



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**Distribución local y estado de conservación del puma (*Puma concolor*) en la
Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

David Alejandro Espinosa Lucas

TUTOR PRINCIPAL: Dr. Víctor Manuel G. Sánchez-Cordero Dávila
Instituto de Biología

COMITÉ TUTOR: Dr. Jorge I. Servín Martínez
UAM-Xochimilco
Dr. Octavio Rojas-Soto
Instituto de Ecología, INECOL

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2016



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**Distribución local y estado de conservación del puma (*Puma concolor*) en la
Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

David Alejandro Espinosa Lucas

TUTOR PRINCIPAL: Dr. Víctor Manuel G. Sánchez-Cordero Dávila
Instituto de Biología

COMITÉ TUTOR: Dr. Jorge I. Servín Martínez
UAM-Xochimilco
Dr. Octavio Rojas-Soto
Instituto de Ecología, INECOL

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2016

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar UNAM
Presencia

Me permito informarle usted que en la reunión del Suplemento por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 5 de mayo de 2016, se aprobó el siguiente acta para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS del alumno ESPINOZA LUCAS DAVID ALEJANDRO con número de cuenta 300844394 con la tesis titulada "Distribución local y estado de conservación de puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca", realizada bajo la dirección del DR. VÍCTOR MANUEL G. SANCHEZ-CORDERO DÁVILA:

Presidente: DRA. ELLA GLORIA VAZQUEZ DOMINGUEZ
Vocal: DR. JOSÉ L. ANTONIO MARTÍNEZ
Secretario: DR. JORGE IGNACIO SERVÍN MARTÍNEZ
Evidente: DRA. VERÓNICA FARIAS GONZÁLEZ
Evidente: DR. LEONARDO OLATA VARGAS

En otro particular, me es grato saludar un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Un. Universitario, Cc. V. 6. 1 y 20 uno de 2016.

M. del C. Arizpe

DRA. MARÍA DEL CORDO ARIZPE Y ARRAGA
COORDINADORA DE PROGRAMA



c.c.: Expediente del (y) interesado (s).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, el haberme permitido realizar mis estudios de maestría y el brindarme las herramientas necesarias para el quehacer científico.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico que recibí a lo largo de la maestría (CONACYT; registro de becario 479749). Adicionalmente, quiero agradecer a todo el apoyo recibido por la asociación civil Conbiodes A.C., sin ella no hubiera sido posible este trabajo.

Agradezco a cada uno de los miembros de mi comité su apoyo:

Dr. Víctor Manuel G. Sánchez-Cordero Dávila

Dr. Jorge I. Servín Martínez

Dr. Octavio Rojas-Soto

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco el apoyo y cariño constante que siempre me han brindado mis padres y mis hermanos.

Agradezco enormemente la confrontación de ideas, sugerencias, consejos y, sobretodo, a la gran amistad que tengo con Raúl Valadez. Sin saberlo, él fue el que me motivo a entrar de nuevo al campo del conocimiento biológico y a un nuevo esquema de vida.

A mis compañeros de Conbiodes y exConbiodes: Paco, Emma, Adolfo, Ángel, Omar y Arturo, y a los compañeros de los comités de vigilancia ambiental de la reserva.

El apoyo de mis compañeros del lab que están y ya no están: Angie, Maru, Rodrigo, Ángel, Mayra, Levinn, Elisa, Rubén, Karina y especialmente las pláticas que tuve con Lázaro y Gabriel.

A mi comité de jurado el haber aceptado la invitación: Dra. Ella Vázquez, Dr. José Juan Flores Martínez, Dra. Verónica Farías y Dr. Leonardo Chapa.

Al Dr. Víctor Sánchez-Cordero, el haberme aceptado como su alumno y a la confianza que ha tenido conmigo. A mi comité tutorial conformado por: Dr. Víctor Sánchez-Cordero, Dr. Jorge Servín y Dr. Octavio Rojas, les agradezco las sugerencias y cuestionamientos que hicieron a lo largo de la maestría. Sin estas discusiones, muy probablemente, esta tesis no hubiera alcanzado la calidad que creo que tiene.

A los compañeros que encontré en el posgrado: Carlos, Delí, Monse, Eleonor, Pale y Víctor.

A las personas que fueron de mucha ayuda en los análisis finales, especialmente a Leonardo Chapa y Aby Uribe.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	4
OBJETIVOS	11
ANTECEDENTES	12
HIPÓTESIS	18
MÉTODOS	19
RESULTADOS	37
DISCUSIÓN	50
CONCLUSIONES	77
LITERATURA CITADA	79

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Estaciones de fototrampeo distribuidas a lo largo de 2010-2012 en la RBTC** 20
- Figura 2. Número de registros de puma obtenidos en cada una de las localidades de la RBTC para los años: a) 2010, b) 2011 y c) 2012. SGC: San Gabriel Casa Blanca; SJCh: San José del Chilar; SMT: Santa María Tecomavaca; SPCh: San Pedro Chicozapotes; SQ: Santiago Quiotepec; SJC: San Juan de los Cués; SJBA: San Juan Bautista Atlatlahuca; SJT: San Juan Tepeuxila; SN: Santiago Nacaltepec; SJTo: San Juan Tonaltepec; SMI: Santa María Ixcatlán; ZBR: Zoquiápam Boca de los Ríos** 39
- Figura 3. Área efectiva de muestreo resultante de la sumatoria de cada una de las áreas de influencia estimadas para los años: a) 2010 y b) 2012** 41
- Figura 4. Probabilidad de presencia de puma en la RBTC en función de: 4a) Índice de biomasa de presas; 4b) Distancia a los ríos; 4c) Distancia a las cabeceras municipales y 4d) Tipo de vegetación con base en las predicciones del modelo promediado. Para 4a, 4b y 4c la línea continua representa la probabilidad estimada y las discontinuas representan intervalos de confianza al 95%, mientras que para 4d las líneas verticales en cada barra representan los intervalos al 95%** 45
- Figura 5. Probabilidad de ocupación de: venado cola blanca (5a, 5d, 5g, 5i), coatí (5b, 5e, 5h) y pecarí de collar (5c, 5f, 5j) en la RBTC en función de las variables más significativas con base en las predicciones del modelo promediado. Las líneas**

continuas representan la probabilidad estimada y las líneas discontinuas representan intervalos de confianza al 95% **49**

Figura 6. Probabilidad de detección de: venado cola blanca (6a) y coatí (6b y 6c) en la RBTC en función de las variables más significativas con base en las predicciones del modelo promediado. Las líneas continuas representan la probabilidad estimada y las líneas discontinuas representan intervalos de confianza al 95% **50**

Figura 7. Identificación de pumas, las imágenes 7a y 7b muestran al mismo puma, las características que permitieron su identificación fueron la 1) forma de la cola, 2) la forma de la mandíbula y 3) la postura del cuerpo, mientras que 7c) muestran a un individuo diferente, tanto la 1) forma de la cola, 2) la postura y complexión del cuerpo nos permitieron determinarlo como un individuo diferente **55**

Figura 8. Número de registros independientes obtenidos de 2010 a 2012 de puma por tipos de vegetación en la RBTC **70**

Figura 9. Distribución local de puma por tipo de vegetación en la porción oaxaqueña de la RBTC **72**

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Variables utilizadas en los modelos de ocupación de puma, venado cola blanca, pecarí de collar y coatí	32
Tabla 2. Medidas derivadas de la estimación del esfuerzo de muestreo así como registros obtenidos de puma (<i>Puma concolor</i>) por año en la RBTC	40
Tabla 3. Estimación de abundancia y densidad de puma en la RBTC para los años 2010 y 2012	42
Tabla 4. Modelos logísticos que se usaron para estimar probabilidad de presencia (ϕ) de puma en la RBTC en el periodo de 2010 al 2012	44
Tabla 5. Modelos de una temporada propuestos para estimar probabilidad de ocupación (ψ) y de detección (p) de venado cola blanca, coatí y pecarí de collar en la RBTC	48
Tabla 6. Peso de cada una de las variables utilizadas en los modelos de probabilidad de presencia (ϕ) de puma en la RBTC	62
Tabla 7. Peso de cada una de las variables utilizadas en la probabilidad de ocupación (ψ) de las tres presas principales de puma en la RBTC	69

RESUMEN

Una de las presiones más preocupantes a nivel mundial es la disminución de las especies silvestres. Se ha documentado que los mamíferos carnívoros, particularmente los grandes, son más propensos a extinguirse. Si esta extinción se da en un depredador tope o de punta puede representar eventos catastróficos directos e indirectos en el ecosistema en el que se encuentra. Este estudio tuvo como objetivo principal determinar la distribución local y el estado de conservación del puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca. Para cumplir con este objetivo se estimó, mediante fototrampeo, la abundancia y densidad de puma. Adicionalmente, se evaluó que factores determinan la presencia de este carnívoro y la ocupación de sus tres presas principales: venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y coatí (*Nasua narica*), y finalmente se determinó la distribución local del puma. Para determinar la abundancia y densidad se ocupó un modelo para poblaciones cerradas bajo un esquema de captura-recaptura. Se estimó la abundancia y densidad para el año 2010 y 2012. Como resultado se encontró que en el año 2010 hubo una mayor densidad de pumas ($2.2/100 \text{ km}^2$) en comparación con el 2012 ($1.34/100 \text{ km}^2$). Se evidenció que la biomasa de presas fue el factor principal que determinó la presencia de puma. En el caso de sus presas, las variables influyeron de manera distinta a su ocupación. La ocupación de venado cola blanca fue mayor en sitios alejados de las cabeceras municipales, en el caso del coatí su ocupación estuvo influenciada positivamente por la elevación, mientras que el pecarí de collar no fue claro qué factor determinó su ocupación. Con base en los registros de puma y el tipo de vegetación, se evidenció que probablemente el puma se encuentra distribuido por toda la

porción oaxaqueña de la reserva y se señala la importancia de las zonas del este-sureste de la reserva, ya que pueden estar funcionando como corredores para el puma.

ABSTRACT

World-wide, one of the main ecological pressing issues is the decrease of wildlife species. It has been documented that mammalian carnivores, particularly the large ones, are more prone to extinction. If the extinction occurs in a top predator it could promote several direct and indirect catastrophic events in the ecosystem. The aim of this work was to determine the local distribution and state of conservation of puma (*Puma concolor*) in the Biosphere Reserve Tehuacan-Cuicatlan, Oaxaca. To accomplish this objective, puma's abundance and density were estimated through camera-trapping. Besides, factors that could determine the presence of puma and the occupancy of the three main puma preys: white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), collared peccary (*Pecari tajacu*) and white-nosed coati (*Nasua narica*) were evaluated. To determine puma abundance and density in both 2010 and 2012 a capture-recapture model for closed populations was used. In 2010 puma density was higher (2.2/100 km²) than in 2012 (1.34/100 km²). Prey biomass was the main factor influencing puma presence. Regarding prey, the variables affected differentially their occupancy. White-tailed deer occupancy increased with distance to county towns, white-nosed coati occupancy was positively influenced by elevation, and collared-peccary occupancy was unrelated to any of the variables investigated. Based on puma records and the vegetation type, it is probable that puma is distributed throughout most of the Oaxaca portion of the reserve, thus and highlighting the importance of east-southeast reserve zones, since these may function as corridors for the puma.

INTRODUCCIÓN

Actualmente una de las preocupaciones más importantes a nivel mundial, en términos biológicos, es la disminución de la biodiversidad (Ceballos *et al.*, 2015). Dentro de los factores que aceleran la pérdida de la biodiversidad, uno de los más importantes desde hace 500 años es el de origen antrópico (Dirzo *et al.*, 2014; Newbold *et al.*, 2015), específicamente la degradación del hábitat (Fahrig, 2003; Crooks *et al.*, 2011). Este fenómeno se caracteriza por la fragmentación de grandes extensiones de vegetación, lo que produce su aislamiento y paulatinamente disminuye la conectividad entre ellos (Taylor *et al.*, 1993; Fuller *et al.*, 2006), afectando la viabilidad de diferentes poblaciones de especies animales, lo que puede derivar a situaciones graves como la extinción (Crooks *et al.*, 2011).

El riesgo de extinción es diferente entre las especies animales, ya que se ha observado una correlación positiva con el tamaño corporal, resultando más vulnerables aquellas especies de mamíferos que poseen talla grande (Dirzo *et al.*, 2014). Dentro de este esquema, para los mamíferos terrestres, podemos incluir a los grandes ungulados y carnívoros (Di Marco *et al.*, 2014).

Los miembros del orden Carnivora históricamente han sido importantes dentro de la cosmogonía del ser humano y actualmente han sido utilizados como emblemas dentro diferentes estrategias de conservación debido a su gran carisma (Redford y Robinson, 2002; Sergio *et al.*, 2008; Gill, 2009; Sugiyama *et al.*, 2015). A pesar de ello, las poblaciones humanas siempre han sido un riesgo latente para los carnívoros. Los miembros de este orden, particularmente los grandes, poseen características biológicas que los hacen vulnerables, por ejemplo, requieren grandes áreas para poder sobrevivir de manera

adecuada (Sunquist y Sunquist, 2002; Treves, 2009; Powell, 2012), presiones como el cambio de uso de suelo, la tala inmoderada y la minería, paulatinamente tienen el potencial de reducir su hábitat, colocándolos en una situación frágil principalmente en los países en vías de desarrollo (Cincotta *et al.*, 2000; Newbold *et al.*, 2015). Adicionalmente, sus bajas densidades poblacionales, producto de su nivel trófico (Woodroffe y Ginsberg, 1998; Ripple *et al.*, 2014) y su larga duración de gestación, puede incrementar su vulnerabilidad (Cardillo *et al.*, 2004) debido a su lenta tasa de reclutamiento poblacional (Crooks *et al.*, 2011). Un factor de riesgo por el contacto humano-carnívoro, el cual está sujeto a la incertidumbre y donde realizar estimaciones son complicadas, es el abuso de la indiscriminada cacería, la cual puede ser generada por el miedo que representa un carnívoro grande, por los daños en el ganado, por comercio ilegal o por la competencia directa del recurso entre el ser humano y el carnívoro (Rabinowitz, 1986; Woodroffe y Ginsberg, 1998; Scognamillo *et al.*, 2002; Treves, 2009; Ripple *et al.*, 2014).

La extinción de un carnívoro es un suceso lamentable por sí mismo, este evento puede ser aún más grave si la pérdida se trata de un depredador tope que representa la punta de la cúspide de la cadena trófica, ya que las consecuencias ecológicas pueden ser severas (Terborgh *et al.*, 2001; Crooks *et al.*, 2011). La importancia ecológica de un depredador tope radica en la regulación que ejerce de los niveles tróficos inferiores en el hábitat en el que se encuentre (Terborgh *et al.*, 2001), efecto conocido como de arriba hacia abajo (top-down), en el cual limita, primero por competencia a los mesodepredadores (Crooks *et al.*, 2011), por depredación a sus presas; y finalmente a la vegetación mediante el control poblacional de herbívoros (Ripple *et al.*, 2014). Al desaparecer un depredador tope ocurren diferentes eventos ecológicos dentro del ecosistema que regulaba, tales como incremento

poblacional o sobreabundancia de presas herbívoras, lo que puede tener consecuencias severas en la vegetación, por ejemplo, en el reclutamiento y supervivencia de plántulas (Côté *et al.*, 2004); liberación por disminución de competencia hacia los mesodepredadores y en consecuencia incremento de sus poblaciones, y como efecto inmediato la subsecuente disminución de presas pequeñas producto de la liberación de estos depredadores (Crooks y Soulé, 1999); pérdidas económicas en la agricultura debido a estas nuevas condiciones en el ecosistema (Côté *et al.*, 2004; Ripple *et al.*, 2014); aumento en la propagación de enfermedades como consecuencia del incremento poblacional de reservorios (Ostfeld y Holt, 2004). Bajo este escenario, es clara la importancia ecológica y económica de los grandes depredadores, está totalmente aceptado que su presencia en los ecosistemas es un claro indicador tanto de la buena salud ecológica en el medio como de una diversidad taxonómica alta (Miller y Rabinowitz, 2002; Ripple *et al.*, 2014; Sattler *et al.*, 2014). Sus amplias distribuciones y, por consecuencia, las amplias zonas de hábitat que necesitan, lo convierten en una herramienta potencial de conservación, ya que las especies con una distribución restringida y que se sobrepongan espacialmente con la distribución de estos grandes depredadores estarían protegidas, en este sentido no sólo se protegería al gran depredador sino a las especies simpátricas (Simberloff, 1998). Gracias a esta característica, estos organismos, comúnmente conocidas como “especie sombrilla”, han sido un punto importante en las estrategias de conservación, en el planeamiento y en el manejo de reservas (Miller y Rabinowitz, 2002; Sergio *et al.*, 2008).

Felinos grandes y su estudio a través del fototrampeo

Actualmente una de las mejores técnicas para estudiar a los grandes felinos es el fototrampeo, que es una técnica no invasiva y ampliamente exitosa en el estudio de diversas especies animales poco comunes, raros, crípticos, difíciles de observar y con amplios ámbitos hogareños (Karanth, 1995; Karanth y Nichols, 1998; O'Connell *et al.*, 2011; Chávez *et al.*, 2013). Esta técnica posee múltiples funciones, pueden detectar especies elusivas, definir su distribución y documentar interacciones entre ellas, e incluso tiene la valiosa capacidad de detectar especies que se consideraban extintas o no presentes en la zona; esta baja probabilidad de detección puede ser producto de su baja densidad o de su baja probabilidad de captura (Kucera y Barret, 2011; Espinosa-Lucas *et al.*, 2015). La función del fototrampeo en estudios de fauna silvestre se ha centrado en estimaciones como la riqueza, comportamiento, abundancia, densidad y ocupación (Kucera y Barret, 2011). En cuanto a su desempeño al tener la capacidad de aportar datos para conocer la riqueza de especies y la abundancia relativa de mamíferos a nivel de comunidad, el fototrampeo ha demostrado generar mejores resultados en comparación con métodos como observación por medio de transectos lineales y estudios de rastreo (Silveira *et al.*, 2003), la ventaja radica en que el error humano es reducido mediante la estandarización de las fototruampas (Ahumada *et al.*, 2013). Estudios de felinos, cuyos objetivos han sido las estimaciones poblaciones de abundancia y densidad mediante fototrampeo, han trabajado con aquellas especies con rasgos naturales distintivos como patrones de manchas o líneas en el cuerpo que permitan la identificación individual. Para especies sin algún patrón de manchas en el cuerpo como el puma, Kelly *et al.* (2008) desarrollaron una metodología mediante la cual es posible

reconocer pumas a nivel de individuo, posteriormente su técnica se replicó en diferentes sitios con buenos resultados (Negrões *et al.*, 2010; Soria-Díaz *et al.*, 2010).

Las investigaciones sobre abundancia y densidad mediante fototrampeo han demostrado brindar buenas estimaciones (Karanth y Nichols, 1998; Silver *et al.*, 2004; Trolle y Kéry, 2005; Maffei *et al.*, 2005; Kelly *et al.*, 2008). Estas estimaciones han sido posibles gracias a las robustas bases estadísticas que sustentan el análisis. Estos principios están fundamentados en la teoría de modelación de captura-recaptura, la cual mediante historias de captura de los diferentes individuos identificados, en un lapso de tiempo definido, se estima la abundancia presente en la zona de estudio (Otis *et al.*, 1978; Nichols, 1992; O'Brien, 2011). Recientemente la metodología de captura-recaptura ha sido extendida para poder realizar inferencias más allá de la abundancia y densidad, permitiendo abordar aspectos ecológicos y espaciales como la ocupación de hábitat (MacKenzie *et al.*, 2002).

La ocupación de hábitat es la probabilidad de que un sitio o unidad de muestreo seleccionada de manera aleatoria en un área de interés esté ocupada por la especie (MacKenzie *et al.*, 2006); es decir, que por lo menos un individuo de la especie ocupe la zona. La ocupación ha sido utilizada ampliamente a lo largo de los años en los estudios de distribución (MacKenzie *et al.*, 2006). Hasta hace poco tiempo, los estudios que realizaban inferencias espaciales de proporción de área ocupada de las especies, obviaban el hecho de que difícilmente alguna especie puede ser detectada con una confiabilidad del 100% (MacKenzie *et al.*, 2002; Karanth *et al.*, 2011; Lahoz-Monfort *et al.*, 2014).

La omisión de la detección imperfecta generaba estimaciones erróneas, ya que subestimaban la ocupación, debido a que generalmente la especie no siempre es detectada en los sitios en los que se encuentra presente, es decir, el no detectar a una especie en un área no significa que la especie no esté ahí (MacKenzie *et al.*, 2002; MacKenzie *et al.*, 2006). Este tipo de errores son conocidos como falsas ausencias (Dunham y Rieman, 1999) o pseudoausencias (Engler *et al.*, 2004). Para abordar el estudio de esta variable de estado, surgieron los modelos de ocupación (MacKenzie *et al.*, 2002), los cuales están fundamentados en el hecho de que difícilmente la especie es detectada con certeza, es decir, la probabilidad de detección es menor que uno (MacKenzie *et al.*, 2002), lo que permite estimaciones robustas al no obviar esta realidad (Bailey *et al.*, 2004; O'Connell, 2006; Jathanna *et al.*, 2015).

Los modelos de ocupación estiman dos probabilidades, la probabilidad de ocupación y la probabilidad de detección. Además, los modelos de ocupación pueden incorporar información adicional para modelar la probabilidad de ocupación y detección, esta información adicional o covariables pueden ser: (a) características del hábitat, (b) del diseño de muestreo, (c) del clima o (d) de los diferentes instrumentos usados para detectar a las especies (MacKenzie *et al.*, 2002; MacKenzie *et al.*, 2006; Guillera-Arroita *et al.*, 2010).

Los modelos de ocupación son ideales para estudiar especies raras, elusivas, con baja probabilidad de captura y en donde es complicado realizar identificaciones a nivel individual en especies que carecen de marcas en el cuerpo (MacKenzie *et al.*, 2002; Linkie *et al.*, 2007). De hecho, la ocupación, en algunas situaciones, puede ser un subrogado de la abundancia (MacKenzie *et al.*, 2002; MacKenzie *et al.*, 2006). La información que se

ingresa a estos modelos son variables de estado o de presencia-ausencia (MacKenzie *et al.*, 2006), datos totalmente naturales para la técnica de fototrampeo, ya que la presencia sería la obtención fotográfica de la especie objetivo y la ausencia serían aquellas imágenes donde no fue posible captar a la especie objetivo. Recientemente el fototrampeo ha sido muy relevante para realizar estimaciones de ocupación de hábitat (Linkie *et al.*, 2007; Erb *et al.*, 2012; Burton *et al.*, 2012), particularmente en especies crípticas como los grandes felinos (Negrões *et al.*, 2010; Karanth *et al.*, 2011; Sollman *et al.*, 2012).

OBJETIVOS

El objetivo general de este estudio fue:

1. Determinar la distribución local y el estado de conservación del puma (*Puma concolor*) en la porción oaxaqueña de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Y como objetivos particulares:

1. Generar estimaciones robustas de la abundancia y densidad del puma en la zona de estudio.
2. Estimar la probabilidad de ocupación del puma y sus presas principales en la zona de estudio.
3. Identificar qué factores influyen la ocupación del puma y sus presas principales en la zona de estudio.
4. Conocer, con base en los registros actuales de puma, su distribución local en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

ANTECEDENTES

El puma (*Puma concolor*) perteneciente al orden Carnivora y a la familia Felidae, es el cuarto gato más grande del mundo, sólo por detrás del león (*Panthera leo*), el tigre (*Panthera tigris*) y el jaguar (*Panthera onca*) (Sunquist y Sunquist, 2002). Está ampliamente distribuido en el continente americano, su presencia abarca desde el norte de la Columbia Británica, Canadá, hasta la Patagonia y Chile (Logan y Sweanor, 2001). El ámbito hogareño del puma varía por sexo, para hembras se ha estimado de 50-685 km² y para machos de 150-862 km² (Hemker *et al.*, 1984; Logan y Sweanor *et al.*, 2001) y se pueden llegar a mover por día de 13 a 15 km (Elbroch y Wittmer, 2012). El ámbito hogareño es el área ocupada por un individuo en donde realiza sus actividades diarias de alimentación, reproducción y cuidado de crías, pero no incluye largos movimientos esporádicos (e.g., movimientos de exploración, dispersión) (Burt, 1943). Esta área no es fija, puede estar influenciada por diferentes factores, principalmente por la disponibilidad de alimento, por la presencia de otros pumas y por las demandas de energía del individuo (Logan y Sweanor, 2001).

Al puma se le considera como una especie de hábitos solitarios y altamente adaptable, puede vivir en un mosaico de hábitats, que van desde ecosistemas fríos como bosques boreales, secos como desiertos y selvas bajas caducifolias, hasta ecosistemas tan diversos como el bosque mesófilo de montaña (Logan y Sweanor, 2001). El puma es un depredador oportunista y generalista, gracias a esta característica su elección de presas puede estar compuesta de especies tan pequeñas como roedores hasta presas tan grandes como un wapití (*Cervus elaphus*) (Hornocker, 1970; Iriarte *et al.*, 1990; Núñez *et al.*, 2000; Logan y Sweanor, 2001). En los extremos más norteños y sureños de su distribución, la

elección y consumo de presas tiende a inclinarse por las de mayor tamaño, mientras que las regiones centrales de su distribución, es decir conforme se acercan al ecuador, tiende a elegir y consumir presas de tamaños menores (Iriarte *et al.*, 1990; Taber *et al.*, 1997; Logan y Sweanor, 2001).

El puma es considerado como depredador de punta o tope en los ecosistemas en los que se distribuye, por ello se le atribuye el potencial de regular las poblaciones de presas y de manera indirecta otros niveles tróficos (Ripple *et al.*, 2014; Wallach *et al.*, 2015). Además, es el mamífero terrestre del continente americano con la mayor distribución latitudinal en el hemisferio oeste (Logan y Sweanor, 2001). Gracias a esta característica varias especies son simpátricas a su distribución, convirtiéndolo en un instrumento ideal de conservación, ya que protegerlo no sólo implica su protección misma, sino la protección de otras especies que se solapan en su distribución (Logan y Sweanor, 2001).

Estado actual del conocimiento del puma en Canadá, Estados Unidos de América y Suramérica

La generación de información de *P. concolor* ha sido numerosa, siendo la región de Canadá y Estados Unidos en donde se ha dado un mayor impulso en la investigación de la ecología de esta especie (Kelly *et al.*, 2008; Laundré y Hernández, 2009). En este sentido, se han realizado diversos estudios abarcando aspectos como hábitos alimentarios, uso de hábitat, patrones de actividad y de dispersión, estimación de su ámbito hogareño, ocupación e idoneidad de hábitat, abundancia y densidad poblacional (Hornocker, 1970; Hemker *et al.*, 1984; Logan y Sweanor *et al.*, 2001; Dickson y Beier, 2002; Choate *et al.*, 2006; Hornocker

y Nigri, 2009; Foster *et al.*, 2010; Wainwright *et al.*, 2010; Dickson *et al.*, 2013; Newby *et al.*, 2013; Sollman *et al.*, 2012; Lewis *et al.*, 2015).

Para la región suramericana, la generación de información científica ha sido menos numerosa (Kelly *et al.*, 2008; Laundré y Hernández, 2009). La mayoría de las investigaciones realizadas se han centrado en la determinación de hábitos alimentarios, ámbito hogareño y patrones de actividad (Iriarte *et al.*, 1990; Franklin *et al.*, 1999; Polisar *et al.*, 2003; Novack *et al.*, 2005; De Azevedo., 2008; Harmsen *et al.*, 2009; Harmsen *et al.*, 2011; Elbroch y Wittmer, 2012). Aspectos como la ocupación de hábitat, la abundancia y densidad han sido menos atendidos (Kelly *et al.*, 2008; Negrões *et al.*, 2010; Di Bitetti *et al.*, 2010; Sollmann *et al.*, 2012). En el caso de la abundancia y densidad, estudios que involucren su estimación por el método de captura-recaptura mediante fototrampeo son pocos, ya que suman solo dos artículos publicados para esta región (Kelly *et al.*, 2008; Negrões *et al.*, 2010). En cuanto a la ocupación de hábitat, el escenario es bastante similar, ya que se cuenta con tres publicaciones únicamente (Negrões *et al.*, 2010; Di Bitetti *et al.*, 2010; Sollmann *et al.*, 2012).

Estado actual del conocimiento del puma en México

El conocimiento actual del puma en México es bastante parecido al suramericano, ya que el esfuerzo en la investigación realizada en el país se ha enfocado, principalmente, en hábitos alimentarios. Las principales especies de presas registradas para la dieta del puma son bastantes similares para el país, aunque destaca en importancia el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la mayoría de su distribución en México, seguido por el pecarí

de collar (*Pecari tajacu*), coatí (*Nasua narica*) y armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*) (Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; Núñez *et al.*, 2000; Luna-Soria y López-González, 2005; Rosas-Rosas *et al.*, 2008; de la Torre y de la Riva, 2009; Monroy-Vilchis *et al.*, 2009a; Gómez-Ortiz y Monroy-Vilchis, 2013).

Otros aspectos han sido menos explorados, como el conflicto entre el puma y el ganado (básicamente la escasez de estudios de este tipo se debe a la dificultad que representa cuantificar este tipo de afección a las poblaciones de este depredador) que tiende a derivar en la cacería ilegal del felino (Rosas-Rosas *et al.*, 2008; Monroy-Vilchis *et al.*, 2009a; Zarco-González *et al.*; 2012;). Al respecto, se sabe que la percepción del puma en el país como depredador de ganado está sobrestimada, en la región del norte se estimó que los eventos de depredación confirmados por el puma fueron menores al 1% (Rosas-Rosas *et al.*, 2008). Para el centro del país, específicamente en la parte sur del Estado de México, el consumo de ganado por parte del puma, si bien han sido mayores representando cerca del 10%, se consideran incidentales (Monroy-Vilchis *et al.*, 2009a).

Finalmente, los temas de la ecología del puma menos tratados han sido la abundancia-densidad, uso y ocupación de su hábitat. En la mayoría de los estados del país hay un desconocimiento de su situación poblacional (Chávez, 2005). A la fecha sólo hay dos publicaciones con estimaciones al respecto, la primera fue realizada en estado de México y la segunda en el zona norte del país (Rosas-Rosas y Bender, 2012; Soria-Díaz *et al.*, 2010).

En cuanto al análisis de uso y ocupación de hábitat de puma, ambos cuentan con sólo un estudio. El estudio de uso de hábitat fue realizado en el Estado de México y

evidenció que el puma prefiere bosques de pino-encino y evade las carreteras, los asentamientos humanos y en menor medida las pendientes pronunciadas (Monroy-Vilchis *et al.*, 2009). Por su parte, la única investigación referente a ocupación fue realizada en el sur de México, en ella estimaron una ocupación relacionada positivamente con la densidad de caminos (Towns, 2013). Lo anterior refleja huecos en información, ampliamente reconocida, con la que contamos de la especie en México (Chávez, 2005; Soria-Díaz *et al.*, 2010).

Dada la falta de información del puma disponible en México, es de suma importancia generar investigaciones que puedan brindar adecuadas estrategias de conservación en el largo plazo para el puma en el país. A diferencia de las investigaciones de ocupación realizadas en otras regiones, en muchos sitios de México y principalmente en la RBTC, la cual posee un mosaico de hábitats poco representados en estudios anteriores, el puma es el único depredador tope. Con base en lo anterior, este estudio brindará aspectos fundamentales de su ocupación cuando es el depredador dominante en su ambiente y no tiene fuertes competidores.

A pesar de que el puma históricamente se ha considerado una especie ampliamente distribuida en México, no han habido estudios que lo confirmen (de la Torre y Torres-Knoop; 2014). Por lo anterior, es necesario entender qué factores influyen los sitios ocupados por el puma y permitan hacer inferencias de su distribución a nivel local, para contestar las siguientes preguntas: ¿Qué factores afectan tanto la presencia como la ocupación del puma a nivel local y repercuten en su distribución? ¿En qué estado se encuentran sus poblaciones a nivel local?

Para contestar estas preguntas, se llevó a cabo este estudio en la porción oaxaqueña de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, en la cual se ha reportado la presencia de Puma y de tres especies de presas importantes para la dieta de este carnívoro, como lo son venado cola blanca (*O. virginianus*), pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y coatí (*Nasua narica*) (Botello, 2006).

HIPÓTESIS

La abundancia y disponibilidad de presas, es una característica que determina la presencia de diferentes especies de carnívoros (Logan y Sweanor, 2001; Carbone y Gittleman, 2002; Karanth *et al.*, 2004; Laundré *et al.*, 2007), por lo tanto se espera encontrar que:

1. Si se localizan áreas con alta abundancia de presas; entonces el puma ocupará con mayor proporción, sitios con altos índices de biomasa de presas.

Las presiones antrópicas son de las mayores amenazas que potencialmente pueden afectar a las poblaciones de los grandes depredadores (Van Dyke *et al.*, 1986; Woodroffe, 2000; Logan y Sweanor, 2001; Cardillo *et al.*, 2004; Monroy-Vilchis *et al.*, 2009b) y adicionalmente reducir las abundancias de sus presas (Novack *et al.*, 2005), particularmente porque estas presiones tienden a dirigirse hacia las mismas especies que consumen los grandes carnívoros (Renata *et al.*, 2002). En la RBTC se plantea que la agricultura, la ganadería y la cacería son actividades humanas que afectan de manera adversa a la reserva (SEMARNAT, 2013), por lo anterior se espera encontrar que:

2. La ocupación del puma sea menor en áreas con actividades antrópicas y sea mayor en aquellas zonas que impliquen un menor contacto con factores antrópicos.
3. El venado cola blanca, el pecarí de collar y el coatí incrementen su ocupación en zonas con menor actividad antrópica.

MÉTODOS

Área de estudio

La Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), se encuentra dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y está localizada al sureste del estado de Puebla y al noroeste del estado de Oaxaca (Figura 1). La porción norte de la reserva se ubica entre las coordenadas 18.876781° y -97.692047°; la porción sur está definida por las coordenadas 17.542497° y -96.720472°, mientras que la porción oriental se ubica en las coordenadas 17.649167° y -96.692047° y la occidental en las coordenadas 17.649167° -97.809792°. La reserva posee una superficie aproximada de 490, 187 km²; está representada por diversos tipos de vegetación, siendo más dominante la selva baja caducifolia (38.12 %), seguido por matorral xerófilo (25 %), bosques de encino (15.44 %), bosque de coníferas (4.84 %) y bosque de pino-encino (3.26 %), caso aparte es el bosque mesófilo ya que no se encuentra bien definida su presencia. Su rango de altitud va de los 600 a los 2,950 m, mientras que su temperatura y precipitación media anual es de 21°C y 400 mm, respectivamente. El régimen de lluvias es principalmente de verano, siendo el mes de junio y septiembre los que presentan mayor precipitación pluvial (Valiente, 1991; Carrasco, 1996; SEMARNAT, 2013).

El presente estudio se ubicó dentro de la porción oaxaqueña de la RBTC (Figura 1), y el muestreo se llevó a cabo del mes de abril de 2010 a diciembre de 2012. En el año de 2010 se inició un proyecto por la asociación civil Conservación Biológica y Desarrollo Social (Conbiodes, A. C.), la cual comenzó sus actividades de monitoreo de mamíferos silvestres en cinco localidades logrando consolidar y coordinar una red de monitoreo

participativo (Botello *et al.*, 2011). Para el año 2011 el número de localidades involucradas en esta red aumentó a 13, para finalmente en el 2012 acumular una cantidad de 19 localidades pertenecientes a la porción oaxaqueña con un área aproximada de 323 km². Las localidades involucradas fueron: a) San Gabriel Casa Blanca; b) San Antonio Nanahuatipam; c) San Juan Los Cués; d) Santa María Ixcatlán; e) Santa María Tecomavaca; f) Buena Vista; g) San Pedro Jocotipac; h) Santiago Quiotepec; i) San Pedro Jaltepetongo; j) San Pedro Chicozapotes; k) Concepción Pápalo; l) Santa María Almoloyas; m) San José del Chilar; n) San Juan Tepeuxila; o) Santa María Pápalo; p) San Juan Tonaltepec; q) Santiago Nacaltepec; r); Zoquiápam Boca de los Ríos y s) San Juan Bautista Atlatlahuca. Los datos analizados en cada uno de los apartados de esta tesis derivaron del trabajo llevado a cabo por el monitoreo de Conbiodes A.C., realizado en cada una de estas localidades correspondientes a los años ya mencionados.

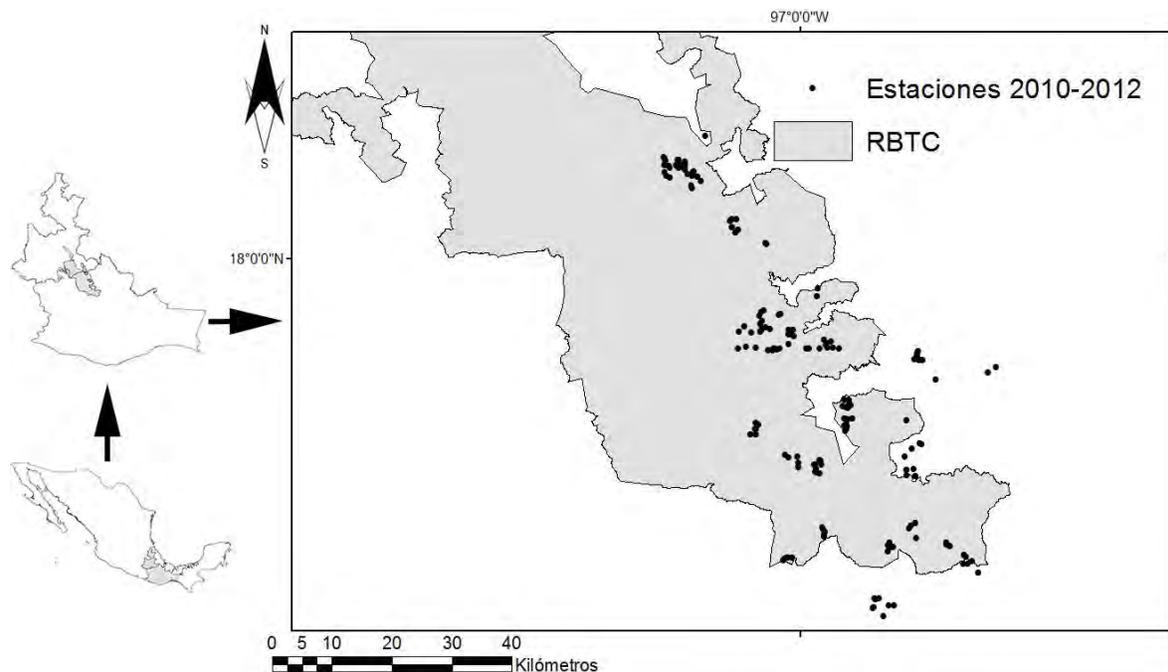


Figura 1. Estaciones de fototrampeo distribuidas a lo largo de 2010-2012 en la RBTC.

Estudio mediante fototrampeo

A lo largo de los tres años fue utilizada la técnica de fototrampeo para monitorear las diferentes localidades involucradas en la red. El interés principal de este monitoreo fue recolectar información sobre la distribución de mamíferos medianos y grandes de cada una de las localidades involucradas mediante este esquema de monitoreo. Cada una de las localidades contó, en promedio, con siete estaciones de fototrampeo equipadas con una cámara. Cada una de ellas estuvo colocada sistemáticamente cerca de senderos y separadas en cada una de las localidades por una distancia mínima de 400 m lineales, las cámaras se colocaron a una altura de 40-60 cm del suelo, atadas a árboles u objetos que permitieron su adecuada instalación. Dado que las fototrampas sólo estaban colocadas en zonas de paso, incrementaba la posibilidad de captar animales de tamaño mediano y grande. A cada estación se le registró su ubicación geográfica mediante un geoposicionador (Garmin eTrex 10). Cada estación se visitaba, en promedio, cada dos meses, se recolectó la información, se cambiaban baterías, memorias y se realizaba una revisión general del equipo, con el fin de que cada una de las cámaras estuviera en buenas condiciones para continuar obteniendo registros. Sin embargo, hubo ocasiones en las cuales se vio disminuido el número de fototrampas, ya fuera por mal funcionamiento o por robo, estas cámaras perdidas no fueron restituidas en su totalidad, lo que paulatinamente disminuyó el número de cámaras por localidad. En el año 2010 y mediados del 2011, cada una de las estaciones de fototrampeo estaba compuesta por una cámara marca Wildview Xtreme de 5 megapíxeles. Para finales de 2011 y todo el periodo de 2012 las cámaras utilizadas fueron de dos marcas: Wildview Xtreme de 5 megapíxeles y LTL Acorn de 12 megapíxeles. Cada cámara estuvo programada para permanecer activa las 24 horas del día, una vez obtenido un evento

fotográfico, ocurría un retraso de 30 segundos entre cada uno de estos eventos, para el caso de las cámaras LTL Acorn, el registro fotográfico fue seguido por un registro de video de 15 segundos de duración. Cada fotografía y video registraba la hora y la fecha. El rango de elevación de las estaciones varió de los 252 a los 2,711 msnm. El esfuerzo de muestreo en cada estación fue calculado como el número de días (ciclos de 24 hrs) que permaneció activa cada cámara hasta que se quedaron sin energía las baterías o la memoria quedaba saturada de información, en este punto hay algunas consideraciones que son necesarias mencionar. En el proceso de colecta de información no fue posible contar con toda la información de campo, debido a que en el primer año y parte del segundo no se realizaron anotaciones de manera sistemática por los diferentes equipos involucrados en el monitoreo de Conbiodes A.C., por lo que en muchas ocasiones sólo contaba con la información de las fechas del inicio y fin de toma de imágenes de las estaciones de fototrampeo, para poder realizar el cálculo del esfuerzo de muestreo. Para solucionar este inconveniente y calcular el esfuerzo de muestreo de forma adecuada, sólo se tomó en cuenta estaciones que estuvieran activas, por lo menos, 24 horas. Aquellas estaciones que no cumplían con este requisito no fueron consideradas. Esto permitió no sobrestimar el cálculo del esfuerzo de muestreo.

Un punto importante a tomar en cuenta en este tipo de monitoreo fue que las localidades no fueron visitadas de manera equitativa, la mayoría de las estaciones no permanecieron fijas geográficamente todo el periodo de muestreo, lo que generó que el esfuerzo en cada estación fuera variable por ubicación espacial. La decisión de la permanencia de cada una de las estaciones la llevaba a cabo el comité de vigilancia ambiental de cada una de las comunidades, y la elección del nuevo sitio se proponía entre Conbiodes y cada uno de los comités. El tiempo mínimo que una estación de fototrampeo

duraba en su ubicación era de 2 a 3 meses. Los comités de vigilancia ambiental son grupos compuestos por personas de cada una de las comunidades que se encargan de salvaguardar los recursos naturales de la reserva.

Abundancia de puma e identificación individual

Selección de estaciones de fototrampeo

Dos supuestos importantes para estimar la abundancia son: 1) la población de la especie objetivo es cerrada; es decir, no hay pérdidas o ganancias en la población, lo que significa que no pueden entrar nuevos individuos ya sea por nacimientos o inmigración y tampoco puede haber bajas por emigración o muerte; y 2) todos los individuos que están presentes en el área de estudio tienen una probabilidad mayor a cero de ser detectados (Karanth y Nichols, 1998). Para cumplir el primer supuesto, los datos fueron separados cada tres meses, este intervalo se ha comprobado como óptimo para obtener estimaciones robustas de abundancia y no violar el supuesto de población cerrada en gatos grandes (Karanth y Nichols, 1998; Silver *et al.*, 2004; Kelly *et al.*, 2008; Negrões *et al.*, 2010). Para cumplir el segundo supuesto, se tomaron las estaciones que estuvieron separadas por lo menos a 1 km de distancia entre ellas. Para realizar este proceso de selección se utilizó el software ArcMap 9.3. En este paso hubo dos maneras de elegir las cámaras, el primero donde sólo bastó con definir la cámara de la cual se calcularía una distancia de por lo menos 1 kilómetro a la cámara siguiente y la segunda manera, en donde una vez que se definía la cámara de la cual se tomaría la distancia para elegir la siguiente, en lugar de encontrar una cámara, se encontraba con un grupo de cámaras (recordar que la mayoría de las cámaras

estaban distanciadas por 400 m lineales), convirtiéndolas a cada una de ellas que componían ese grupo en ubicaciones potenciales de ser elegidas. Dadas las anteriores características, para elegir una sola cámara de este grupo se utilizó un proceso aleatorio, una vez elegida la cámara se procedía con la búsqueda o discriminación si se enfrentaba a otro grupo de cámaras. De cada una de las cámaras resultantes del proceso de selección, fueron recolectadas todas las imágenes de puma pertenecientes a esas cámaras. Una vez obtenidas las imágenes, se procedió a separar las cámaras por intervalos de tres meses, con base en esta selección y con el número de fotos involucradas en cada intervalo, se definieron como intervalos potenciales aquellos que estuvieran representados por el mayor número de imágenes de puma. Los intervalos de muestreo con mayor número de imágenes fueron los meses de agosto-octubre de 2010 ($n = 18$) y de septiembre-diciembre de 2012 ($n = 12$). El número de cámaras involucradas para el análisis del periodo de 2010 estuvo representado por 15 y para el periodo de 2012 fueron un total de 26.

Cada una de las imágenes de puma correspondientes a cada uno de los dos intervalos fue analizada para reconocer marcas que potencialmente permitieran identificar a cada individuo. Estas marcas fueron divididas en tres categorías: 1) marcas obvias: torceduras de la cola, cicatrices, muescas en las orejas; 2) marcas menos obvias: cicatrices que sanan con el tiempo, coloración de la punta y anillo de la cola y 3) marcas sutiles: manchas en las piernas, coloración en la parte inferior de las piernas, forma del cuerpo, postura de la cola y el cuerpo (Kelly *et al.*, 2008). Una vez identificados los pumas, se construyó una historia de captura por intervalo, conocidas como matrices X (Otis *et al.*, 1978; White *et al.*, 1982), donde cada fila de la matriz describe la historia de captura de un individuo y cada columna representa una ocasión de captura, la cual, a su vez, está

representada por uno o varios días del periodo de muestreo (Karanth y Nichols, 1998; Silver, 2004). El intervalo de 2010 estuvo representado por un total de 10 ocasiones de captura, cada una de estas ocasiones duro 9 días; mientras que para el intervalo de 2012 estuvo representado por 12 ocasiones que duraron, cada una de ellas, 7 días. Cada celda de la matriz puede ser ocupada por 0 o un valor de 1, el 0 representa un evento cuando el animal no se capturó, mientras que el 1 indica que el animal se capturó en esa ocasión (Karanth y Nichols, 1998; Silver *et al.*, 2004).

Para analizar cada una de las diferentes historias de captura se utilizó el programa CAPTURE (Otis *et al.*, 1978; Rexstad y Burnham, 1991), disponible en línea en la siguiente página <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/capture.html>. CAPTURE pone a prueba diversos modelos que asumen diferentes fuentes de variación en la probabilidad de captura para poder estimar la abundancia, además de realizar una prueba estadística de población cerrada. El primero modelo, M_0 , asume que no hay variación entre individuos y todos tienen la misma probabilidad de captura. El segundo modelo, M_h , asume que hay heterogeneidad en la probabilidad de captura entre los individuos. El tercer modelo, M_t , se basa en variaciones temporales, asume diferente probabilidad de captura en cada ocasión, pero dentro de cada una de las ocasiones la probabilidad de captura de cada individuo es igual. Y en el cuarto modelo, M_b , la probabilidad de captura varía con el comportamiento, es decir, asume que la probabilidad de captura es diferente para individuos previamente capturados (fotografiados) y los que aún no lo son (White *et al.*, 1982; Karanth y Nichols, 1998). Adicionalmente, CAPTURE calcula todas las combinaciones de los modelos anteriores (White *et al.*, 1982; Karanth y Nichols, 1998; Negrões *et al.*, 2010).

Para conocer la densidad de puma es indispensable la estimación de la abundancia proveída por CAPTURE y la estimación del área efectiva de muestreo. Esta área fue calculada con base en el promedio de la distancia máxima viajada (MMDM por sus siglas en inglés) por diferentes recapturas de pumas individuales en cada uno de los intervalos de cada año. Dado que se tuvieron pocas recapturas de pumas individuales en cámaras diferentes, se utilizaron estimaciones de MMDM de otro estudio de fototrampeo de puma en México en la reserva natural de la sierra de Nanchititla (Soria-Díaz *et al.*, 2010). El criterio para la selección de este sitio fue la gran similitud que comparte solamente en tipos de vegetación con la RBTC. Si bien, el uso de MMDM de otros sitios con el mismo tipo de vegetación no ha sido probado en estudios de fototrampeo, si ha sido propuesto en estudios de radiotelemetría cuando la muestra es pequeña (Soisalo y Cavalcanti, 2005). Adicionalmente, el utilizar MMDM de otra zona del país con tipos de vegetación similares permitió estimaciones más robustas tanto del MMDM como del área efectiva de muestreo, haciendo posible obtener una muestra más grande y disminuir la varianza (Silver, 2004). El MMDM promedio obtenido, a partir de los resultados del presente estudio más los del estudio realizado en Nanchititla, representó el radio de un área de influencia colocada alrededor de cada una de las estaciones de fototrampeo (Wilson y Anderson 1985; Soisalo y Cavalcanti, 2006), el polígono resultante de esta superposición de áreas alrededor de las estaciones corresponde a el área efectiva de muestreo (Silver, 2004), la cual fue calculada mediante el programa ArcMap 9.3 utilizando la extensión Hawth's Tools (Beyer, 2004). Dada las características del tipo de muestreo, donde cada localidad contaba con un número promedio de estaciones de fototrampeo y no formaba un continuo total con las estaciones de las localidades adyacentes, al aplicar el valor del área a cada una de las estaciones, se generaron varios polígonos independientes, a estos polígonos se les estimó su área total y se

sumaron (Silver, 2004). La sumatoria total representa el área efectiva de muestreo en km^2 , por lo tanto, la densidad es la resultante de dividir la abundancia de pumas (individuos) estimada por CAPTURE, entre el área efectiva de muestreo ($\text{individuo}/\text{km}^2$). A la densidad estimada se le calcularon los errores estándar como lo especifican Karanth y Nichols (1998).

Modelos de ocupación

A diferencia de los modelos de abundancia-densidad, los modelos de ocupación son más flexibles, es decir, permiten conocer que factores externos pueden estar influenciado la ocupación de una especie en particular; en este sentido fue un punto fundamental realizar estos modelos para conocer que variables pueden estar influenciando en su ocupación.

Dentro de los modelos de ocupación hay una gran variedad de modelos con distintos objetivos (ver MacKenzie *et al.*, 2006), para la propuesta de este estudio se utilizaron los modelos de una temporada. Al igual que los modelos utilizados para estimar abundancia, los modelos de ocupación de una temporada necesitan cumplir algunos supuestos, en este caso son cuatro: 1) La ocupación se considera cerrada, es decir, no cambia por un intervalo de tiempo definido, por lo que ningún sitio dentro del área de muestreo es ocupado ni desocupado; 2) La probabilidad de ocupación es constante en los sitios, aunque puede diferir cuando se modela con covariables; 3) La probabilidad de detección es constante en todos los sitios y ocasiones de muestreo o está en función de covariables de sitio o de muestreo y 4) la detección de la especie en un sitio es independiente de su detección en otros sitios (MacKenzie *et al.*, 2006). La omisión de algún supuesto puede derivar en

estimaciones sesgadas y las inferencias de cómo afectan las covariables a cada una de las estimaciones pueden ser erróneas (MacKenzie *et al.*, 2006).

Para cumplir con los cuatro supuestos, cada una de las estaciones de las 19 localidades fue separada sistemáticamente por intervalos de tres meses por una distancia mínima de 1 km, siguiendo la misma metodología para los análisis de abundancia y densidad de puma ya descritos, lo que permitió tener un tiempo de ocupación cerrada e independencia entre los sitios. Para realizar estos modelos sólo fueron utilizadas las estaciones del año de 2012, ya que en este año hubo una mayor cantidad de estaciones lo que potencialmente aumentó tanto el número de sitios a elegir como el número de detecciones. La ocupación ingenua es el resultado de dividir el número de sitios de muestreo donde se detectó la especie objetivo por el número de sitios totales del muestreo de cada intervalo “*i*” (MacKenzie *et al.*, 2002). Por ello, una vez definidas las estaciones, se eligieron aquellos intervalos de tres meses que contaran con el mayor valor de ocupación ingenua (MacKenzie *et al.*, 2002), lo que incrementó la posibilidad de obtener estimaciones más robustas de ocupación de puma y de sus tres presas principales reportadas para la RBTC: venado cola blanca, pecarí de collar y coatí (Botello, 2006). Los intervalos de tiempo que se definieron para estimar ocupación fueron enero-marzo de 2012 para venado cola blanca y coatí, y septiembre-diciembre de 2012 para puma y pecarí de collar. En cada una de las estaciones se estimó la probabilidad de ocupación (ψ) y de detección mediante el uso de la función de máxima verosimilitud (MacKenzie *et al.*, 2002). De manera homóloga a los análisis de abundancia, se realizaron historias de detección para cada una de las fototruampas (H_i) mediante el formato de matriz X (Otis *et al.*, 1978) para cada uno de los intervalos, donde cada una de estas ocasiones está representada por nueve días, lo que nos

dio un total de diez ocasiones de detección. Se eligieron diez ocasiones dado el valor bajo de las ocupaciones ingenuas registradas (MacKenzie *et al.*, 2002). Cada intersección entre filas y columnas de las historias fueron llenadas con tres tipos de datos: 0 representa un evento en el que la especie no fue detectada; 1 significa detección de la especie, y “.” representa una observación perdida (MacKenzie *et al.*, 2002; MacKenzie *et al.*, 2006). Por observación perdida nos referimos a aquellas ocasiones en donde algún evento (e.g., vehículo averiado, mal tiempo, falta de recursos económicos, etc.) hizo imposible revisar alguno de los sitios de muestreo, estas observaciones perdidas no aportan información al proceso de verosimilitud del modelo (MacKenzie *et al.*, 2002).

Cada una de las historias de detección creadas fueron analizadas en el programa R, versión 3.1.2 mediante el paquete “Unmarked” (Fiske y Chandler, 2011). Adicionalmente, en cada uno de los sitios de muestreo de cada intervalo fueron utilizadas seis variables para modelar probabilidad de ocupación (ψ) y de detección (p) en pumas y sólo cinco de ellas fueron utilizadas para modelar presas (Tabla 1). Las variables continuas fueron estandarizadas a valores Z , a excepción de la variable biomasa de presas que previo a la transformación Z , se le realizó una transformación de raíz cuadrada, dado que los datos tenían un sesgo positivo muy grande. La transformación a valores Z se realizó con el fin de que cada una de las variables estuviera representada por una media de 0 y una desviación estándar de 1. Además, esta transformación permite al algoritmo de modelación estimar de una manera más precisa aquellos parámetros derivados de variables con órdenes de magnitud muy diferentes (Cooch y White, 2002).

Los datos de la elevación (altura sobre el nivel del mar) fueron tomadas mediante un geoposicionador (Garmin eTrex 10) en cada una de las sitios de muestreo. La capa

geográfica de carreteras pavimentadas fue obtenida de la capa de Red Vial, Red Nacional de Caminos (RNC) escala 1:250, 000 (INEGI, 2014), la posición de los ríos permanentes fueron extraídos de la capa de Ríos de México escala 1:250, 000 (INE, 2014) y la ubicación de las cabeceras municipales fueron obtenidas de la capa Cabeceras municipales, 2000 (CONABIO, 2004); mientras que los datos de vegetación fueron extraídos de la serie V de uso de suelo y vegetación escala 1:250, 000 (INEGI, 2013) y fueron agrupados en dos categorías: 1) Vegetación conservada = reúne todo origen de vegetación primaria y 2) Vegetación alterada = reúne todo origen de vegetación secundaria y de uso antrópico. Esta recategorización fue necesaria, fundamentalmente por el pequeño número de muestras que tuvimos, lo que permitió disminuir el número de parámetros a estimar en cada uno de los modelos que contaran con la variable de vegetación. La recategorización es un compromiso, por un lado se gana precisión en el estimado de la variable de vegetación, pero se sacrifica información; es decir, los diferentes tipos de vegetación presentes en el sitio de estudio agrupados en las dos categorías.

Para obtener la biomasa de presas principales de puma en cada una de las estaciones de fototrampeo fue necesario definir tres pasos previos: 1) Registros independientes; 2) Índice de abundancia relativa e 3) Índice de biomasa de presas. Los registros independientes fueron considerados de acuerdo a los siguientes criterios: a) Cuando un registro o grupo de registros de la especie presa “*i*” difería del siguiente por un ciclo de 24 horas; b) Cuando no había duda de la identificación individual del organismo de la especie de presa “*i*” registrada con base en manchas, cicatrices o alguna otra característica que nos permitiera su correcta identificación individual (Monroy-Vilchis *et al.*, 2010).

El índice de abundancia relativa (IAR) fue calculado de la siguiente forma:

$$IAR_i = \left(g_i \sum_j p_{ij} / \sum_j nt_j \right) \times 100$$

Donde g_i es el tamaño de grupo promedio de la especie presa “ i ” con base en bibliografía (N. Negrões, comunicación personal, 28 de octubre, 2015); p_{ij} es el número de detecciones independientes de esa especie presa; nt_j es el número de noches trampa para la estación de fototrampeo j (Kawanishi y Sunquist, 2004; Negrões *et al.*, 2010). La obra considerada para determinar el tamaño del grupo fue Ceballos y Oliva (2005), a excepción del tamaño de grupo de coatí, el cual fue determinado con base en el grupo promedio de los registros independientes, ya que el grupo promedio de las estaciones de fototrampeo defirió mucho de la bibliografía utilizada.

El índice de biomasa de presas (IBP), fue el producto de multiplicar el IAR de la especie presa “ i ” de la estación de fototrampeo “ i ”, por el peso promedio de la edad adulta de la especie presa “ i ” (Negrões *et al.*, 2010; Burton *et al.*, 2012). Los pesos promedios de cada una de las presas principales de puma fueron consultados de la base de panTHERIA (Jones *et al.*, 2009). Individuos juveniles no fueron considerados en la estimación de la biomasa. Finalmente, las variables continuas fueron separadas en grupos de dos para realizar pruebas de colinealidad, aquellas variables con coeficientes de correlación altos no fueron consideradas dentro de un mismo modelo (Trudeau *et al.*, 2012).

Tabla 1. Variables utilizadas en los modelos de ocupación de puma, venado cola blanca, pecarí de collar y coatí

Variable	Medida	Artículos
Distancia a carreteras pavimentadas*	Distancia a la carretera más próxima medida en metros	Trombulak y Frissell C., 2000; Fahrig L, Rytwinski T., 2009.
Distancia a ríos permanentes*	Distancia de la estación de fototrampeo al río permanente más cercano medida en metros	Zervanos y Day., 1977; Valenzuela y Ceballos., 2000; Mandujano <i>et al.</i> , 2004; Sollmann <i>et al.</i> , 2012.
Distancia a cabecera municipal*	Distancia de la estación de fototrampeo a la cabecera municipal más cercana medida en metros	Peres, 1996; Cullen <i>et al.</i> , 2000; Parks y Harcourt, 2002; Galindo-Leal y Weber, 2005; Valenzuela, 2005; Delfín-Alfonso <i>et al.</i> , 2009; Woodroffe, 2000.
Elevación*	Elevación registrada en cada una de las estaciones de fototrampeo medida en metros sobre el nivel del mar.	Segura, 1998; Albert <i>et al.</i> , 2004; Valenzuela y Ceballos., 2000; Monroy-Vilchis <i>et al.</i> , 2009b; De Angelo <i>et al.</i> , 2011.
Tipo de vegetación*	Vegetación registrada en cada una de las estaciones de fototrampeo de acuerdo a la categoría asignada. VA = vegetación alterada (0); VC = vegetación conservada (1)	Fragoso, 1999; Reyna y Tanner, 2005; Monroy-Vilchis <i>et al.</i> , 2009b; Valenzuela y Ceballos., 2000; De Angelo <i>et al.</i> , 2011.
Biomasa de presas	Producto resultante de multiplicar el IAR de la especie de “i” por el peso promedio en gramos en la edad adulta de la especie “i”	Negrões <i>et al.</i> , 2010; Burton <i>et al.</i> , 2012.

* Variables que fueron utilizadas para la realización de modelos de ocupación en presas.

La construcción de modelos inició con el modelo constante, donde tanto la probabilidad de ocupación (ψ), como la de detección no varían durante la duración del muestreo, $\psi_{(.)}p_{(.)}$. Posteriormente, la probabilidad de detección se mantiene constante y se permite que la probabilidad de ocupación varíe en función de las covariables, $\psi_{(covariables)}p_{(.)}$; en el siguiente paso se dejó constante la probabilidad de ocupación, (ψ) y se permitió que la probabilidad de detección variara en función de las covariables, $\psi_{(.)}p_{(covariables)}$. Finalmente, se proponen los modelos que mejor se ajusten a los datos y que brinden explicaciones con base en la biología de cada una de las especies (Burnham y Anderson, 2002), los modelos propuestos pueden adquirir cualquiera de las siguientes formas:

$$\psi_{(.)}p_{(.)}, \psi_{(covariables)}p_{(.)}, \psi_{(.)}p_{(covariables)} \text{ y } \psi_{(covariables)}p_{(covariables)}$$

Para ordenar cada uno de los modelos creados de acuerdo a su importancia, se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC). Este criterio selecciona y ordena a los diferentes modelos en importancia con base en tres valores: 1) AIC; 2) wAIC o peso AIC y 3) Δ AIC. El modelo que mejor explica los datos es el que tenga el valor más pequeño de AIC. AIC es un valor numérico que por sí mismo carece de sentido, la importancia la adquiere de la comparación con los diferentes valores de AIC de los modelos creados. El peso de AIC da el apoyo relativo que tiene cada modelo, por lo que el valor más alto registrado será el modelo más importante y que explica mejor nuestros datos; en algunas ocasiones es visto como la probabilidad de que un modelo “*i*” sea el mejor modelo (Symonds y Moussalli, 2011). El Δ AIC mide la diferencia entre el valor AIC de un modelo particular con respecto al AIC del mejor modelo, es decir, cada uno de los modelos es comparado con el modelo considerado como el “mejor”. Por lo tanto, un Δ AIC < 2 sugiere que todos los modelos menores a 2 son equivalentes al mejor modelo, por lo que no se

puede afirmar cuál de todos ellos explica mejor los datos. Una diferencia de ΔAIC con valores mayores a 2 pero menores que 7 indica poca oportunidad de esos modelos a explicar nuestros datos, mientras que modelos con valores de $\Delta AIC > 7$ tienen nula oportunidad explicar nuestros datos (Burnham y Anderson, 2002). Adicionalmente, para cada uno de los modelos propuestos donde la ocupación estaba en función de variables, su probabilidad de ocupación se estimó mediante la siguiente fórmula como lo sugiere MacKenzie *et al.* (2002):

$$\bar{\psi} = \frac{\sum_{i=1}^N \hat{\psi}_i}{N}$$

Donde el subíndice i hace referencia a los sitios, N al número total de sitios ocupados para modelar ocupación, y $\hat{\psi}$ es la probabilidad de ocupación promedio estimada para cada uno de los modelos.

Comúnmente al construir modelos surgen diversos modelos con valores de ΔAIC que los hacen buenos candidatos (e.g., $\Delta AIC < 2$), siendo todos ellos viables para explicar los datos; es decir, hay incertidumbre en la selección del mejor modelo. Bajo este escenario es necesario aplicar un método conocido como modelo promediado (Burnham y Anderson, 2002; Anderson, 2008; Lukacs *et al.*, 2009; Symonds y Moussalli, 2011). El modelo promediado considera la incertidumbre existente en la selección de los modelos candidatos, por lo tanto no es claro qué modelo y qué combinación de variables es la mejor (Lukacs *et al.*, 2009). El modelo promediado toma en cuenta los valores estimados de cada uno de los modelos y los pondera. El resultante es un modelo global ponderado con base en los parámetros estimados y errores estándar de cada uno de los modelos. El modelo

promediado que se utilizó es conocido como modelo promediado completo (Lukacs *et al.*, 2009) y es calculado de la siguiente manera:

$$\tilde{\theta} = \sum_{i=1}^R w_i \hat{\theta}_i$$

Donde el subíndice i hace referencia a los modelos; w_i al peso del modelo “ i ”; $\hat{\theta}_i$ al parámetro “ i ” estimado del modelo “ i ”; y $\tilde{\theta}$ es la estimación promediada del modelo. θ denota algún parámetro genérico de interés (Burnham y Anderson, 2002).

Del mismo modo se realizó una ponderación en la estimación de la varianza incondicional, la cual es la representación de una varianza que toma en cuenta la incertidumbre en la selección del modelo, por lo tanto, es una varianza global o representativa de todos los modelos candidatos (Lukacs *et al.*, 2009; Symonds y Moussalli, 2011).

$$\hat{var}(\tilde{\theta}) = \sum w_i [\hat{var}(\hat{\theta}_i) + (\hat{\theta}_i - \tilde{\theta})^2]$$

Donde $\hat{var}(\hat{\theta}_i)$ es la varianza estimada de un parámetro de interés; y $\hat{var}(\tilde{\theta})$ es la varianza incondicional del modelo promediado (Lukacs *et al.*, 2009; Symonds y Moussalli, 2011).

Por último, para medir la confiabilidad de cada uno de los modelos creados, se aplicó una prueba de bondad de ajuste conocida como factor de inflación de la varianza o coeficiente de dispersión = \hat{c} , con 10,000 remuestreos bootstraps (MacKenzie y Bailey, 2004; MacKenzie *et al.*, 2006). Básicamente, \hat{c} mide el ajuste de un modelo “ i ” a los datos

analizados. La prueba es aplicada al modelo global ó al que tenga una mayor cantidad de parámetros, la lógica es que si el modelo más parametrizado tiene buen ajuste, cualquier modelo con menos parámetros también lo tendrá. Valores de \hat{c} iguales o aproximados a 1, indican un buen ajuste del modelo, valores en el rango de 2-4 indican falta de ajuste del modelo (MacKenzie y Bailey, 2004; MacKenzie *et al.*, 2006).

Estimación de probabilidad de presencia (φ) del puma en la RBTC

Dado los pocos registros obtenidos de puma y dada su baja ocupación ingenua en cada uno de los intervalos formados por tres meses, no fue posible obtener modelos de ocupación robustos, esto imposibilitó la construcción de modelos que permitiera realizar inferencias de ocupación y detección en puma, básicamente se debió a que las estimaciones finales de los modelos no tuvieron sentido biológico, es decir, los errores estándar sobrepasaban al uno; aspecto clave para tener estimados confiables. Por ello, dada la nula posibilidad de brindar resultados que estimaran tanto la probabilidad de ocupación y de detección, se propuso medir la probabilidad de presencia (φ) de puma en la RBTC mediante modelos de regresión logística con distribución binomial. El inconveniente de estas regresiones es que no permiten estimar la probabilidad de detección, es decir, asumen que la probabilidad detectar a la especie es igual a 1. Sin embargo, estos modelos son más flexibles al permitir considerar todo el periodo de estudio, lo que dio la posibilidad de construir modelos con todo el periodo de estudio (abril de 2010 a diciembre de 2012).

Se siguieron los mismos criterios utilizados en los modelos de abundancia y ocupación para la selección de estaciones de fototrampeo, la única diferencia fue que en

lugar de elegir estaciones por periodos de tres meses, se eligieron estaciones correspondientes al periodo total de estudio. En las pruebas de colinealidad se encontró alta correlación ($r > 0.9$) entre carreteras y los ríos, por lo que se decidió, con base en la biología del puma, dejar la variable ríos (Núñez *et al.*, 2002; Dickson *et al.*, 2005; De Angelo *et al.*, 2011). La construcción de modelos cambió, ya que sólo se estimó una probabilidad, probabilidad de presencia (φ). La forma de ordenar los modelos con base en los criterios utilizados para AIC fueron los mismos, al igual que la estimación del modelo promediado. Para verificar el correcto ajuste de los modelos, apliqué la prueba de bondad de ajuste de Hosmer-Lemeshow (2000) al modelo global o más parametrizado. Los análisis fueron llevados a cabo en R versión 3.1.2, mediante los paquetes de MASS (Venables y Ripley, 2002) y bbmle (Bolker, 2012).

RESULTADOS

El año 2010 estuvo representado por un esfuerzo de muestreo, medido como el número de días que cada cámara permaneció activa, de 1,092 noches-trampa (media = 29.5; D. E. = 25.9; rango = 2-93); para el año 2011 el esfuerzo de muestreo fue de 4, 050 noches-trampa (media = 50; D. E. = 44.9, rango = 1-158); para el año 2012 el esfuerzo de muestreo fue de 7,741 noches-trampa (media = 68.5; D. E. = 52.1; rango = 3-207). Y el esfuerzo de muestreo total por los tres años fue de 12,883 noches-trampa (media = 55.8; D. E. = 48.3; rango = 1-207).

Se obtuvo un total de 36 registros de puma para el año 2010, 10 registros para el año 2011 y 33 registros para el año 2012, sumando una cantidad total de 79 registros (Tabla 2).

Muchos de los registros estuvieron representados por eventos consecutivos de un solo puma ($n = 12$), y por una pareja de crías ($n = 5$), dando un total de 17 registros. Varias imágenes registraron de manera incompleta al puma ($n = 19$) y en algunas más la calidad de la imagen fue baja ($n = 11$). Sin embargo, muchas de ellas poseían características con las que fue posible determinar si se trataban de recapturas de pumas ya identificados. Adicionalmente, se obtuvieron registros de hembras con sus crías, aunque sólo ocurrieron para el año de 2010, para el año 2012 se registró una pareja de crías. Las crías no fueron tomadas en cuenta para la estimación de la abundancia y densidad (Karanth y Nichols, 1998). La localidad que registró más imágenes de puma fue Santa María Tecomavaca (STM), seguida de Santiago Quiotepec (SQ) para el año 2010 (Figura 2a). Para el año 2011 la localidad con más registros fue San José del Chilar (SJCh), seguida por San Juan Tepeuxila (SJT) (Figura 2b), y para el 2012 San José del Chilar (SJCh) y Santa María Ixcatlán (SMI) ocuparon el primero y segundo lugar, respectivamente (Figura 2c).

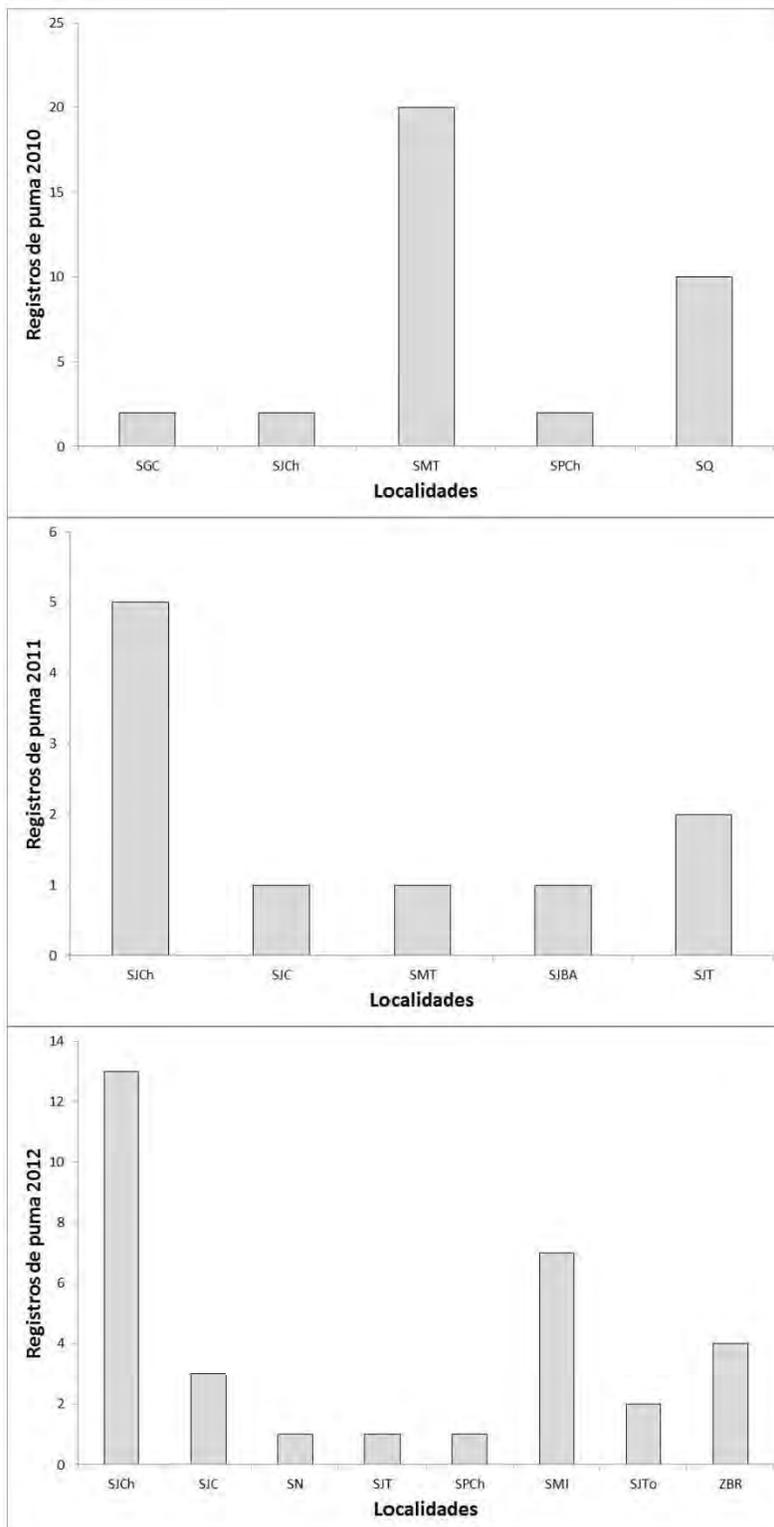


Figura 2. Número de registros de puma obtenidos en cada una de las localidades de la RBTC para los años: a) 2010, b) 2011 y c) 2012. SGC: San Gabriel Casa Blanca; SJCh: San José del Chilar; SMT: Santa María Tecomavaca; SPCh: San Pedro Chicozapotes; SQ: Santiago Quiotepec; SJC: San Juan de los Cués; SJBA: San Juan Bautista Atlatlahuca; SJT: San Juan Tepeuxila; SN: Santiago Nacaltepec; SJTo: San Juan Tonaltepec; SMI: Santa María Ixcatlán; ZBR: Zoquiápan Boca de los Ríos

Tabla 2. Medidas derivadas de la estimación del esfuerzo de muestreo así como registros obtenidos de puma (*Puma concolor*) por año en la RBTC

	2010	2011	2012	Total (Tres años)
Esfuerzo de muestreo total	1,092	4,050	7,741	12,883
Media	29.5	50	68.5	55.8
D. E.	25.9	44.9	52.1	48.3
Rango	2-93	1-158	3-207	1-207
Registros de puma (<i>Puma concolor</i>)	36	10	33	79

Abundancia y densidad de puma en la RBTC

Se identificó un total de cinco y cuatro individuos para el año 2010 y 2012, respectivamente. El modelo mejor apoyado para ambos años fue el modelo M_0 seguido del modelo M_h ; sin embargo las estimaciones de abundancia que se reportan fueron las estimadas mediante el modelo M_h , ya que de acuerdo a Karanth (1995), Karanth y Nichols (1998), el modelo M_h es el que explica mejor la biología de los grandes felinos y, específicamente, para puma (Kelly *et al.*, 2008). La estimación de abundancia, de acuerdo al modelo M_h , fue mayor para el año 2010 que para el 2012; sin embargo, el área efectiva de muestreo fue menor para el año 2010 (Figura 3a) y mayor para 2012 (Figura 3b). En ambos años el área de influencia añadida a cada una de las estaciones de fototrampeo fue de 3.1 km, no se violó el supuesto de población cerrada y la probabilidad de captura fue mayor para el año 2012. Finalmente la estimación de densidad fue mayor para el año 2010 con 2.2 pumas/100 km² y menor para el 2012 con 1.34 pumas/100 km² (Tabla 3).

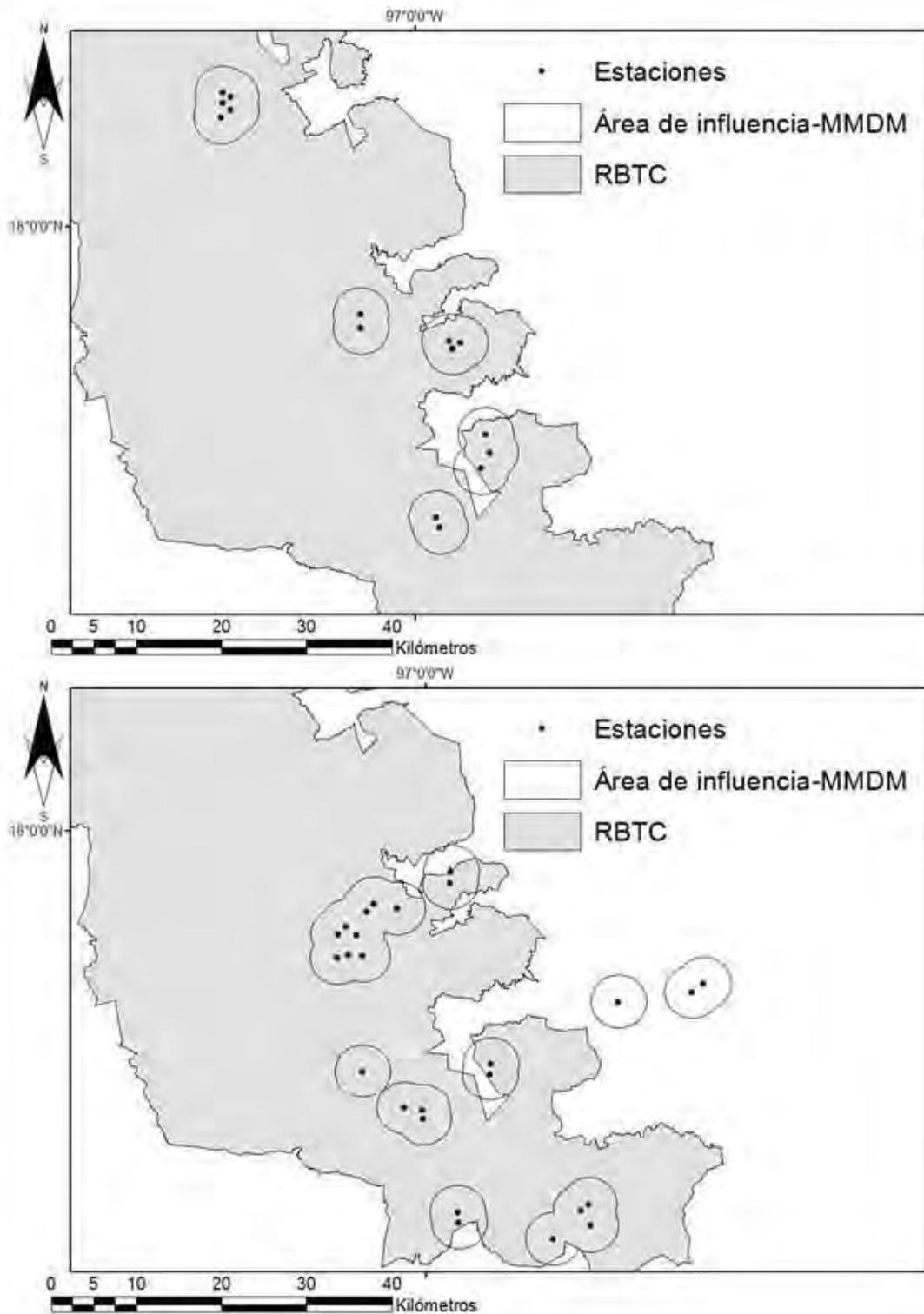


Figura 3. Área efectiva de muestreo resultante de la sumatoria de cada una de las áreas de influencia estimadas para los años: a) 2010 y b) 2012

Tabla 3. Estimación de abundancia y densidad de puma en la RBTC para los años 2010 y 2012

Año	Individuos identificados	Capturas - recapturas	Pruebas de población cerrada*		Tamaño población estimado M_h^{**} (EE)	MMDM (km)***	Área efectiva de muestreo (km^2)	Densidad/100 km^2 (EE)
			Valor Z	Valor p				
2010	5	7	-0.70	0.24	5 (2.40)	3.1	230.30	2.2 (1.04)
2012	4	7	-1.18	0.12	6 (1.90)	3.1	444.94	1.34 (0.43)

* H_0 = Asume que la población es cerrada para el periodo de estudio “i”

** M_h = Modelo donde la probabilidad de captura es heterogéneo entre individuos

*** MMDM = Promedio de la distancia máxima de desplazamiento por tres meses

Probabilidad de presencia (φ) de puma en la RBTC

El modelo con mejor ajuste fue el que involucró sólo la variable de biomasa de presas con un peso Akaike de 0.21 y con una probabilidad de presencia de 0.24, los siguientes cinco mejores modelos también tuvieron buen apoyo, con base en sus valores obtenidos con un valor por debajo de un $\Delta AIC < 2$, cada uno de ellos, a excepción del modelo nulo, presentó la variable biomasa de presas sugiriendo una gran importancia en la presencia de puma (Tabla 4). La segunda variable que tuvo mayor representatividad dentro de los modelos más apoyados fue la distancia a ríos, seguida por la variable tipo de vegetación, distancia a cabeceras municipales y elevación; sin embargo, la variable elevación no formó parte de los modelos con mejor ajuste (Tabla 4). El modelo global tuvo buen ajuste lo que indica que cualquier modelo de los propuestos se ajuste bien a los datos (Prueba de Hosmer-Lemeshow; $\chi^2 = 5.97$; $p = 0.65$). Con base en el modelo promediado, se estimaron cada una de las pendientes de las variables involucradas. El efecto de la variable de biomasa de presas tuvo un efecto positivo, lo que sugirió que a mayor biomasa de presas la probabilidad presencia de puma incrementó (Figura 4a). Esta variable fue la que tuvo un mayor poder explicativo en la estimación de la probabilidad de presencia de puma. La pendiente obtenida de la variable de ríos fue negativa, sugiriendo mayor probabilidad de presencia de puma en sitios que se encuentran más cercanos a ríos (Figura 4b). La variable distancia a cabeceras municipales tuvo un efecto ligeramente positivo, indicando un detrimento en la probabilidad de presencia de puma en áreas cercanas a sitios con alta presencia humana (Figura 4c). La presencia de puma fue ligeramente mayor en sitios con vegetación conservada que sitios con vegetación alterada (Figura 4d). Dada la

incertidumbre presente en la selección del mejor modelo, nuestro modelo promediado sugiere una probabilidad de presencia de 0.24 (Tabla 4).

Tabla 4. Modelos logísticos que se usaron para estimar probabilidad de presencia (φ) de puma en la RBTC en el periodo de 2010 al 2012

	Modelos	AIC	ΔAIC	w_i	N°	$\bar{\varphi}$ (EE)
						parámetros
1.1	φ (Biomasa)	70.6	0	0.21	2	0.24 (0.07)
1.2	φ (.)	70.7	0.1	0.20	1	0.24 (0.05)
1.3	φ (Biomasa + Ríos)	71.1	0.5	0.16	3	0.24 (0.09)
1.4	φ (Biomasa + T. vegetación)	71.4	0.9	0.14	3	0.24 (0.09)
1.5	φ (Biomasa + Ríos + T. vegetación)	72	1.4	0.11	4	0.24 (0.15)
1.6	φ (Biomasa + Cabmun*)	72	1.5	0.10	3	0.24 (0.10)
1.7	φ (Biomasa + Elevación + Ríos)	73.3	2.7	0.06	4	0.32 (0.14)
1.8	Modelo promediado					0.24 (0.10)

AIC = Criterio de información de Akaike

Δ AIC = Diferencia de los valores de AIC de los modelos subsecuentes con el valor AIC del modelo con mejor ajuste

w_i = Peso de Akaike que indica el apoyo relativo del modelo “i”

N° parámetros = número de parámetros estimados del modelo “i”

* Cabmun = Cabeceras municipales

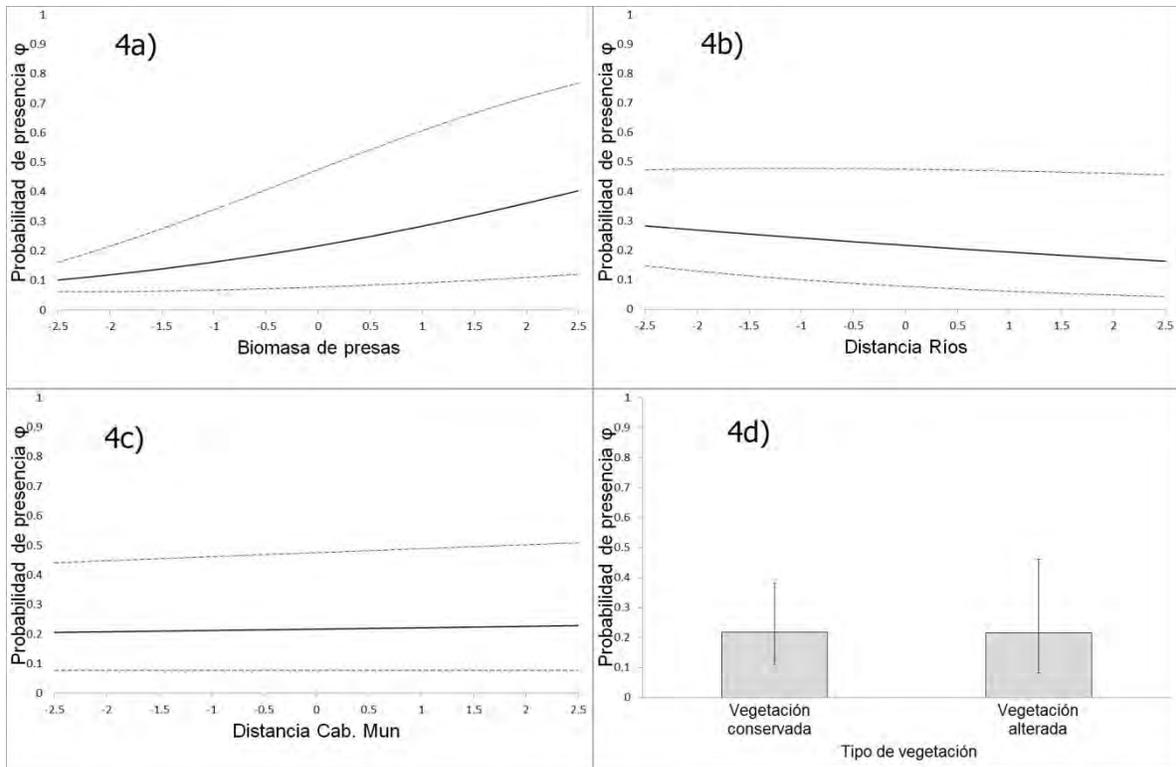


Figura 4. Probabilidad de presencia de puma en la RBTC en función de: 4a) Índice de biomasa de presas; 4b) Distancia a los ríos; 4c) Distancia a las cabeceras municipales y 4d) Tipo de vegetación con base en las predicciones del modelo promediado. Para 4a, 4b y 4c la línea continua representa la probabilidad estimada y las discontinuas representan intervalos de confianza al 95%, mientras que para 4d las líneas verticales en cada barra representan los intervalos al 95%

Modelos de ocupación de presas

La ocupación ingenua fue diferente para cada una de las tres presas evaluadas en los intervalos elegidos a lo largo de las diez ocasiones de detecciones. El intervalo de enero-marzo de 2012 se eligió para modelar la ocupación de venado cola blanca y coatí, este intervalo estuvo representado por 28 estaciones de fototrampeo y por un esfuerzo de muestreo de 1,226 noches-trampa; sin embargo, el número de detecciones y la ocupación ingenua difirieron entre ambas especies. El venado cola blanca fue detectado por 17 estaciones dando un total de 46 registros, lo que correspondió a una ocupación ingenua de 0.61; mientras que el coatí fue detectado en nueve estaciones un total de 17 ocasiones, lo

que dio una ocupación ingenua de 0.32. Mientras que el intervalo de septiembre-noviembre de 2012 fue utilizado para modelar la ocupación de pecarí de collar, este intervalo contó con 23 estaciones de fototrampeo correspondientes a un esfuerzo de muestreo de 1,183 noches-trampa, ocho estaciones detectaron al pecarí de collar dando un total de 16 detecciones y una ocupación ingenua de 0.35.

Los modelos mejor apoyados y su estimación de probabilidad de ocupación para cada una de las presas se muestran en la tabla 5. Cada uno de los modelos más parametrizados de venado cola blanca, coatí y pecarí de collar obtuvieron valores cercanos a uno en las pruebas de bondad de ajuste ($\hat{c} = 0.81, 1.12$ y 0.84), lo que indicó un buen ajuste. Las variables afectaron de manera distinta la ocupación de cada una de las especies presas. La variable de cabeceras municipales afectó de manera positiva la ocupación de venado cola blanca, coatí y pecarí de collar, siendo una de las más significativas para explicar su probabilidad de ocupación en la RBTC (Figura 5a, 5b y 5c), lo que sugirió evasión por sitios cercanos con actividades antrópicas. El venado cola blanca y el coatí tuvieron una relación negativa a la distancia de ríos (Figura 5d y 5e), sugiriendo mayor ocupación en sitios cercanos al recurso hídrico, en cambio el pecarí de collar tuvo un efecto positivo a esta variable (Figura 5f), lo que sugirió una preferencia por sitios alejados de ríos. La elevación tuvo una fuerte relación negativa en la ocupación de venado cola blanca y positiva para el coatí, mientras que no tuvo importancia para los modelos de pecarí de collar (Figura 5g y 5h), lo que sugirió comportamientos totalmente distintos entre estas especies presas, por su parte el venado cola blanca mostró preferencia por sitios en elevaciones bajas, mientras que el coatí por zonas elevadas y finalmente el pecarí de collar no mostró preferencia por sitios con alguna elevación en específico. Y la variable de

distancia a carreteras mostró una relación negativa a la ocupación de venado cola blanca y negativa débil en el pecarí de collar, sugiriéndonos preferencia por ocupar sitios cercanos a las carreteras por estas especies presa; mientras que para el coatí no figuró en ningún modelo (Figura 5i y 5j).

La probabilidad de detección también fue afectada por las variables de manera diferente en cada una de las especies. La variable de distancia a ríos tuvo una relación negativa en la detección de venado cola blanca (Figura 6a), mientras que para el coatí su relación fue positiva (Figura 6b), sugiriéndonos alta probabilidad de detección de venado cola blanca en sitios cercanos a ríos y baja en coatí. La distancia a cabeceras municipales sólo afectó la probabilidad de detección de manera negativa al coatí, para venado cola blanca y pecarí de collar no tuvieron ningún efecto (Figura 6c). Las variables de distancia a carreteras, elevación y tipo de vegetación no figuraron en los modelos más apoyados para las tres especies (Tabla 5).

Tabla 5. Modelos de una temporada propuestos para estimar probabilidad de ocupación (ψ) y de detección (p) de venado cola blanca, coatí y pecarí de collar en la RBTC

Modelos de venado cola blanca		AIC	ΔAIC	w_i	Nº parámetros	$\widehat{\psi}$ (EE)
2.1	$\psi_{(\text{Cabmun} + \text{Elevación})}p_{(\text{Ríos})}$	169.35	0.00	0.33	5	0.72 (0.14)
2.2	$\psi_{(\text{Cabmun} + \text{Elevación})}p_{(.)}$	169.7	0.36	0.28	4	0.69 (0.15)
2.3	$\psi_{(\text{Ríos} + \text{Carreteras})}p_{(.)}$	169.81	0.47	0.26	4	0.69 (0.13)
2.4	$\psi_{(\text{Elevación} + \text{Carreteras})}p_{(.)}$	171.38	2.03	0.12	4	0.70 (0.12)
2.5	$\psi_{(.)}p_{(.)}$	177.39	8.05	0.01	2	0.70 (0.10)
2.6	Modelo promediado					0.70 (0.14)
Modelos de coatí		AIC	ΔAIC	w_i	Nº parámetros	$\widehat{\psi}$ (EE)
3.1	$\psi_{(\text{Elevación})}p_{(\text{Cabmun})}$	94.42	0.00	0.34	4	0.47 (0.17)
3.2	$\psi_{(\text{Cabmun} + \text{Elevación})}p_{(\text{Cabmun})}$	94.86	0.44	0.27	5	0.54 (0.22)
3.3	$\psi_{(\text{Elevación} + \text{Ríos})}p_{(\text{Ríos})}$	95.95	1.54	0.16	5	0.62 (0.22)
3.4	$\psi_{(\text{Ríos} + \text{Carreteras})}p_{(.)}$	96.64	2.22	0.11	4	0.44 (0.16)
3.5	$\psi_{(\text{Cabmun} + \text{Elevación})}p_{(\text{Ríos})}$	97.42	3.00	0.08	5	0.48 (0.21)
3.6	$\psi_{(.)}p_{(.)}$	98.76	4.34	0.04	2	0.42 (0.12)
3.7	Modelo promediado					0.51 (0.20)
Modelos de pecarí de collar		AIC	ΔAIC	w_i	Nº parámetros	$\widehat{\psi}$ (EE)
4.1	$\psi_{(.)}p_{(.)}$	101.00	0.00	0.39	2	0.51 (0.16)
4.2	$\psi_{(\text{Cabmun})}p_{(.)}$	102.60	1.60	0.18	3	0.49 (0.20)
4.3	$\psi_{(\text{Ríos})}p_{(.)}$	102.80	1.81	0.16	3	0.51 (0.21)
4.4	$\psi_{(\text{Carreteras})}p_{(.)}$	102.89	1.89	0.15	3	0.52 (0.21)
4.5	$\psi_{(\text{Cabmun} + \text{Ríos})}p_{(.)}$	104.55	3.55	0.07	4	0.49 (0.25)
4.6	$\psi_{(\text{Ríos} + \text{Carreteras})}p_{(.)}$	104.75	3.76	0.06	4	0.52 (0.26)
4.7	Modelo promediado					0.51 (0.20)

AIC = Criterio de información de Akaike; Δ AIC = Diferencia de los valores de AIC de los modelos subsecuentes con el valor AIC del modelo con mejor ajuste; w_i = Peso que indica el apoyo relativo del modelo “ i ”; Nº parámetros = Número de parámetros estimados del modelo “ i ”

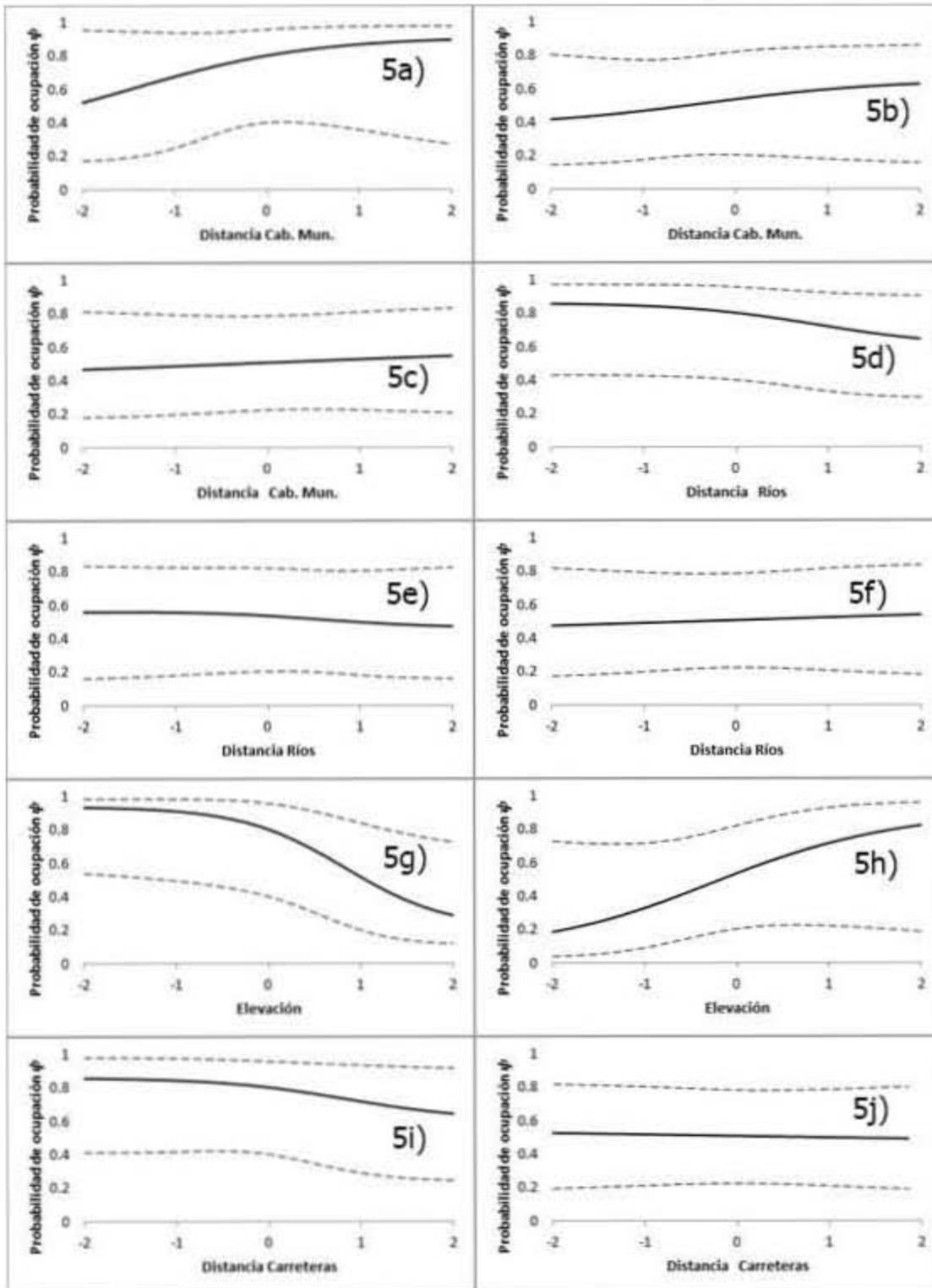


Figura 5. Probabilidad de ocupación de: venado cola blanca (5a, 5d, 5g, 5i), coatí (5b, 5e, 5h) y pecarí de collar (5c, 5f, 5j) en la RBTC en función de las variables más significativas con base en las predicciones del modelo promediado. Las líneas continuas representan la probabilidad estimada y las líneas discontinuas representan intervalos de confianza al 95%.

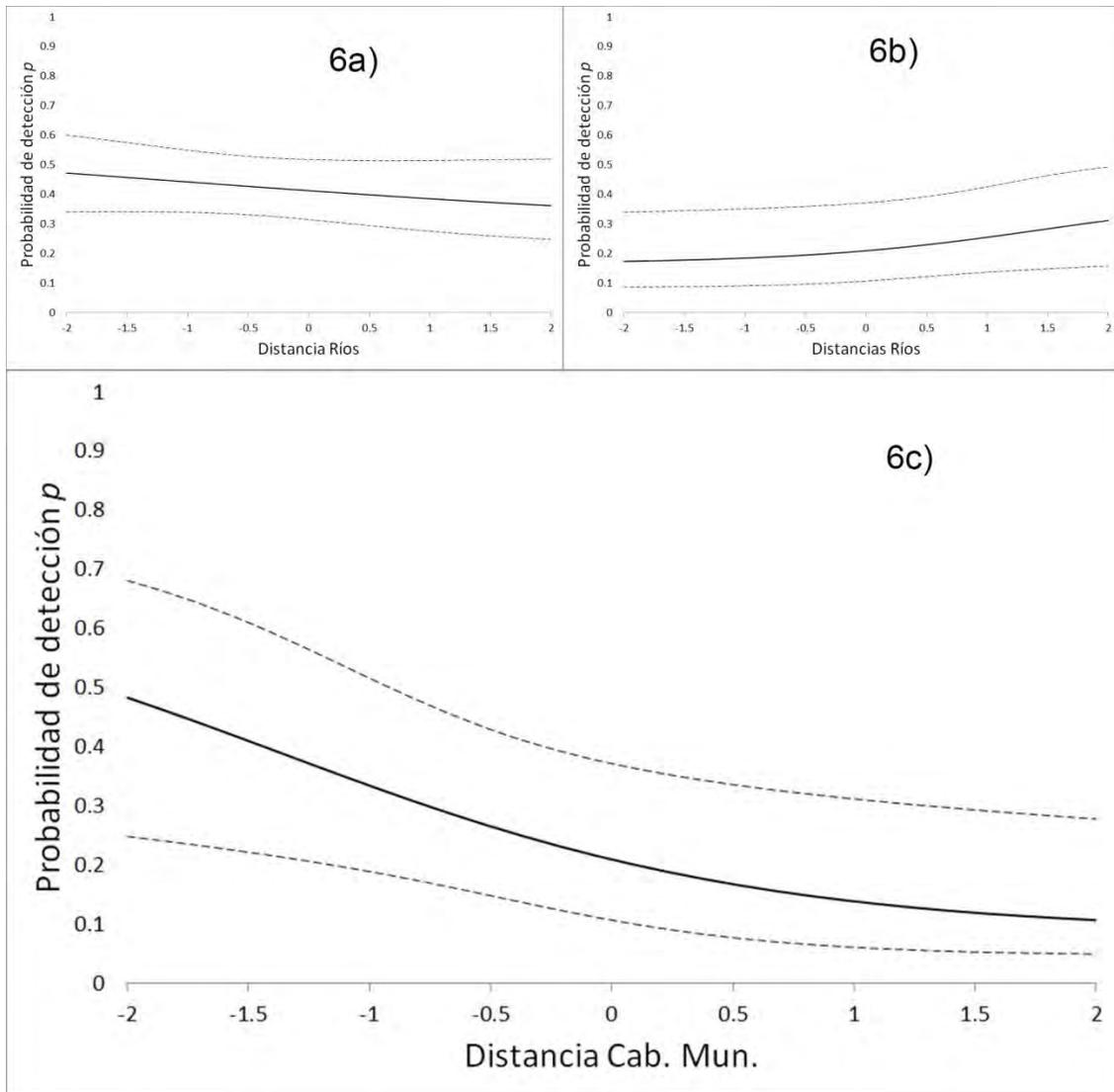


Figura 6. Probabilidad de detección de: venado cola blanca (6a) y coatí (6b y 6c) en la RBTC en función de las variables más significativas con base en las predicciones del modelo promediado. Las líneas continuas representan la probabilidad estimada y las líneas discontinuas representan intervalos de confianza al 95%

DISCUSIÓN

Abundancia y densidad de puma en la RBTC

A diferencia de la gran mayoría de estudios enfocados a estimar abundancia y densidad de grandes felinos (Karanth, 1995; Karanth y Nichols, 1998; Silver *et al.*, 2004; Soisalo y

Cavalcanti, 2006; Kelly *et al.*, 2008), en el presente estudio se ajustaron diferentes aspectos para poder llevar a cabo un análisis lo más robusto posible para el puma. Aspectos como el diseño de muestreo, el número de fototampas por estación y la distancia entre las estaciones de fototrampeo limitaron el éxito de registros de pumas. El diseño de muestreo estuvo enfocado en un monitoreo participativo y en solventar los intereses de cada uno de los comités de vigilancia, que básicamente era conocer que fauna de mamíferos medianos y grandes se encontraban presentes en su territorio, por lo tanto, el diseño de muestreo fue pensado en cumplir las anteriores expectativas que no coincidían completamente con un diseño totalmente enfocado en la biología de los grandes felinos, donde lo más recomendado es colocar dos fototampas enfrentadas por estación, que aumenta la probabilidad de captura y permite capturar ambos lados del animal (Karanth y Nichols, 1998; Silver *et al.*, 2004; Kelly *et al.*, 2008; Negrões *et al.*, 2010), de esta manera se facilita la identificación individual. La separación entre las estaciones de fototrampeo fue otro aspecto importante que se tuvo que ajustar, el diseño de muestreo original comprendía estaciones separadas por una distancia de por lo menos 400 metros, en estudios de gatos grandes se ha sugerido 2 -3 km como distancia ideal entre estaciones (Maffei *et al.*, 2011)

Las estaciones estuvieron separadas, mediante un proceso de discriminación de estaciones (ver Métodos), por 1 km, adicionalmente esta distancia ha sido sugerida como mínima con base en el censo nacional del jaguar (Chávez *et al.*, 2013). Esta distancia entre cámaras no fue seleccionada de manera aleatoria sino que fue elegida de manera que disminuyera la heterogeneidad y maximizara la probabilidad de captura de cada uno de los individuos (Maffei *et al.*, 2011; O'Brien, 2011) y que aumentara el número de estaciones a elegir. En el proceso de discriminación el número de estaciones efectivas utilizadas en el

análisis disminuyó, en este proceso se tuvieron que descartar algunas que habían registrado puma pero que se mantenían muy cercanas a una distancia no mayor a 400 m.

El diseño de muestreo no representó un continuo de estaciones de fototrampeo en toda el área de estudio; es decir, existieron huecos en el área de estudio que no tuvieron estaciones. Se ha sugerido que la distancia entre estaciones no sea tan amplia que superé el ámbito hogareño de la especie objetivo que signifique una nula probabilidad de capturar a todos los individuos presentes en el área de estudio (Karanth y Nichols, 1998; Silver *et al.*, 2004; O'Brien, 2011), ya que los individuos presentes en esos huecos muy probablemente no lleguen a pasar por alguna de las estaciones dentro del área de muestreo. El área de muestreo no fue cubierta en su totalidad por estaciones de fototrampeo, lo que significó un área parcialmente cubierta por grupos de fototrampas y no un grupo continuo de fototrampas a lo largo del área de muestreo (Figura 1). Al tener un área cubierta por varios grupos de fototrampas se generaron subáreas que estuvieron libres de estaciones de fototrampeo, comprometiendo el cumplimiento del segundo supuesto de estudios de abundancia y densidad; es decir, que cada individuo de la especie objetivo tenga una probabilidad mayor a cero de ser detectado. La manera de abordar este problema fue siguiendo las sugerencias de Silver (2004) de no tomar en cuenta los huecos existentes entre cada área de influencia de cada estación.

Las imágenes analizadas para estimar abundancia y densidad de puma no permitieron confirmar al 100% la confiabilidad en la identificación, ya que se obtuvieron pocas imágenes de perfil y de cuerpo completo, un problema adicional era la distancia a la cual se registraba el puma. Estos problemas se han detectado en diversos estudios de puma (Kelly *et al.*, 2008; Negrões *et al.*, 2010; McBride y Sensor, 2015), sin embargo al igual que

Kelly *et al.* (2008) las fotos que mostraban de perfil al puma poseían diferentes características como la forma de la cola, la forma de la cabeza, la postura y los músculos del cuerpo que hicieron posibles reconocer a cada individuo y sus respectivas recapturas con un buen grado de confiabilidad (Figura 7).

La mitad de las recapturas fueron en la misma estación de fototrampeo. Por lo que para mejorar la precisión en la estimación del MMDM se utilizaron los MMDM estimados de otro estudio dentro de México con tipos de vegetación similares (Soria-Díaz *et al.*, 2010). Aunque Silver (2004) sugiere usar MMDM estimados dentro de la misma área de estudio, el utilizar MMDM de otra zona del país con tipos de vegetación similares, permitió estimaciones más robustas tanto del MMDM como del área efectiva de muestreo, técnica homologa a la que sugiere Soisalo y Cavalcanti (2005), de utilizar ámbitos hogareños calculados mediante telemetría sólo de áreas con el mismo tipo de vegetación para definir el área de influencia añadido a cada una de las estaciones de fototrampeo.

El área de influencia que se utilizó en cada estación de fototrampeo para estimar el área efectiva de muestreo representa el promedio del MMDM calculado a partir de las recapturas y de las recapturas de un estudio adicional (Soria-Díaz *et al.*, 2010). A pesar de que todos los estudios de fototrampeo que reportan estimaciones de densidad de puma utilizan la mitad del MMDM estimado (Kelly *et al.*, 2008; Negrões *et al.*, 2010; Soria-Díaz *et al.*, 2010), se ha reconocido que sí, el área de estudio no representa por lo menos cuatro veces el tamaño del ámbito hogareño promedio estimado de la especie objetivo por estudios de radiotelemetría con duración de una año, o bien ocho veces el MMDM estimado derivado de estudios de radiotelemetría con duración de 2 a 3 meses, la estimación final tiende a sobrestimar la abundancia (Soisalo y Cavalcanti, 2006; Maffei y Noss, 2008). En

este sentido, no existen datos del ámbito hogareño de puma en el área de estudio; sin embargo, Núñez *et al.* (2002) reportaron, con base en datos de telemetría en un periodo mayor a un año, tres ámbitos hogareños de 25, 60 y 90 km² correspondientes a un ámbito hogareño promedio de 58.33 km² en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (RBCC), un sitio con características similares a la RBTC en el sentido de que la gran mayoría de la reserva al igual que la RBCC está dominada por selva baja caducifolia (Miranda datos sin publicar citado en Núñez *et al.*, 2000; Meave *et al.*, 2012). Considerando este tamaño de ámbito hogareño promedio como representativo de un puma de la RBTC, el área efectiva de muestreo para ambos años en el presente estudio al aplicar la mitad del MMDM, no superó cuatro veces la cantidad de 58.33, es decir un área de 233.33 km² (2010 = 76.51 km²; 2012 = 149.86 km²), cantidad mínima para poder utilizar la mitad del promedio del MMDM estimado de acuerdo a Maffei y Noss (2008) y no sobrestimar la densidad (Soilsalo y Cavalcanti, 2006). Con base en lo anterior fue que se decidió utilizar el promedio de MMDM y no la mitad del MMDM, aspecto que da buenas posibilidades de no sobrestimar la densidad de puma en la RBTC.



Figura 7. Identificación de pumas, las imágenes 7a y 7b muestran al mismo puma, las características que permitieron su identificación fueron la 1) forma de la cola, 2) la forma de la mandíbula y 3) la postura del cuerpo, mientras que 7c) muestran a un individuo diferente, tanto la 1) forma de la cola, 2) la postura y complexión del cuerpo nos permitieron determinarlo como un individuo diferente

Las estimaciones de densidad fueron mayores en el año 2010 que en el año 2012. En el año 2010 y 2012 se obtuvo una densidad de 2.17 y 1.34 pumas/100 km², respectivamente. Estas diferencias en la densidad probablemente están en función del tamaño del área efectiva de muestreo. Maffei y Noss (2008) reportaron que entre mayor va siendo el área de estudio la densidad empieza a disminuir hasta convertirse en una asíntota. Si bien los datos no permiten comprobar la existencia de una asíntota en el tiempo, si pueden afirmar una disminución en la densidad conforme el área de estudio aumentó de un año a otro; adicionalmente estas diferencias observadas en la densidad quizá sean consecuencia de otros factores como: cambios en el clima, la vegetación y/o en la abundancia de presas.

El año 2010 fue cuando se inició el proyecto de monitoreo participativo por parte de Conbiodes A. C., proyecto que comenzó con cinco localidades, para el año 2012 el número de localidades involucradas y estaciones aumentó a 19. Estos factores probablemente tuvieron implicaciones en la probabilidad de éxito de captura del puma, en el tamaño del área de estudio y finalmente en la densidad poblacional estimada. Actualmente se cuentan con pocos datos de densidad de puma en Centroamérica (Kelly *et al.*, 2008), y para México es el tercer estudio que a partir de una metodología de captura-recaptura se estima abundancia y densidad. En la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Núñez *et al.* (2002) mediante radiotelemetría reportaron una densidad de 3.2 pumas/100 km², mientras que en el estado de México en la reserva natural de Nanchititla, Soria-Díaz *et al.* (2010) reportaron una densidad de 1.21 a 6.86 pumas/100 km² de acuerdo a diferentes concentraciones de fototampas; Rosas-Rosas y Bender (2012) en Sonora reportaron una densidad de 1.1 pumas/100 km². Las estimaciones del presente estudio caen dentro del rango de valores

reportados en México, aunque no hay que perder de vista que las estimaciones citadas basadas en fototrampeo utilizaron la mitad del MMDM, mientras que en el presente estudio se utilizó el MMDM completo. Sin embargo, las densidades reportadas para el centro de México al parecer están sobrestimadas, ya que en sus sitios de estudio tuvieron dos áreas con tamaños diferentes en función de la concentración de fototampas, la primera correspondió a una baja concentración de fototampas con un área de 226.39 km² y la de alta concentración de fototampas correspondió a un área de 72.8 km² de las cuales ninguna superó el área mínima de 233.33 km² para el uso de la mitad del MMDM. En el caso de las estimaciones realizadas en Sonora, asumiendo un tamaño de ámbito hogareño similar al calculado con base en el promedio de los ámbitos hogareños reportados por Núñez *et al.* (2002), cumplen con el requisito del área mínima para el uso de la mitad del MMDM, ya que su área de estudio fue de ≈ 360 km², cantidad que supera al área mínima para el uso de la mitad del MMDM que no generó una densidad sobrestimada.

Hay que tener cuidado en el uso del MMDM, particularmente en áreas de estudio muy pequeñas, una manera sencilla de hacerlo es estimar el área efectiva de muestreo, si esta no supera un área correspondiente a cuatro veces el ámbito hogareño promedio de la especie registrada mediante telemetría a lo largo de un año de estudio, se optará por el uso de todo el MMDM, de lo contrario es muy probable que la densidad obtenida se haya sobrestimado. Por lo tanto es recomendable atender lo más rigurosamente posible las sugerencias mencionadas por Maffei y Noss (2008). Finalmente, en cuanto a comparaciones dentro del continente, las densidades estimadas en la RBTC en este estudio se ubicarían en el punto medio entre las más abundantes correspondientes a las selvas

húmedas más próximas al ecuador del sur de América y las más bajas ubicadas en los extremos del continente (Estados Unidos, Canadá, Chile y Argentina).

Factores que influyen la probabilidad de presencia (ϕ) de puma en la RBTC

Los modelos propuestos permitieron encontrar evidencias de factores antrópicos y paisajísticos que pueden estar influyendo en la presencia del puma en la reserva. La probabilidad de presencia de puma, como se esperaba, aumentó en sitios con mayor índice de biomasa de presas, sugiriendo que aquellos sitios con mayor índice de biomasa de presas representan un recurso vital que puede determinar los patrones de visita a esas zonas por parte del puma. Adicionalmente esta variable fue la que tuvo mayor peso en todos los modelos propuestos (Tabla 6). Ha sido ampliamente reportado que los sitios más idóneos y que maximizan tanto la probabilidad de ocurrencia y el éxito de cacería de carnívoros son áreas con mayor abundancia de presas (Iriarte *et al.*, 1990; Karanth *et al.*, 2004; Laundré *et al.*, 2007). Negrões *et al.* (2010) con base en modelos de ocupación en puma determinaron una relación positiva de biomasa de presas en la probabilidad de ocupación de este carnívoro. Del mismo modo, en el oeste de África evidenciaron una alta importancia de biomasa de presas en la ocurrencia de varias especies de carnívoros, siendo esta variable la que mejor predecía su ocupación (Burton *et al.*, 2012). En el caso específico de puma, Laundré *et al.* (2009) reportaron en el desierto de Chihuahua mayor abundancia relativa de puma en sitios con mayor abundancia de presas.

La segunda variable que gobernó la probabilidad de presencia de puma en los modelos candidatos fue la distancia a los ríos permanente, es decir el agua (Tabla 6), el

comportamiento de la probabilidad de presencia de puma mostró una disminución conforme las estaciones de fototrampeo se distanciaban de los ríos. Se ha visto preferencia de puma en el uso de hábitat de la vegetación riparia tanto a nivel local (Dickson y Beier, 2002) como regional (De Angelo *et al.*, 2011). Esta preferencia parece estar relacionada a factores de movimiento, ya que estas zonas facilitan sus desplazamientos y les proporcionan cobertura horizontal (Dickson *et al.*, 2005). La RBTC se caracteriza por una topografía que posee un terreno notablemente accidentado y por temporadas secas caracterizadas por escasez en el recurso hídrico (Valiente, 1991; Hernández, 1998; SEMARNAT, 2013), bajo este escenario los resultados sugieren que el puma, probablemente, prefiere utilizar rutas de movimiento cercanas a ríos que implican menor gasto de energía y que potencialmente les proveen de un entorno adecuado para sus estrategias de cacería (Dickson y Beier, 2002), enfocadas en el acecho y la emboscada (Beier *et al.*, 1995; Logan y Sweanor, 2001; Murphy y Ruth, 2009), y por la necesidad que implica este recuso no sólo en esta especie, sino en sus presas principales como lo mostraron los modelos de ocupación en dos de sus presas modeladas (Venado cola blanca y coatí).

La tercera variable en importancia para la presencia de puma en la RBTC fue el tipo de vegetación (Tabla 6). La presencia de puma fue ligeramente superior en vegetación conservada que en alterada, aunque esta diferencia fue prácticamente imperceptible (Figura 4d). Los resultados sugieren que el puma potencialmente puede estar presente en áreas con vegetación heterogénea al igual que lo reportado por Sollmann *et al.* (2012), característica típica de especies generalistas (Devictor *et al.*, 2007). A nivel local y regional el puma es considerado una de las especies de carnívoro más generalista en su uso de hábitat, logrando

explotar una gran variedad de hábitats (Iriarte *et al.*, 1990; De Angelo *et al.*, 2011; Ripple *et al.*, 2014). Por su parte, Dickson y Beier (2002) reportaron una preferencia en el uso de hábitat de puma en vegetación riparia y evasión de sitios con evidencias de uso de suelo como la agricultura en el sur de California. En el centro de México, Monroy-Vilchis *et al.* (2009) reportaron mayor preferencia de puma por hábitats con vegetación de pino-encino. Las diferencias de presencia en los dos tipos de vegetación que observamos no nos permiten definir alguna preferencia en hábitats con vegetación conservada respecto a la no conservada. Esto quizá sea debido a la forma en como categorizamos los tipos de vegetación y al tamaño de la muestra (Burton *et al.*, 2012). Con el fin de disminuir la varianza en los datos y el sesgo en los hábitats muestreados, se agrupó los tipos de vegetación en dos categorías, vegetación conservada y alterada. Probablemente esta categorización no permitió encontrar evidencias de preferencia por algún tipo de vegetación presentes en el área de estudio por parte del puma.

Finalmente, la variable con menor importancia presente en los modelos candidatos fue la distancia a cabeceras municipales (Tabla 6). Los resultados apoyan la hipótesis de que los pumas permanecerán alejados de zonas con actividad antrópica. Los principales factores antrópicos que afectan a la RBTC son agricultura, la cacería y la ganadería, si bien no fueron medidas directamente estas presiones, la distancia a las cabeceras municipales pueda indicarnos una tendencia de estos factores sobre la probabilidad de presencia de puma en la reserva. El puma es una especie de carnívoro que tiende a evadir áreas con alta concentración de actividad humana (Van Dyke *et al.*, 1986; Ripple y Beschta, 2006). Por ejemplo, Laundré *et al.* (2009) en el norte de México proponen una alta presión de cacería hacia el puma y sus presas principales por parte de habitantes de regiones próximas a sus

sitios de estudio. En el centro de México, Monroy-Vilchis *et al.* (2009b) reportaron evasión por parte del puma a sitios cercanos a asentamientos humanos. En ambos casos es clara la aversión del puma por sitios con gran afluencia de humanos. Sin embargo, los modelos candidatos mostraron una débil relación positiva entre la distancia a las cabeceras municipales y la presencia de puma (Figura 4c). Esta débil relación obtenida en los resultados, quizá pueda estar relacionada al criterio de selección de sitios con actividad antrópica, ya que se eligieron aquellos que representan, en promedio, mayor número de personas y de posible contacto entre ellas, más no el área antrópica más cercana. Con base en lo anterior, se sugiere realizar análisis que tomen en cuenta todos los asentamientos humanos, ya que se ha visto que no necesariamente los sitios con mayor cantidad de personas representan mayores riesgos para los carnívoros (Cardillo *et al.*, 2004). La mayoría de la población dentro de la RBTC depende de la ganadería extensiva (SEMARNAT, 2013), su esquema de manejo y protección de ganado, principalmente bovino, es inadecuado. Este tipo de ganadería puede representar un problema grave para el puma, ya que en muchas ocasiones se le adjudican erróneamente la muerte del ganado lo que puede derivar en la muerte del carnívoro (Crawshaw y Quigley, 2002; Zarco-González *et al.*, 2012). Probablemente estas zonas más cercanas, que no necesariamente están representadas por una alta densidad poblacional humana, al ser más discretas y difíciles de controlar por los comités de vigilancia, encargados de salvaguardar la RBTC, sean sitios idóneos para el acecho, persecución y cacería ilegal de este carnívoro en la reserva.

Tabla 6. Peso de cada una de las variables utilizadas en los modelos de probabilidad de presencia (ϕ) de puma en la RBTC

Variables	Peso[*]
Biomasa de presas	0.78 ^{**}
Distancia a ríos permanentes	0.33 ^{**}
Tipo de vegetación	0.25 ^{**}
Distancia a cabeceras municipales	0.10 ^{**}
Elevación	0.06

^{*}Representa la suma de los pesos de Akaike de cada modelo de acuerdo a la aparición de cada variable en cada uno de esos modelos

^{**}Variables presentes en los mejores modelos candidatos

Factores que influyen en la ocupación de las presas principales de puma en la RBTC.

Los resultados muestran la confiabilidad de los modelos de ocupación en estimar que factores antrópicos y paisajísticos influyen en la ocurrencia de las presas de puma, a pesar de la gran cantidad de observaciones perdidas presentes en cada una de las historias de detección. Las historias de detección de venado cola blanca, coatí y pecarí de collar tuvieron el 45%, 46.1% y 35% de observaciones perdidas, respectivamente. Modelar la ocupación con gran cantidad de observaciones perdidas, tiene consecuencias en la precisión de los modelos y por consiguiente en la estimación de los errores estándar e intervalos de confianza (MacKenzie *et al.*, 2002), esta característica se vio reflejada en los modelos resultantes. Un aspecto a tener en cuenta en la interpretación de los modelos, fue la temporalidad de los datos, los cuales abarcaron de enero a marzo para venado cola blanca y coatí, mientras que para pecarí de collar los datos modelados abarcaron de septiembre a

noviembre. Los meses de enero a marzo suelen representar el último periodo de secas caracterizado por lluvias esporádicas dentro de la RBTC (Carrasco, 1996), mientras que el periodo de septiembre a noviembre representa la transición de la temporada húmeda a la seca (Carrasco, 1996). Esta temporalidad posiblemente tuvo influencia en la ocupación reportada por los resultados y específicamente en la biología de las especies (e.g., estacionalidad biológica).

Como se esperaba, la ocupación de las tres presas de puma tuvieron una relación positiva a la distancia de las cabeceras municipales y esta variable fue la segunda más importante que tuvo efecto en la ocupación de las tres especies (Tabla 7). Sin embargo la intensidad del efecto fue distinta entre las tres especies. El venado cola blanca fue la especie más afectada, seguida por el coatí y el pecarí de collar. La cacería no organizada es una práctica común en México y en la RBTC no es la excepción (SEMARNAT, 2013). El venado cola blanca y el pecarí de collar son de las especies que sufren mayor presión de cacería en México (Galindo-Leal y Weber, 2005; García-Marmolejo *et al.*, 2015). Particularmente para la RBTC, se ha documentado menor presencia y abundancia de venado cola blanca cerca de los poblados (Ramos-Robles *et al.*, 2012). Este tipo de cacería ha sido reportada en la RBTC para las tres especies, particularmente para venado cola blanca y pecarí de collar se les caza, ya que sus derivados pueden ser aprovechados como alimento y en la manufactura de distintos instrumentos (Ortíz-García *et al.*, 2012), mientras que el coatí es perseguido, como en otras regiones del país, por los daños que causa en los cultivos (Valenzuela y Ceballos, 2000; Botello, 2006). Con base en estas evidencias, es factible explicar la menor ocupación de sitios cercanos a poblados, encontrados en nuestros resultados para las tres especies de presa.

La elevación sólo fue importante en los modelos candidatos de venado cola blanca y coatí (Tabla 7); sin embargo, los efectos fueron opuestos. En el caso del venado cola blanca, los resultados sugieren una ocupación mayor en sitios con menor elevación. Se ha reportado que el hábitat más adecuado en ecosistemas secos para el venado cola blanca está representado por selva baja caducifolia (Reyna y Tanner, 2005), la cual se presenta en un intervalo de elevación de 0 a 1,900 msnm, siendo más frecuente por debajo de 1,500 msnm (Rzedowski, 2006). A pesar de que el intervalo de análisis comprende el periodo más seco dentro del área de estudio, lo que podría indicar una mayor ocupación de venado cola blanca en sitios más elevados con tipos de vegetación más húmedos como los bosques de pino-encino, se ha sugerido que la selva baja caducifolia le aporta al venado cola blanca tanto alimento como el recurso hídrico a partir de diversos frutos, siendo muy importante los árboles de la especie de *Spondias purpurea* (Mandujano *et al.*, 2004), *Ceiba parvifolia*, *Ficus spp.*, *Opuntia spp.*, los cuales se encuentran presentes en la RBTC (Espino-Barros y Marín, 2005; SEMARNAT, 2013). Mientras que en el caso del coatí los resultados sugieren preferencia por zonas de mayor elevación. Esta respuesta se puede explicar fundamentalmente por dos razones, la primera por la temporalidad y la segunda por el recurso alimentario. El área de estudio posee una temporada de secas marcada, las zonas con mayor elevación son caracterizadas por vegetación más húmeda. En este tipo de vegetación se encuentra una mayor abundancia de artrópodos en esta temporada (Janzen y Scheoner, 1968), los cuales son un recurso de suma importancia en la dieta del coatí (Valenzuela y Ceballos, 2000; Novack *et al.*, 2005). Las anteriores cualidades hacen clara la importancia de la elevación, tanto en la ocupación de venado cola blanca como en el coatí.

La distancia a las carreteras pavimentadas sólo fue importante en los modelos candidatos de venado cola blanca y pecarí de collar (Tabla 7). Contrario a las predicciones, los resultados sugieren que el venado cola blanca y el pecarí de collar prefirieron ocupar áreas cercanas a carreteras pavimentadas, probablemente esto se deba a algún beneficio en el recurso alimentario y en la habilidad que tengan para lidiar con los autos o a la menor presencia de ganado (Fahrig y Rytwinski, 2009). Se ha reportado que las zonas cercanas a carreteras representan ventajas para el venado cola blanca, ya que hay una mayor disponibilidad de alimento (Carbaugh *et al.*, 1975; Erb *et al.*, 2012), principalmente cuando el recurso es escaso en su hábitat donde lo compite con el ganado doméstico (Munro *et al.*, 2012), y se ha reportado que la tasa de mortalidad en carreteras suele ser menor a la de cacería (Munro *et al.*, 2012). En el caso del pecarí de collar, se ha señalado como una especie tolerante a los factores antrópicos (Altricher y Boaglio, 2004), capaz de persistir en hábitats fragmentados y alterados (Peres, 1996). Fahrig y Rytwinski (2009) han señalado que especies con altas tasas reproductivas, como el pecarí de collar (Bodmer *et al.*, 1997), pueden tener un efecto nulo o positivo a las carreteras, pues son capaces de mantener poblaciones viables cerca de ellas. Adicionalmente, el principal depredador dentro de la zona de estudio para ambas especies es el puma, se ha comprobado que este carnívoro evade el uso de carreteras pavimentadas haciendo menos riesgoso a la depredación en estos sitios (Dickson *et al.*, 2005). Por lo tanto, sitios cercanos a carreteras pavimentadas podrían representar áreas ventajosas en el sentido de que proporciona alimento y los protegen de la depredación del puma. Sin embargo, recientemente se ha atribuido efectos negativos de las carreteras en la densidad poblacional del venado en la RBTC (Ramos-Robles *et al.*, 2013); un aspecto a tener en cuenta es que en dicha investigación no mencionan que tipo de carreteras utilizaron en sus análisis; es decir, carreteras pavimentadas o de terracería o

ambas fueron utilizadas en sus análisis, sea como fuere su criterio de selección, se hace indispensable en futuros estudios modelar ambos tipos de instrumentos antrópicos para definir sus implicaciones en la ecología del venado cola blanca.

Finalmente, los resultados sugieren un efecto negativo por la variable distancia a los ríos permanentes en la ocupación de venado cola blanca y coatí, y un efecto positivo en la ocupación de pecarí de collar. El sitio de estudio, como se indicó anteriormente, está caracterizado por un periodo de sequía, siendo el más fuerte el presentado de febrero a abril (Carrasco, 1996). Esta característica nos puede ayudar a entender el efecto observado de esta variable, particularmente en la ocupación de venado cola blanca y coatí. Este clima tan adverso debe suponer una fuerte presión para el venado cola blanca, por lo que debe de aprovechar cualquier fuente de agua presente en los pocos ríos aun activos disponibles en la reserva; y en otras fuentes que se lo puedan proporcionar como los frutos de árboles de *Spondias purpurea* y *Ceiba parvifolia* distribuidos en la RBTC. Este periodo tan desfavorable les puede obligar a buscar continuamente sitios cercanos al agua y una vez encontrado establecerse hasta que el recurso se agote, esta continua búsqueda y establecimiento de sitios que contengan el recurso hídrico, podría explicar la ocupación observada en sitios más cercanos a los ríos permanentes en este periodo, conductas similares se ha observado en sitios del suroeste de los Estados Unidos en el venado bura (Hervert y Krausman, 1986). Sin embargo, Ramos-Robles *et al.* (2013) reportan que las fuentes de agua no fueron importantes en la presencia de venado cola blanca en la RBTC. Esta diferencia respecto a este estudio puede ser explicado por el periodo en el que fue llevada la investigación. Ramos-Robles *et al.* (2013) realizaron sus investigaciones de mayo a junio, estos meses representan el inicio del periodo húmedo y junio,

particularmente, es el mes con mayor precipitación de la RBTC (Hernández, 1998); por lo que las fuentes de agua están más disponibles dentro de la reserva, a diferencia de este estudio que estuvo representado por el periodo más seco, lo que puede explicar la falta de importancia de los ríos permanentes en este estudio. Al igual que el venado cola blanca, seguramente el coatí experimenta el mismo estrés hídrico característico de este periodo tan seco dentro de la RBTC. De la información disponible, Valenzuela y Ceballos (2000) reportaron para RBCC que el coatí ocupa zonas de vegetación húmeda cuando el agua escasea. En esta misma temporada, el coatí tiende a incrementar su ámbito hogareño (Valenzuela y Ceballos, 2000), probablemente este aumento en su ámbito hogareño sea una respuesta de la continua búsqueda del recurso hídrico que debe de estar sujeto a una alta competencia inter e intraespecífica, llevándolos a ocupar territorios más grandes que comprendan zonas cercanas a los ríos, dada su alta necesidad y escases de este recurso en este periodo (Valenzuela y Ceballos, 2000), en la RBTC. La respuesta observada del pecarí de collar difirió a las observadas en las anteriores especies, ya que su ocupación incrementó en sitios alejados a ríos. Esta respuesta probablemente tenga que ver con los datos con los cuales fue viable modelar su ocupación. Estos datos corresponden a la transición de lluvias-secas de la reserva representado por los meses de septiembre, octubre y noviembre, siendo el mes de septiembre el segundo con mayor precipitación y noviembre el inicio de la temporada seca (Hernández, 1998). Teniendo en consideración estas características, la interpretación de los resultados en pecarí de collar pueden ser más adecuados. Dado que el intervalo de estudio estuvo representado, en su mayoría, por precipitación y, particularmente, por el segundo mes más lluvioso de la reserva, estas características son factores importantes que pueden derivar en una alta disponibilidad de alimento y de sitios idóneos, como charcos, para regular su temperatura. Se ha sugerido que los requerimientos

de agua, al igual que el venado cola blanca, pueden ser solventados por su dieta (García-Marmolejo *et al.*, 2015), y se ha señalado a las fuentes de agua dispersas (e.g., charcos) como sitios importantes para regular su temperatura (Carrillo *et al.*, 2002). Condiciones que probablemente hicieron menos dependiente al pecarí de collar de sitios cercanos a los ríos permanentes, y a la vez que disminuyó su probabilidad de ser depredado, ya que estas zonas han sido reportadas como sitios ideales de cacería del puma (Dickson y Beier, 2002).

Sólo dos variables fueron significativas para la probabilidad de detección en los modelos candidatos de venado cola blanca y coatí (Tabla 7). La variable distancia a ríos permanentes en venado cola blanca sugiere un incremento en su detección en áreas cercanas a este recurso, y puede ser explicada por la continua búsqueda de sitios con remanentes del recurso hídrico. Esta búsqueda prolonga y establecimiento en sitios una vez encontrado este recurso, probablemente supuso mayor probabilidad de registrarlo en estaciones próximas a ríos. En el caso del coatí, se observó un comportamiento totalmente distinto, donde su detección incrementó en sitios alejados de ríos permanentes y aumentó en sitios cercanos a las cabeceras municipales. Se ha sugerido que el coatí actúa contrayendo o expandiendo su ámbito hogareño en función de la disponibilidad de recursos (Valenzuela y Ceballos, 2000). En esta temporada, se ha registrado que los coatíes viajan largas distancias en búsqueda tanto de alimento como de agua (Valenzuela y Ceballos, 2000). Van Hulle y Vaughan (2009), mencionan que los coatíes son atraídos a zonas cercanas a los asentamientos humanos en búsqueda de comida. Por lo tanto, estos largos viajes de búsqueda de agua y alimento tan dispersos en esta temporada probablemente fueron un factor muy importante para los patrones de detección observados.

Tabla 7. Peso de cada una de las variables utilizadas en la probabilidad de ocupación (ψ) de las tres presas principales de puma en la RBTC

Variable	Venado cola blanca	Coatí	Pecarí de collar
Cabmun	0.61*	0.69*	0.24*
Elevación	0.73*	0.85*	-.**
Ríos	0.26*	0.27*	0.28*
Carreteras	0.38*	0.11	0.21

*Variables presentes en los mejores modelos candidatos

**No estuvo presente en ningún modelo candidato

Distribución local de puma en la RBTC

Con base en la distribución de los registros de puma obtenidos mediante estaciones de fototrampeo y por el peso de la variable vegetación en los modelos candidatos, es probable que el puma se encuentre presente a lo largo de toda la porción oaxaqueña de la reserva. Nuestros datos sugieren un comportamiento generalista en su preferencia por el hábitat, indicando una alta tolerancia a ambientes perturbados (Ripple *et al.*, 2014). Esta característica lo convierte en una especie exitosa y que potencialmente pueda ocupar zonas ampliamente heterogéneas en tipos de vegetación. En otros sitios se ha reportado preferencia en su uso de hábitat. En el centro de México se menciona su preferencia por sitios con vegetación de pino-encino (Monroy-Vilchis *et al.*, 2009b). Aunque en los modelos de presencia no nos fue posible evidenciar alguna preferencia por algún tipo de vegetación, a nivel de registros independientes considerando el tipo de vegetación en el cual fueron obtenidos, logramos observar tendencias que nos pueden permitir hacer inferencias en que sitios puede distribuirse el puma dentro de la reserva.

La mayoría de los registros independientes de puma fueron obtenidos en selva baja caducifolia (SBC), seguido por vegetación secundaria arbustiva de selva baja caducifolia (VSa/BC), vegetación secundaria arbustiva de bosque de encino (VSa/BQ), vegetación secundaria arbórea de bosque de encino-pino (VSa/BQP) y por agricultura de temporal anual (TA) (Figura 8 y 9).

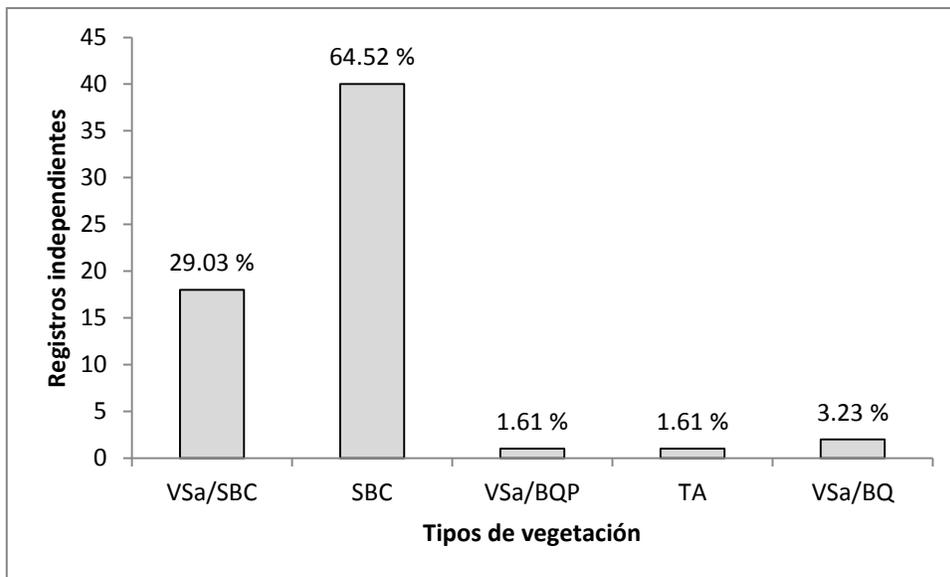


Figura 8. Número de registros independientes obtenidos de 2010 a 2012 de puma por tipos de vegetación en la RBTC

Asumiendo que la preferencia de hábitat puede estar representada por la cantidad de registros independientes, aparentemente el puma tiene una alta preferencia por áreas con tipo de vegetación de selva baja caducifolia. Este patrón observado podría ser explicado por la ocupación observada del venado cola blanca, el cual se ha reportado como su presa principal en gran parte de su distribución dentro del país (Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; Aranda, 2002; Núñez *et al.*, 2000). La elevación fue importante para explicar la ocupación

de venado cola blanca, nuestros modelos sugieren mayor ocupación en sitios con elevación baja dentro de la reserva, estas áreas están caracterizadas principalmente por poseer vegetación de selva baja caducifolia y sería lógico suponer que esta alta cantidad de registros independientes de puma estaría en función de la ocupación de hábitat de su presa principal, característica que fue mostrada por la gran importancia de la biomasa de presas en los modelos candidatos de presencia de puma. Sin embargo, en los modelos candidatos de puma, la variable de elevación no fue importante para modelar su presencia en la RBTC. Al realizar la discriminación de estaciones de fototrampeo (ver métodos), el tamaño de muestra disminuyó y varios registros independientes fueron eliminados del análisis, factor que probablemente influyó en la falta de importancia de la variable elevación en la predicción de presencia de puma. Por lo anterior, es indispensable realizar un diseño de muestreo que nos permita considerar todas las estaciones de fototrampeo, de esta forma se incrementará la muestra y los resultados serán más robustos. De tal forma que nos permitirá realizar inferencias acerca del puma en la zona. Por lo tanto, la pregunta a responder es si el número de registros independientes en cada uno de los tipos de vegetación observados es porque el puma tiende a ocupar esas zonas o por algún factor que hace que el puma sea más probable de detectar en ese tipo de vegetación.

Adicionalmente a la tendencia observada en los registros de puma por tipo de vegetación, fue el comportamiento de estos registros a lo largo de la RBTC. Si bien la mayoría de nuestros registros se ubicaron a lo largo de esta área natural protegida, hubo algunos ubicados en el límite este-sureste y zona de influencia de la reserva (Figura 9). Lo que nos podría indicar que quizá estas regiones podrían ser importantes en el sentido de que probablemente estarían funcionando como un corredor entre la reserva, la zona de la

Chinantla y regiones cercanas a la sierra norte de Oaxaca. En los últimos años hemos obtenido registros adicionales de puma en otros tipos de vegetación, los cuales no se presentan en este trabajo, en la región sureste de la zona de influencia de la reserva, aspecto que nos brinda aún más herramientas para marcar la importancia de estas zonas en la distribución y conectividad que permitan el movimiento de poblaciones de puma dentro y fuera de la RBTC.

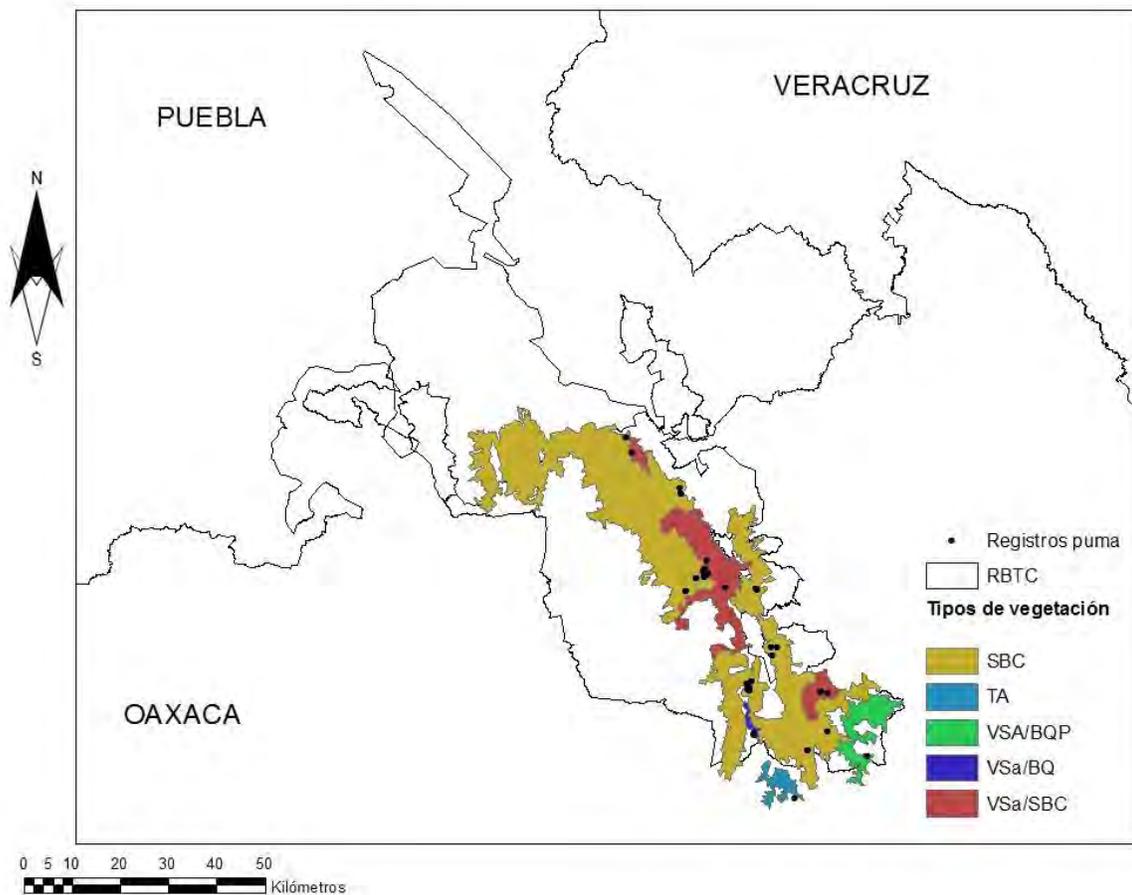


Figura 9. Distribución local de puma por tipo de vegetación en la porción oaxaqueña de la RBTC

Limitaciones del estudio

Los siguientes renglones aportan información que debe de ser considerada en la interpretación de los resultados. En las estimaciones de abundancia y densidad probablemente se puso en riesgo el segundo supuesto de población cerrada al no contar con un diseño de muestreo que nos permitiera tener un continuo de fototampas. En un diseño de muestreo de monitoreo participativo en donde están involucradas diversas localidades, es complicado involucrar localidades que conformen un continuo territorial. Particularmente porque en algunas ocasiones los representantes de las diferentes localidades de la RBTC no se encuentran interesados en el monitoreo por diversas razones que hacen inviable incluirlos. A pesar de este inconveniente las estimaciones fueron realizadas lo más rigurosamente posible, lo cual permitió brindar estimaciones robustas.

Los modelos candidatos de puma mediante regresión logística tuvieron buen ajuste; sin embargo, es importante tratar estos resultados con cautela, ya que los modelos suponen una probabilidad de detección igual a 1, es decir, suponen que no hay incertidumbre en los sitios donde no se detectó al puma. Comúnmente los modelos que tratan de hacer inferencias de distribución de las especies suponen una detección perfecta (Lahoz-Monfort *et al.*, 2014); es decir, no hay incertidumbre en la probabilidad de detección, aunque en la realidad ecológica difícilmente esto ocurre. Típicamente estos modelos suponen que si la especie objetivo no fue detectada, implica que la especie no se encuentre ocupando esa área y esto es falso en la mayoría de los casos, ya que comúnmente hay heterogeneidad en la probabilidad de detección y esta suele estar ligada a la respuesta de las especies a las condiciones ambientales (MacKenzie *et al.*, 2006). Por lo que sugerimos, cuando sea

posible, estimar la probabilidad de detección y evitar modelos que subestimen la ocupación de las especies.

En lo que respecta a los modelos de ocupación, el efecto nulo de las variables en la probabilidad de detección en el pecarí de collar probablemente fue debido a dos factores: 1) El tamaño de muestra y 2) La cantidad de observaciones perdidas. En el primer caso, el número de cámaras efectivas en los modelos de ocupación de pecarí de collar fue el más bajo ($n = 23$). Como en cualquier estudio ecológico, y no siendo la excepción la modelación de la ocupación, un factor determinante es el tamaño de la muestra, el cual está relacionado de manera positiva a las estimaciones finales (MacKenzie *et al.*, 2002) y tiene implicaciones en la construcción de los modelos candidatos. Para el caso de las observaciones perdidas, durante la construcción de modelos e inspecciones de estimaciones de parámetros, se tuvo que descartar varios modelos candidatos, ya que tanto sus estimados como sus errores estándar presentaron inconsistencias, es decir, su probabilidad de ocupación se estimaba cercana a la unidad (0.99) y sus errores estándar eran gigantescos. MacKenzie *et al.* (2002) mencionan que se debe de tener cuidado cuando la estimación de ocupación sea cercana a la unidad, con una probabilidad de detección menor a 0.15 estimada a lo largo de ≤ 6 ocasiones de detección. Si bien la probabilidad de detección para el modelo promediado fue de 0.19 y las ocasiones de detección fueron diez, se sugiere que la alta cantidad de observaciones perdidas (35%), sumada al tamaño de muestra ($n = 23$), fueron factores determinantes en la construcción de modelos candidatos, particularmente, en pecarí de collar. Por estas circunstancias fui muy cuidadoso en cada uno de los modelos candidatos finales, sólo considerando aquellos que tuvieran sentido biológico como lo recomiendan Burnham y Anderson (2002).

Implicaciones para la conservación

Las densidades de puma presentadas en este estudio, si bien cercanas a las del país (Soria-Díaz *et al.*, 2010; Rosas-Rosas y Bender, 2012), se ubican muy próximas a las reportadas para los extremos de su distribución, las cuales suelen representar estimaciones bajas. Esto tiene implicaciones importantes en el depredador tope de la RBTC y en sus presas. A pesar de que los resultados sugieren una presencia homogénea en los tipos de vegetación lo que indicaría que al parecer el puma es generalista en la selección de su hábitat dentro de la RBTC; y dada su probable poca evasión por zonas cercanas a poblados densos, no lo excluye de las presiones de la reserva. Con base en lo anterior, es indispensable sumar esfuerzos para proteger este carnívoro que garanticen su permanencia a corto y largo plazo. La cacería es un aspecto que puede poner en riesgos sus poblaciones y que ya ha sido reportada como uno de los factores preponderantes que más afectan a esta unidad de conservación, sin embargo el efecto de la cacería ilegal es difícil de evaluar. En el caso de las presas fue evidente la fuerte presión que ejerce los poblados más densos en su ocupación que quizá pueda ser explicada por la cacería presente en la región. Bajo el supuesto de que es la cacería la responsable de los patrones de ocupación observados en las presas, se vuelve aún más alarmantes los patrones observados, ya que disminuciones graves en sus presas desencadenarían en fuertes presiones para las poblaciones de este carnívoro y generarían competencia con las poblaciones humanas por el alimento, la cual ya ha sido ampliamente reportada (e.g., Renata *et al.*, 2002). Si bien se habla de que el puma posee un espectro amplio en su elección de presas (Iriarte *et al.*, 1990), también se ha reconocido su gran dependencia y preferencia de especies grandes, particularmente cérvidos como el venado cola blanca en México (Aranda y Sánchez-Cordero; 1996; Núñez *et al.*, 2000). Tal

es su dependencia de especies grandes dentro de su dieta, que Aranda (2002) menciona que una población reproductiva de puma no sería viable si sus necesidades energéticas no logran ser solventadas por una población adecuada de ungulados de tamaño grande. En sitios similares dentro de Estados Unidos ya se han reportado las diferentes consecuencias de perder al puma en hábitats donde no necesariamente gobierna la cadena trófica (Ripple y Beschta, 2006; 2008; Ripple *et al.*, 2014). El perderlo en la RBTC probablemente representaría consecuencias aún mayores. Por si misma, la RBTC ya cuenta con grupos de vigilancia que ayudan a mitigar este fenómeno, llamados comités de vigilancia ambiental participativa encargados de salvaguardar la biodiversidad de la reserva (SEMARNAT, 2013). Sin embargo, es fundamental que se involucre e informe la mayor cantidad de personas a cerca de la importancia del puma dentro de la reserva. En este sentido, hay diversos esfuerzos de monitoreo participativo por diversas instancias dentro de la RBTC que ayudan a fomentar la conservación de la biodiversidad de la reserva. Estos avances deben de continuar y, por supuesto, la involucración continua de la gente debe de ser siempre considerada como prioritaria en la toma de decisiones. Finalmente, las regiones del este y sureste de la RBTC parecen ser importantes en la distribución local del puma, ya que podrían sugerir conectividad con diversas regiones aledañas a la reserva. Esta conectividad permite un flujo continuo de individuos de diferentes especies a regiones lejanas a la reserva, lo cual es fundamental para la salud poblacional no sólo de puma y sus presas, sino de la biodiversidad que alberga este instrumento de conservación.

CONCLUSIONES

Este estudio fue derivado de un monitoreo participativo llevado a cabo por la asociación civil Conservación Biológica y Desarrollo Social (Conbiodes). Gracias a los datos de este monitoreo, se logró estimar la abundancia y densidad de puma en la porción Oaxaqueña. Se evidenció que la densidad de puma para la porción oaxaqueña de la RBTC se encuentra dentro de las más bajas para el continente. Adicionalmente, con base en diferentes variables paisajísticas y antrópicas, se estimó la probabilidad de presencia de puma y la ocupación de sus tres presas principales dentro de la RBTC.

Se observó que la variable antrópica que quizá pueda jugar en su contra, tanto del puma como de sus presas, es la distancia a cabeceras municipales. Gracias a los registros independientes de puma, se sugirió que este carnívoro se encuentre distribuido por toda la porción oaxaqueña de la RBTC; el cual, al parecer, tiene mayor preferencia por el tipo de vegetación representado por selva baja caducifolia.

Por lo que se concluye que es prioritario sumar esfuerzos entre las diferentes dependencias involucradas en la zona e indispensable el conocimiento invaluable que cada uno de los habitantes de las diferentes zonas dentro de la reserva tiene de la biología de las especies. Se comprobó que las fototampas son un excelente instrumento que puede ser utilizado para estimar diferentes parámetros para especies tan crípticas y esquivas como el puma o fáciles de detectar como el venado cola blanca. Adicionalmente se comprobó que, con las consideraciones necesarias, el monitoreo participativo puede ser muy importante en la instalación de fototampas, diseño de muestreo, toma de datos y en el alcance del área a investigar.

Si bien el monitoreo participativo permite la obtención de buenos resultados, se recomiendan los siguientes puntos que pueden disminuir el sesgo y aumentar la precisión en la toma de datos de este esquema de monitoreo:

- **Permanencia de estaciones de fototrampeo:** Es fundamental que cada una de las estaciones permanezca por lo menos un año en la ubicación definida previamente por los expertos de la comunidad científica y los habitantes de cada localidad. Esta permanencia, específicamente para ocupación, puede potencializar la estimación de otros parámetros como la extinción y colonización de diferentes especies.
- **Distancia entre estaciones de fototrampeo:** Este punto está correlacionado de manera positiva con el anterior, esto quiere decir que entre mayor duren las estaciones ubicadas en su posición el espaciado entre estaciones permanecerá estable y la distancia entre ellas permanecerá fija. Este aspecto es fundamental para estimar abundancia y densidad de diferentes animales. Por su puesto, la distancia siempre tiene que estar ligada al ámbito hogareño de la especie que va a ser nuestro objeto de estudio.
- **Red continua de estaciones de fototrampeo:** Definir una red que sea continua de estaciones de fototrampeo, y tratar de que no queden espacios entre ellas. Silver (2004) menciona que este espacio no debe de superar el ámbito hogareño de la especie objetivo. Quizá este sea el punto más difícil de lograr, por lo que se recomienda en lo posible tratar de cumplirlo, principalmente si lo que se está estimando es la abundancia y la densidad de alguna especie.

Los anteriores puntos pueden potencializar tanto la toma de decisiones como este esquema de monitoreo, el cual se ha comprobado que pueden generar estimaciones robustas tanto a nivel local como regional (Dickinson *et al.*, 2010; Erb *et al.*, 2012).

LITERATURA CITADA

- Altrichter, A., y G. I. Boaglio. 2004. Distribution and relative abundance of peccaries in the Argentine Chaco: associations with human factors. *Biological Conservation* 116: 217-225.
- Albert, S., C. A. Ramotnik y G. C. Schmitt. 2004. Collared peccary range expansion in northwestern New Mexico. *Southwestern Naturalist* 49: 524-528.
- Anderson, D. R. 2008. *Model Based Inference in the Life Sciences: A Primer on Evidence*. Springer. New York, EE.UU.
- Aranda, M. y V. Sánchez-Cordero. 1996. Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in tropical forests of Mexico. *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 31: 65-67.
- Aranda, M. 2002. Importancia de los pecaríes para la conservación del jaguar en México. Pp. 101-105 en *El jaguar en el nuevo milenio* (R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber, comps.). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society. Ciudad de México, México.

- Ahumada, J. A., Hurtado J., y D. Lizcano. 2013. Monitoring the Status and Trends of Tropical Forest Terrestrial Vertebrate Communities from Camera Trap Data: A Tool for Conservation. PLoS ONE 8: e73707. doi:10.1371/journal.pone.0073707
- Bailey, L. L., T. R. Simons y K. H. Pollock. 2004. Estimating site occupancy and species detection probability parameters for terrestrial salamanders. *Ecological Applications* 14: 692-702.
- Beier, P. 1993. Determining minimum habitat areas and habitat corridors for cougars. *Conservation Biology* 7: 94-108.
- Beier, P., D. Choate y R. H. Barrett. 1995. Movement patterns of mountain lions during different behaviors. *Journal of Mammalogy* 76: 1056-1070.
- Beyer, H. L. 2004. Hawth's Analysis Tools for ArcGIS. Available at <http://www.spataleecology.com/htools>
- Bivand, R. S., E. Pebesma y V. Gomez-Rubio. 2013. Applied spatial data analysis with R, Second edition. Springer, NY. <http://www.asdar-book.org/>
- Bodmer, R. E., J. F. Einsberg y K. H. Redford. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian Mammals. *Conservation Biology* 11: 460-466.
- Bolker, B. 2012. Package "bbmle". <http://cran.r-project.org/web/packages/bbmle/bbmle.pdf>
- Botello, F. 2006. Distribución, actividad y hábitos alimentarios de carnívoros en la reserva de la biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Distrito Federal. México,

- Botello, F., E. Villaseñor, M. Aranda, G. Magaña-Cota y L. Guevara. 2011. Guía de campo para el monitoreo participativo de vertebrados utilizando rastros y fototampas. Conservación Biológica y Desarrollo Social. Distrito Federal. México.
- Burdett, C., D. Theobald, C. Rondinini, M. Di Marco, L. Boitani y K. Crooks. 2011. The Puma as an Umbrella Species for Conserving Western Hemisphere Carnivores. Pp 112-121 en Proceedings of the 10th Mountain Lion Workshop (Williams, J., H. Robinson, y L. Swenar, eds.). Bozeman, Montana, EE.UU.
- Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. 2nd ed. Springer Verlag, NewYork.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. Journal of Mammalogy 24: 346-352.
- Burton A. C., M. K. Sam, C. Balangtaa y J. S. y Brashares. 2012. Hierarchical Multi-Species Modeling of Carnivore Responses to Hunting, Habitat and Prey in a West African Protected Area. PLoS ONE 7(5): e38007. doi:10.1371/journal.pone.0038007
- Carbaugh B., J. P. Vaughn, E. D. Bellis y H. B. Graves. 1975. Distribution and activity of white-tailed deer along an interstate highway. Journal of Wildlife Management 39: 570-581.
- Carbone C. y J. L. Gittleman. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. Science 295: 2273-2276.
- Cardillo, M., A. Purvis, W. Sechrest, J. L. Gittleman, J. Bielby y G. M. Mace. 2004. Human Population Density and Extinction Risk in the World's Carnivores. PLoS Biology 2: e197.

- Carrillo, E., J. C. Saenz, T. K. Fuller. 2002. Movements and activities of white-lipped peccaries in Corcovado National Park, Costa Rica. *Biological Conservation* 108: 317–324.
- Caselli de Azevedo, F. C. 2008. Food Habits and Livestock Depredation of Sympatric Jaguars and Pumas in the Iguazu National Park Area, South Brazil. *BIOTROPICA* 40: 494-500.
- Ceballos, G., y G. Oliva (EDS.). 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. García, R. M. Pringle y T. M. Palmer. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1, e1400253.
- Chávez, J. C. 2005. *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) Puma. Pp. 364-367 en Los mamíferos silvestres de México (Ceballos, G., y G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- Chávez, C., A. de la Torre, H. Bárcenas, R. A. Medellín, H. Zarza y G. Ceballos. 2013. Manual de fototrampeo para estudio de fauna silvestre. El jaguar en México como estudio de caso. Alianza WWF-Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Choate, D. M., M. L. Wolfe y D. C. Stoner. 2006. Evaluation of Cougar Population Estimators in Utah. *Wildlife Society Bulletin* 34: 782-799.
- Cincotta, R. P., J. Wlśnewski y R. Engelman. 2000. Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404: 990-992.

CONABIO. 2004. 'Cabeceras municipales, 2000'. Extraído de Principales Resultados por Localidad. XII Censo de Población y Vivienda 2000 del Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). México.

Cooch, E. G., y G. C. White. 2014. Program MARK - a gentle introduction. Vol 0: 1013pp.

Côté, S. D., T. P. Rooney, J. P. Tremblay, C. Dussault y D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 113-147.

Crawshaw P. G., y H. B. Quigley. 2002. Hábitos alimentarios del jaguar y el puma en el pantanal, Brasil, con implicaciones para su manejo y conservación. Pp. 303-315 en *El jaguar en el nuevo milenio* (R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber, comps.). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society. Ciudad de México, México.

Crooks K. R., C. L. Burdett, D. M. Theobald, C. Rondinini y L. Boitani. 2011. Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 2642-2651.

Crooks K. R. y M. E. Soulé. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400: 563-566.

Cullen, L. J., Bodmer, R., C. V. Padúa. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biological Conservation* 95: 49-56.

- De Angelo, C., A. Paviolo y M. Di Bitetti. 2011. Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Diversity and Distributions* 17: 422-436.
- de la Torre, J. A., y de la Riva., G. 2009. Food habits of pumas (*Puma concolor*) in a semiarid region of Central Mexico. *Mastozoología Neotropical* 16: 211-216.
- de la Torre, J. A., y L. Torres-Knoop. 2014. Distribución potencial del puma (*Puma concolor*) en el estado de Aguascalientes, México. *Revista Mexicana de Mastozoología Nueva época* 4: 45-56.
- Delfín-Alfonso, C., Gallina, S. y C. López-González. 2009. Evaluación del hábitat del venado cola blanca utilizando modelos espaciales y sus implicaciones para el manejo en el centro de Veracruz, México. *Tropical Conservation Science* 2: 21-228.
- Devictor, V., R. Julliard y F. Jiguet. 2007. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117: 507-514.
- Di Bitetti, M. S., C. D. De Angelo, De Angelo, Y. E. Di Blanco y A. Paviolo. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36: 403-402.
- Di Marco, M., L. Boitani, D. Malloni, M. Hoffman, A. Iacucci, E. Meijaard, P. Visconti, J. Schipper y C. Rondinini. 2014. A Retrospective Evaluation of the Global Decline of Carnivores and Ungulates. *Conservation Biology* 28: 1109-1118.

- Dickinson, J. L., B. Zuckerberg, y D. N. Bontar. 2010. Citizen science as an ecological research tool: Challenges and benefits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 149-172.
- Dickson B. E. y P. Beier. 2002. Home-range and habitat selection by adult cougars in southern California. *Journal of Wildlife Management* 66(4): 1235-1245.
- Dickson, B. G., J. S. Jenness y P. Beier. 2005. Influence of vegetation, topography, and roads on cougar movement in Southern California. *Journal of Wildlife Management* 69: 264-276.
- Dickson B. G., G. W. Roemer, B. H. McRae y J. M. Rundall. 2013. Models of Regional Habitat Quality and Connectivity for Pumas (*Puma concolor*) in the Southwestern United States. *PLoS ONE* 8(12): e81898. doi:10.1371/journal.pone.0081898
- Dirzo, R., H. S. Young, M. Galletti, G. Ceballos, J. B. Nick y B. Collen. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401-406.
- Dunham, J. B., y B. E. Rieman. 1999. Metapopulation structure of bull trout: influence of physical, biotic, and geometrical landscape characteristics. *Ecological Applications* 9: 642-655.
- Elbroch, L. M. y K. U. Wittmer. 2012. Puma spatial ecology in open habitats with aggregate prey. *Mammalian Biology* 77: 377-384.
- Engler, R., A. Guisan y L. Rechsteiner. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41: 263-274.

- Erb P. L., W. J. McSheay, y R. P. Guralnick. 2012. Anthropogenic Influences on Macro-Level Mammal Occupancy in the Appalachian Trail Corridor. PLoS ONE 7: e42574doi:10.1371/journal.pone.0042574.
- Espino-Barros, O. A. y M. M. Marín-Fuentes. 2005. Agua de origen vegetal para el Venado Cola Blanca Mexicano. Archivos de Zootecnia 54: 191-196.
- Espinosa-Lucas, A., A. Mendez, O. Hernández, A. Flores-Cortés, F. Botello y I. Mariscal. 2015. Tres nuevos registros en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca. *Therya* 6: 661-666.
- Estrada, C. G. 2008. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la selva maya, Centroamerica. *Revista Mexicana de Mastozoología* 12: 113-130.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Fahrig L y T. Rytwinski 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecology and Society* 14: 1
- Fiske I., y R. Chandler. 2011. unmarked: An R Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. *Journal of Statistical Software*, 43: 1-23
- Foster, R. B., B. J. Harmsen y C. P. Doncaster. 2010. Habitat use by sympatric jaguars and pumas across a gradient of human disturbance in Belize. *Biotropica* 42: 724-731.
- Fragoso, J. M. 1999. Perception of scale and resource partitioning by peccaries: behavioral causes and ecological implications. *Journal of Mammalogy* 80: 993-1003.

- Franklin, W. L., W. E. Johnson, R. J. Sarno y J. A. Iriarte. 1999. Ecology of the Patagonia puma *Felis concolor patagonica* in southern Chile. *Biological Conservation* 90: 33-40.
- Fuller, T., M. Munguía, M. Mayfield, V. Sánchez-Cordero y S. Sarkar. 2006. Incorporating connectivity into conservation planning: A multi-criteria case study from central Mexico. *Biological Conservation* 133: 131-142.
- Galindo-Leal C., y M. Weber. 2005. *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780) Venado cola blanca. Pp. 517-521 en *Los mamíferos silvestres de México* (Ceballos, G., y G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- García-Marmolejo, G., L. Chapa-Vargas, M. Weber y E. Huber-Sannwald. 2015. Landscape composition influences abundance patterns and habitat use of three ungulate species in fragmented secondary deciduous tropical forests, Mexico. *Global Ecology and Conservation* 3: 744-755.
- Gill, R. B. 2009. To Save a Mountain Lion: Evolving Philosophy of Nature and Cougars. Pp 5-16 en *Cougar Ecology & Conservation* (Hornocker, M., y S. Negri, eds). The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.
- Gómez-Ortiz, Y y 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.
- Guillera-Aroita, G., J. J. Lahoz-Monfort, E. J. Milner-Gulland, R. P. Young y E. Nicholson. 2010. Using occupancy as a state variable for monitoring the Critically Endangered Alaotran gentle lemur *Hapalemur alaotrensis*. *Endangered Species Research* 11: 157-166

- Harmsen, B. J., , R. J. Foster, S. C. Silver, L. E. T. Ostro, y C. P. Doncaster. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology* 76: 320-324.
- Hemker, T. P., F. G. Lindzey y B. B. Ackerman. 1984. Population characteristics and movement patterns of cougars in southern Utah. *Journal of Wildlife Management* 48: 1275-1284.
- Henschel, P. y J. Ray. 2003. *Leopards in African rainforests: survey and monitoring techniques*. WCS Global Carnivore Program. Wildlife Conservation Society. New York, EE.UU.
- Hernández, C. L. 1998. Un estudio de la lluvia y la dinámica de la vegetación en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, a través del uso del índice de vegetación NDVI (Normalized Difference Vegetation Index). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 141 p.
- Hernández-SaintMartín A. D., Rosas-Rosas O. C., Palacio-Núñez J., Tarango-Arambula L. A., Clemente-Sánchez F y A. L. Hoogesteijn. 2015. Food Habits of Jaguar and Puma in a Protected Area and Adjacent Fragmented Landscape of Northeastern Mexico. *Natural Areas Journal* 35: 308-317.
- Hervert, J. J., y P. R. Krausman. 1986. Desert mule deer use of water developments in Arizona. *Journal of Wildlife Management* 50: 670-676.
- Hijmans R. J. 2015. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.3-40. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hornocker, M. G. 1970. An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho Primitive Area. *Wildlife Monograph* 21: 3-39.

- Hosmer, D. W., y S. Lemeshow. 2000. *Applied Logistic Regression*. Wiley Series in Probability and Statistics. New York, EE. UU.
- Iriarte, J. A., W. L. Franklin, W. E. Johnson y K. H. Redford. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia* 85: 185-190.
- INE. 2014. 'Ríos, Conjunto de datos vectoriales del Instituto Nacional Electoral.', escala: 1:250000. edición: 1. Instituto Nacional Electoral. Distrito Federal, México.
- INEGI. 2013. Carta de uso del suelo y vegetación escala 1:250,000, serie V (Conjunto Nacional)', escala: 1:250000. edición: 1. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México.
- INEGI. 2014. 'Red Vial, Red Nacional de Caminos (RNC) INEGI', escala: 1:250000. edición: 1. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México.
- Janzen, D. H. y T. W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49: 96-110.
- Jones, K. E., J. Bielby, M. Cardillo, S. A. Fritz, J. O'Dell, C. D. L. Orme, K. Safi, W. Sechrest, E. H. Boakes, C. Carbone, C. Connolly, M. J. Cutts, J. K. Foster, R. Grenyer, M. Habib, C. A. Plaster, S. A. Price, E. A. Rigby, J. Rist, A. Teacher, O. R. P. Bininda-Emonds, J. L. Gittleman, G. M. Mace, A. Purvis, y W. K. Michener. 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90: 2648-2648.

- Jathanna D., K. U. Karanth, N. S. Kumar, K. K. Karanth, V. R. Goswami. 2015. Patterns and Determinants of Habitat Occupancy by the Asian Elephant in the Western Ghats of Karnataka, India. PLoS ONE 10: e0133233. doi:10.1371/journal.pone.0133233
- Karanth, K. U. 1995. Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture–recapture models. *Biological Conservation* 71: 333-338.
- Karanth, K. U. y J. D. Nichols. 1998. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* 79: 2852-2862.
- Karanth, K. U, J. D. Nichols, N. S. Kumar, W. A. Link y J. E. Hines. 2004. Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 4854-4858.
- Karanth, K. U., A. M. Goloplaswamy, N. S. Kumar, S. Vaidyanathan, J. D. Nichols y D. I. MacKenzie. 2011. Monitoring carnivore populations at the landscape scale: occupancy modeling of tigers from sign surveys. *Journal of Applied Ecology* 48: 1048-1056.
- Kawanishi, K., y M. E. Sunquist. 2004. Conservation status of tigers in a primary rainforest of Peninsular Malaysia. *Biological Conservation* 120: 329-344.
- Kelly , J. M. , J. A. Noss, M. S. Di Bitetti , L. Maffei , R. L. Arispe, A. Paviolo, C. De Angelo y Y. E. Di Blanco. 2008. Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina and Belize. *Journal of Mammalogy* 89: 408-418.
- Kostyria, A. V., A. S. Skorodelov, D. G. Miquelle, V. V. Aramilev, y D. McCullough. 2003. Results of camera trap survey of far eastern leopard population in southwest Primorski

Krai, winter 2002–2003. Wildlife Conservation Society and Institute for Sustainable Natural Resource Use. Vladivostok, Russia

Kucera, T. y R. Barrett. 2011. A History of Camera Trapping. Pp. 9-26 in Camera Traps in Animal Ecology Methods and Analyses (O’Connell, A. F., J. D. Nichols, y K. U. Karanth eds.). Springer. New York, EE.UU.

Lahoz-Monfort, J. J., G. Guillera-Arroita y B. A. Wintle. 2014. Imperfect detection impacts the performance of species distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 23: 504-515.

Laliberte, A. S. y W. J. Ripple. 2004. Range contractions of North American carnivores and ungulates. *BioScience* 54: 123-138.

Laundré, J. W., L. Hernández y S. G. y Clark. 2007: Numerical and demographic responses of pumas to changes in prey abundance: Testing current predictions. *Journal of Wildlife Management* 71: 345-355.

Laundré J. W. y L. Hernández. 2009. What we know about pumas in Latin America. Pp 78-90 en *Cougar Ecology & Conservation* (Hornocker, M., y S. Negri, eds). The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

Laundré, J. W., J. L. Salazar, L. Hernández y D. Nuñez. 2009. Evaluating potential factors affecting puma *Puma concolor* abundance in the Mexican Chihuahuan Desert. *Wildlife Biology*, 15: 207-212.

- Lewis, J. S., K. A. Logan, M. W. Alldredge, L. L. Bailey, S. VandeWoude, y K. R. Crooks. 2015. The effects of urbanization on population density, occupancy, and detection probability of wild felids. *Ecological Applications* 25: 1880-1895.
- Linkie M., Y. Dinata, A. Nugroho y I. A. Haidir. 2007. Estimating occupancy of a data deficient mammalian species living in tropical rainforests: Sun bears in the Kerinci Seblat region, Sumatra. *Biological Conservation* 137: 20-27.
- Logan, K. y L. Sweanor. 2001. Desert Puma evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore. Island Press. Washington, EE.UU.
- Lukacs P. M., K. P. Burnham y D. R. Anderson. 2009. Model selection bias and Freedman's paradox. *Annals of the Institute of Statistical Mathematics* 62: 117-125.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, G. B. Lachman, S. Droege, J. A. Royle y C. A. Langtimm. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248-2255.
- MacKenzie, D. I., J. A. Royle, J. A. Brown y J. D. Nichols. 2004. Occupancy estimation and modeling for rare and elusive populations. Pp. 149-172 in *Sampling rare or elusive populations* (W. L. Thompson ed.). Island Press, Washington, EE.UU.
- MacKenzie, D. L., y L. L. Bailey. 2004. Assessing the fit of site-occupancy models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 9: 300-318.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, J. A. Royle, K. H. Pollock, J. E. Hines y L. L. Bailey. 2006. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Elsevier. San Diego, EE. UU.

- Maffei, L., A. J. Noss, E. Cuéllar y D. I. Rumiz. 2005. Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behaviour in the dry forests of eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology* 21: 349-353.
- Maffei, L., y A. J. Noss. 2008. How Small is too Small? Camera Trap Survey Areas and Density Estimates for Ocelots in the Bolivian Chaco. *Biotropica* 40: 71-75.
- Maffei, L., J. Polisar, R. Garcia, J. Moreira y A. J. Noss. 2011. Perspectives from Ten Years of Jaguar (*Panthera onca*) Camera Trapping in Mesoamerica. *Mesoamericana* 15: 49-59.
- Mandujano, S., S. Gallina, G. Arceo y L. A. Pérez-Jimenez. 2004. Variación estacional del uso y preferencia de los tipos de vegetación por el venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana* 20: 45-67.
- McBride, R., y R. Sensor. 2015. Efficacy of Trail Cameras to Identify Individual Florida Panthers. *Southeastern Naturalist* 14: 351-360.
- Meave, J. A., M. A. Romero-Romero, S. Salas-Morales, E. Pérez-García y J. A. Gallardo-Cruz. 2012. Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas* 21: 85-100.
- Miller B. y A. Rabinowitz. 2002. ¿Por qué conservar al jaguar? Pp. 303-315 en *El jaguar en el nuevo milenio* (R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber, comps.). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society. Ciudad de México, México.

- Monroy-Vilchis, O., Y. Gómez, M. Janczur y V. Urios. 2009a. Food niche of Puma concolor in Central Mexico. *Wildlife Biology* 15: 97-105.
- Monroy-Vilchis, O., C. Rodríguez-Soto, M. Zarco-González y V. Urios. 2009b. Cougar and jaguar habitat use and activity patterns in central Mexico. *Animal Biology* 59: 145-157.
- Monroy-Vilchis, O., M. M. Zarco-González, C. Rodríguez-Soto, L. Soria-Díaz y V. Urios. 2010. Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical* 59: 373-383.
- Munro, K. G., J. Bowman y L. Fahrig. 2012. Effect of paved road density on abundance of white-tailed deer. *Wildlife Research* 39: 478-487.
- Murphy K., y T. K. Ruth. 2009. Diet and Prey Selection of a Perfect Predator. Pp 118-137en *Cougar Ecology & Conservation* (Hornocker, M., y S. Negri, eds). The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.
- Negrões N., P. Sarmiento, J. Cruz, C. Eira, E. Revilla, C. Fonseca, R. Sollmann, N. M. Torres, M. M. Furtado, A. T. A. Jacomo, y L. Silveira. 2010. Use of camera-trapping to estimate Puma density and influencing factors in Central Brazil. *Journal of Wildlife Management* 74: 1195-1203.
- Newbold T., L. N. Hudson, S. L. L. Hill, S. Contu, I. Lysenko, R. A. Senior, L. Börger, D. J. Bennett, A. Choimes, B. Collen, J. Day, A. De Palma, S. Díaz, S. Echeverria-Londoño, M. J. Edgar, A. Feldman, M. Garon, M. L. K. Harrison, T. Alhusseini, F. J. Ingram, Y. Itescu, J. Kattge, V. Kemp, L. Kirkpatrick, M. Kleyer, D. W. Purves, A. Robinson, J. Simpson, S.

- L. Tuck, E. Weiher, H. J. White, R. M. Ewers, G. M. Mace, J. P. W. Scharlemann y A. Purvis. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 250: 45-50.
- Newby J. R., L. S. Mills, T. K. Ruth, D. H. Pletscher, M. S. Mitchell, H. B. Quigley, K. M. Murphy y R. DeSimone. 2013. Human-caused mortality influences spatial population dynamics:Pumas in landscapes with varying mortality risks. *Biological Conservation* 159: 230-239.
- Nichols, J. D. 1992. Capture-Recapture Models. *BioScience* 42: 94-102.
- Núñez, R., Miller, B. y F. Lindzey. 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology (London)* 252: 373-379.
- Núñez, R., Miller, B. y F. Lindzey. 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Pp. 107-126 en *El jaguar en el nuevo milenio* (R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber, comps.). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society. Ciudad de México, México.
- Novack, A. J., Main, M. B., Sunkist, M. E. y R. F. Labisky. 2005. Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of Zoology (London)* 267: 167-178.
- O'Connell J. R., N. W. Talancy, L. L. Bailey, J. R. Sauer, R. Cook y A. T. Gilbert. 2006. Estimating Site Occupancy and Detection Probability Parameters for Meso- And Large Mammals in a Coastal Ecosystem. *Journal of Wildlife Management* 70: 1625-1633.

- O'Brien, T. G. 2011. Abundance, Density and Relative Abundance: A Conceptual Framework. Pp. 71-96 in Camera Traps en Animal Ecology Methods and Analyses (O'Connell, A. F., J. D. Nichols, y K. U. Karanth eds.). Springer. New York, EE.UU.
- Ortíz-García, A. I., L. A. Ramos-Robles y S. Mandujano. 2012. Distribución potencial de los ungulados silvestres en la Reserva de Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Therya*. 3: 333-348
- Ostfeld, R. S. y R. D. Holt. 2004. Are predators good for your health? Evaluating evidence for top-down regulation of zoonotic disease reservoirs. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 13-20.
- Otis, D. L., K. P. Burnham, G. C. White y D. R. Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62: 1-135.
- Parks, S. A., y A. H. Harcourt. 2002. Reserve Size, Local Human Density, and Mammalian Extinctions in U.S. Protected Areas. *Conservation Biology* 16: 800-808.
- Pebesma, E. J., y R.S. Bivand, 2005. Classes and methods for spatial data in R. *R News* 5 (2), <http://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.
- Peres, A. C. 1996. Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forests. *Biological Conservation* 77: 115-123
- Polisar, J., I. Maxit, D. Scognamillo, L. Farrell, M. E. Sunkuist y J. F. Eisenberg. 2003. Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biological Conservation* 109: 297-310.

- Powell, R. A. 2012. Movements, home ranges, activity, and dispersal. Pp 188-217 en *Carnivore Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques* (L. Boitani y R. A. Powell, eds.). Oxford University Press, New York, EE. UU.
- Quigley, H. B. y P. G. Crawshaw. 1992. A conservation plan for the jaguar *Panthera onca* in the Pantanal region of Brazil. *Biological Conservation* 61: 149-157
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rabinowitz, A. R. 1986. Jaguar depredation on domestic livestock in Belize. *Wildlife Society Bulletin* 14: 170-174.
- Ramos-Robles, M., S. Gallina y S. C. Mandujano. 2013 Habitat and human factors associated with white-tailed deer density in the tropical dry forest of Tehuacan-Cuicatlan Biosphere Reserve, Mexico. *Tropical Conservation Science* 6: 70-86
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Redford, K. H. y J. G. Robinson. 2002. Introducción. Pp. 21-24 en *El jaguar en el nuevo milenio* (R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber, comps.). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society. Ciudad de México, México.
- Renata, M., P. Leite y F. Galvão. 2002. El jaguar, el puma y el hombre en tres áreas protegidas del bosque atlántico costero de Paraná, Brasil. Pp 237-250 en *El jaguar en el nuevo milenio* (R.

A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber, comps.). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society. Ciudad de México, México.

Rexstad, E. y K. P. Burnham. 1991. User's Guide for Interactive Program CAPTURE. *Abundance Estimation of Closed Populations*. Colorado State University, Fort Collins. Colorado, EE. UU.

Reyna-Hurtado, R., y G. W. Tanner. 2005. Habitat preferences of ungulates in hunted and nonhunted areas in the Calakmul forest, Campeche, Mexico. *Biotropica* 37: 676-685.

Ripple, W. J., y R. L. Beschta. 2006. Linking a cougar decline, trophic cascade, and catastrophic regime shift in Zion National Park. *Biological Conservation* 133: 397-408.

Ripple, W. J., y R. L. Beschta. 2008. Trophic cascades involving cougar, mule deer, and black oaks in Yosemite National Park. *Biological Conservation* 141: 1249-1256.

Ripple, W. J., J. A. Estes, R. L. Beschta, C. C. Wilmers, E. G. Ritchie, M. Hebblewhite, J. Berger, B. Elmhagen, M. Letnic, M. P. Nelson, O. J. Schmitz, D. W. Smith, A. D. Wallach y A. J. Wirsing. 2014. Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science* 343: 1241484-1-1241484-11.

Rosas-Rosas, O. C., L. C. Bender y Valdez, R. 2008. Jaguar and puma predation on cattle calves in Northeastern Sonora, Mexico. *Rangeland Ecology and Management* 61: 554-560.

- Rosas-Rosas, O. C., y L. C. Bender. 2012. Population status of jaguar (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in Northeastern Sonora, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 28: 86-101.
- Sanderson, E. W., K. H. Redford, C. L. B. Chetkiewicz, R. A. Medellín, A. R. Rabinowitz, J. G. Robinson, and A. B. Taber. 2002. Planning to save a species: the jaguar as a model. *Conservation Biology* 16: 58-72.
- Sattler, T., G. B. Pezzatti, M. P. Nobis, M. K. Obrist, T. Roth y M. Moretti. 2014. Selection of Multiple Umbrella Species for Functional and Taxonomic Diversity to Represent Urban Biodiversity. *Conservation Biology* 28: 414-426.
- Scognamillo, D., I. E. Maxit, M. Sunquist y L. Farrell. 2002. Ecología del jaguar y el problema de la depredación de ganado en un ható de los llanos venezolanos. Pp. 139-150 en *El jaguar en el nuevo milenio* (R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber, comps.). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society. Ciudad de México, México.
- Taber, A. B., A. J. Novaro, N. Neris, y F. H. Colman. 1997. The food habits of sympatric Jaguar and Puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* 29: 204-213.
- Trolle, M., y M. Kéry. 2005. Camera-trap study of ocelot and other secretive mammals in the northern Pantanal. *Mammalia* 69: 3-4.
- Segura, W. 1998. Application of the HEP methodologies and Use of GIS to identify Priority Sites for management of white-tailed deer. Pp. 127-137 en: *GIS Methodologies for developing*

Conservation Strategies: Tropical Forest Recovery and Wildlife Management in Costa Rica (Savitsky, B. y T. Lacher, eds.). Columbia University Press, New York.

SEMARNAT. 2013. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Ciudad de México, México.

Sergio, F., T. Caro, D. Brown, B. Clucas, J. Hunter, J. Ketchum, K. McHugh y F. Hiraldo. 2008. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 39: 1-19.

Silveira, L., A. T. A. Jacomo y J. A. F. Diniz-Filho. 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation. *Biological Conservation* 114: 351-355.

Silver, S. C. 2004. Estimando la abundancia de jaguares mediante trampas-cámara. *Wildlife Conservation Society*, New York, New York, USA.

Silver, S. C., L. E. T. Ostro, L. K. Marsh, L. Maffei, A. J. Noss y M. Kelly. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar (*Panthera onca*) abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx* 28: 148-154.

Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83: 247-257.

Soisalo, M. K., y M. C. Cavalcanti. 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radiotelemetry. *Biological Conservation* 129: 487-496.

- Sollmann, R., M. M. Furtado, H. Hofer, A. T. A. Jácomo, N. M. Tôrres y L. Silveira. 2012. Using occupancy models to investigate space partitioning between two sympatric large predators, the jaguar and puma in central Brazil. *Mammalian Biology* 77: 41-46.
- Luna-Soria, H., y C. A. López-González. 2005. Abundance and food habits of Cougars and Bobcats in the Sierra San Luis, Sonora, Mexico. *USDA Forest Service proceedings RMRSP*, 36: 416-420.
- Soria-Díaz, L. S., Monroy-Vilchis, O., Rodríguez-Soto, C., Zarco-González M. M. y V. Urios. 2010. Variation of abundance and density of *Puma concolor* in zones of high and low concentration of camera traps in Central Mexico. *Animal Biology* 60: 361-371.
- Sugiyama, N., A. D. Somerville y M. J. Schoeninger. 2015. Stable Isotopes and Zooarchaeology at Teotihuacan, Mexico Reveal Earliest Evidence of Wild Carnivore Management in Mesoamerica. *PloS ONE* 10: e0135635.
- Sunquist, M., y F. Sunquist. 2002. *Wild cats of the world*. University of Chicago Press. Illinois, EE.UU.
- Symonds, M. R. E., y A. Moussalli. 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 13-21.
- Sweaner, L. L., K. A. Logan y M. G. Hornocker. 2001. Cougar dispersal patterns, metapopulation dynamics, and conservation. *Conservation Biology* 14: 798-808.
- Taber, A. B., A. J. Novaro, N. Neris y F. H. Colman. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* 29: 204-213.

- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein y G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-573.
- Terborgh, J., L. Lopez, P. Nuñez, M. Rao., G. Shahabuddin, G. Orihuela, M. Riveros, R. Ascanio, G. H. Adler, T. D. Lambert y L. Balbas. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.
- Trombulak S. C., y C. Frissell. 2000. A review of the ecological effects of roads on terrestrial and aquatic ecosystems. *Conservation Biology* 14: 18-30.
- Trudeau, C., Imbeau, L., Drapeau, P., y M. J. Mazerolle. 2012. Winter site occupancy patterns of the northern flying squirrel in boreal mixed-wood forests. *Mammalian Biology* 77: 258-263.
- Treves, A. 2009. Hunting for large carnivore conservation. *Journal of Applied Ecology* 46: 1350-1356.
- Towns, V. 2013. Monitoreo poblacional de algunas especies de mamíferos de talla mayor en la selva alta perennifolia del Estado de Chiapas, México. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Distrito Federal. México.
- Valenzuela, D. 2005. *Nasua narica* (Linnaeus, 1776) Tejón, coatí. Pp. 411-413 en Los mamíferos silvestres de México (Ceballos, G., y G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- Valenzuela, D., y G. Ceballos. 2000. Habitat selection home range and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Mammalogy* 81: 810-819.

- Valiente, B. L. 1991. Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, México. 65 p.
- Van Dyke, F. G., Brocke, R. H., Shaw, H. G., Ackerman, B. B., Hemker, T. P. y F. G. Lindzey. 1986. Reactions of mountain lions to logging and human activity. *Journal. Wildlife. Management* 50: 95-102.
- Van Hulle, M., y C. Vaughan. 2008. The Effect of Human Development on Mammal Populations of the Punta Leona Private Wildlife Refuge, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 57: 441-449.
- Venables, W. N. y B. D. Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Wallach, A. D., I. Izhaki, J. D. Toms, W. J. Ripple y U. Shanas. 2015. What is an apex predator? *Oikos*. doi: 10.1111/oik.01977
- Wikramanayake, E. D., E. Dinerstein, J. G. Robinson, U. Karanth, A. Rabinowitz, D. Olson, T. Mathew, P. Hedao, M. Conner, G. Hemley y D. Bolze. 1998. An ecology-based method for defining priorities for large mammal conservation: the tiger as case study. *Conservation Biology* 12: 865-878.
- Woodroffe, R. y J. R. Ginsberg. 1998. Edge Effects and the Extinction of Populations Inside Protected Areas. *Science* 280: 2126-2128.
- Wainwright, C. J., C. T. Darimont, y P. C. Paquet. 2010. *British Columbia's Neglected Carnivore: a Conservation Assessment and Conservation Planning Guide for Cougars*. Version 01. Raincoast Conservation Foundation, Sidney, BC.

- White, G. C., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Otis, D. L. 1982. Capture–recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory Publication LA 8787 NERP, Los Alamos, NM, USA.
- Wilson, K. R., y D. R. Anderson. 1985. Evaluation of two density estimators of small mammal population size. *Journal of Mammalogy* 66: 13-21.
- Woodroffe, R. 2000. Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation* 3: 165-173.
- Zarco-González, M.M., O. Monroy-Vilchis, C. Rodríguez-Soto y V. Urios. 2012. Spatial factors and management associated with livestock predations by Puma concolor in Central Mexico. *Human Ecology* 40: 631-638.
- Zarco-González, M.M., O. Monroy-Vilchis y J. Alaníz. 2013. Spatial model of livestock predation by jaguar and puma in Mexico: Conservation planning. *Biological Conservation* 159: 80-87.
- Zervanos, S. M., y G. I. Day. 1977. Water and energy requirements of captive and free-living collared peccaries. *Journal of Wildlife Management* 41: 527-532.