’s dilemma: Where should I hunt? *The Open Ecology Journal*, 2:1-6.
- Laundré, J. W., L. Hernández y W. J. Ripple. 2010. The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal*, 3:1-7.
- Litvaitis, J. A., J. A. Sherburne, y J. A. Bissonette. 1986. Bobcat habitat use and home range size in relation to prey density. *The Journal of Wildlife Management*, 50:110-117.
- López-Vidal, J. C., C. Elizalde-Arellano, L. Hernández, J. W. Laundré, A. Gonzalez-Romero y F. A. Cervantes. 2013. Foraging of the bobcat (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan Desert: generalist or specialist?. *The Southwestern Naturalist*, In rev.
- Marín, A. I., L. Hernández, y J. W. Laundré. 2003. Predation risk and food quantity in the selection of habitat by black-tailed jackrabbit (*Lepus californicus*): an optimal foraging approach. *Journal of Arid Environments*, 55:101-110.

- Maury, M. E. 1992. El medio Vegetal. pp. 65-69. En: Actas del seminario Mapimi. Instituto de Ecología A. C., Institut Francais de Recherche Scientifique pour le développement en Coopération (ORSTOM), Centro de estudios Mexicanos y Centro Americanos. 396 pp.
- Montaña, C. y R. F. Breimer. 1988. Major Vegetation and Environment Units. pp. 99-114. En: Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biósfera de Mapimí. Ambiente Natural y Humano. Carlos Montaña. Editorial Instituto de Ecología, A. C. 290 pp.
- Murray, D. L., S. Boutin, y M. O'Donoghue, 1994. Winter habitat selection by lynx and coyotes in relation to snowshoe hare abundance. *Canadian Journal of Zoology*, 72:1444-1451.
- Nams, V. 2000. Locate II (vers. 1.82) copyright © 1990-2000, [vnams@nsac.ns.ca](mailto:vnams@nsac.ns.ca) Canada.
- Palomares, F. 2001. Vegetation structure and prey abundance requirements of the Iberian lynx: implications for the design of reserves and corridors. *Journal of Applied Ecology*, 38:9-18.
- Quenette, P. Y. 1990. Functions of vigilance behaviour in mammals: a review. *Acta Ecologica*, 11:801-818.
- Quinn, J. L. y W. Cresswell. 2004. Predator hunting behaviour and prey vulnerability. *Journal of Animal Ecology*, 73:143-154.
- Ramírez-Vargas, M. 2013. Influencia del miedo en las decisiones de forrajeo de *Sylvilagus audubonii* y *Lepus californicus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Tesis profesional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. 65 pp.

- Ripple, W. J., y R. L. Beschta. 2003. Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. *Forest Ecology and Management*, 184:299-313.
- Ripple, W. J. y R. L. Beschta. 2004. Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems?. *BioScience*, 54(8):755-766.
- Ruiz de Esparza-Villareal, R. 1992. Inventario y espectro biológico de las plantas vasculares. pp. 221-233. En: *Actas del Seminario Mapimi*. Instituto de Ecología A. C., Institut Francais de Recherche Scientifique pour le développement en Coopération (ORSTOM), Centro de estudios Mexicanos y Centro Americanos. 396 pp.
- Sih, A. 2005. Predator-prey space use as an emergent outcome of a behavioral response race. pp. 240-255. En: *Ecology of Predator-prey Interactions*, P. Barbosa e I. Castellanos, Eds. Oxford University Press.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1980: *Introducción a la Bioestadística*. México: Ed. Reverté, S. A. 362 pp.
- Stahler, D. R., D. W. Smith y D. S. Guernsey. 2006. Foraging and feeding ecology of the gray wolf (*Canis lupus*): Lessons from Yellowstone National Park, Wyoming, USA. *The Journal of Nutrition*, 1923S-1926S.
- Sunquist, M. y F. Sunquist. 2002. *Wild Cats of the World*. The University of Chicago Press. 452 pp.
- Thomson, R. L., J. T. Forsman, F. Sardà-Palomera, y M. Mönkkönen. 2006. Fear factor: prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography*, 29:507-514.

## **CONCLUSIONES GENERALES DE LA TESIS.**

La discusión de cada capítulo se encuentra en la sección correspondiente, por lo que sólo se hace aquí un resumen de las conclusiones.

En el Desierto Chihuahuense, en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, los gatos monteses seleccionan sus presas con base en la energía que obtienen y no en la abundancia o disponibilidad de sus principales presas.

La dieta de los gatos incluye como presas principales a liebres y conejos, los cuales son seleccionados.

Los gatos desarrollan su mayor actividad en zonas donde la vegetación cerrada favorece sus estrategias de cacería al acecho y es en esas zonas donde las presas son menos activas o menos abundantes pero más vulnerables a ser cazadas.

En respuesta al riesgo de depredación y al paisaje del miedo, que es percibido por las especies presa más consumidas, las presas son más activas y ocupan áreas donde los gatos monteses son menos eficaces en sus estrategias de cacería (áreas de bajo uso).

La teoría del forrajeo permite predecir la posible dieta de los gatos monteses, los que actúan como depredadores especialistas.

En Mapimí, los gatos tienen ámbitos hogareños parecidos entre machos y hembras y la sobreposición entre ámbitos de hembras-hembras, machos-hembras y machos-machos es extensa. La sobreposición de ámbitos hogareños parece explicarse por la escasez de recursos en la zona, obligando a compartirlos.

Las áreas de alto uso de los gatos corresponden a sitios con vegetación cerrada, generalmente asociados a depósitos de agua temporales o perennes.

Los gatos parecen seleccionar los sitios de alto uso basados en las características que les permiten ser exitosos en sus estrategias de cacería, mas que en la cantidad de presas que puedan encontrar en tales sitios.

El paisaje del miedo es útil para predecir el uso del hábitat tanto de los depredadores como de las presas. En las áreas de alto uso de los depredadores, se presentan mayores niveles de vigilancia de las presas, las cuales dejan mayores GUD's, y tienen menor actividad que en las de bajo uso.

Las áreas de alto uso de los gatos presentan mayor densidad vegetal y menor cobertura y visibilidad. Las áreas de alto uso de los gatos corresponden a áreas de bajo uso de sus presas principales, las liebres.