



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**Uso del hábitat y estrategias de conservación de los carnívoros de la
Sierra Madre Occidental del Noroeste de Chihuahua, México**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Alejandro Ganesh Marín Méndez

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Gerardo Jorge Ceballos González
Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Víctor Arroyo Rodríguez
Instituto de Investigaciones en Ecología y Sustentabilidad, UNAM

Dr. Joaquín Arroyo Cabrales
Laboratorio de Arqueozoología, INAH

CD. MX. DICIEMBRE

2018



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 ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

Uso del hábitat y estrategias de conservación de los carnívoros de la
Sierra Madre Occidental del Noroeste de Chihuahua, México

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Alejandro Ganesh Marín Méndez

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Gerardo Jorge Ceballos González
Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Víctor Arroyo Rodríguez
Instituto de Investigaciones en Ecología y Sustentabilidad, UNAM

Dr. Joaquín Arroyo Cabrales
Laboratorio de Arqueozoología, INAH

MÉXICO, CD. MX. DICIEMBRE 2018



OFICIO CPCB/1159/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

Me en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 15 de octubre de 2018, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, al alumno **MARÍN MÉNDEZ ALEJANDRO GANESH**, con número de cuenta: **412015759** con la tesis titulada: **"USO DEL HÁBITATY ESTRATEGIAS DE CONSERVACIÓN DE LOS CARNÍVOROS DE LA SIERRA MADRE OCCIDENTAL DEL NOROESTE DE CHIHUAHUA, MÉXICO"**, bajo la dirección del **DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ**:

- Presidente: DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ
- Vocal: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
- Secretario: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ
- Suplente: DRA. TUYENI HEITA MWAMPAMBA
- Suplente DR. RODRIGO SIERRA CORONA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a, 29 de noviembre de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



Agradecimientos institucionales

En primer lugar, quiero agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por todo el apoyo en mi formación académica, profesional y humana.

Por toda la inversión que implica un proyecto de maestría, agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico durante la maestría (CVU: 774412). Al programa PAPIIME por el apoyo financiero para el trabajo de campo (Proyecto PE203315). A la Fundación WWF-Carlos Slim por el apoyo logístico y financiero. A la Rufford Foundation por el apoyo financiero.

Al proyecto ECO IE-483 “Premio Fundación BBVA a la Conservación de la Biodiversidad” por el apoyo financiero otorgado para completar los gastos de trabajo de campo.

Finalmente, por todo el apoyo en mi formación académica y profesional, así como por todos los consejos y la relación de amistad que se han creado, quiero agradecer mi tutor el Dr. Gerardo Ceballos González y mi comité tutorial conformado por el Dr. Víctor Arroyo Rodríguez y el Dr. Joaquín Arroyo Cabrales.

Agradecimientos personales

El proyecto del que forma parte este escrito empezó con una idea simple: explorarlas montañas. Lo que ha devenido de aquella idea que se concretó con una carne asada con los líderes del proyecto, ha sido un trabajo arduo e inesperado, lleno de aventuras para nosotros que habíamos trabajado tanto tiempo en el pastizal. Hoy, en el horizonte aquellas montañas siguen manteniendo su perfil agreste, capturando las nubes y dibujando un verde profundo entre el cielo y la pradera. Hoy, aquellas montañas tienen retos de conservación, de inseguridad, de manejo forestal y de contextos sociales marcados por la migración y la necesidad. Esas montañas que se me presentaron como un proyecto, son una alegoría de mi formación y del enorme compromiso que adquiero por un mundo más justo y en armonía con la vida que nos rodea. Al proyecto, toda mi gratitud y respeto.

Gracias a todas las personas que hicieron posible ir a la montaña, volver y escribir sobre ella. Al Dr. Rodrigo Sierra con el que se concibió y realizó este proyecto, y de quien he ganado un amigo. Al Dr. Eduardo Ponce con quien también compartí innumerables experiencias de formación en campo y trabajo en el escritorio. Por toda la confianza, el apoyo y la asesoría en todo el camino de la maestría, agradezco en especial al Dr. Gerardo Ceballos.

A todo el equipo de la Estación Biológica La Pradera, a Don Jorge y Chentillo, insustituibles elementos de todo proyecto, a la Ing. Dulce Barraza y a Tracy Hruska. A todos aquellos que me permitieron entrar a sus propiedades: a Don Teodoro, que sin su apoyo, consejo y permiso no hubiera sido posible llegar, así como a todos los ejidatarios del Cinco de Mayo. Al Rancho San Pedro Ojitos, por su amable trato, acceso y disposición a colaborar en todos los aspectos.

A todos aquellos que me acompañaron a la montaña; a poner y quitar cámaras, a cortar leña, cocinar, mover troncos del camino, desatascar, caminar y explorar todos los senderos: a Ricardo Rivera por toda la ayuda y el compromiso que siempre tuvo conmigo.

A Demian, Sabine, Vania, a Rafael que seguro sigue recorriendo aquellos caminos y cuidando de los osos.

Un especial agradecimiento a todo el Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, en especial al M. en C. Jesús Pacheco y la Mtra. Yolanda Domínguez por todo el apoyo administrativo, que siempre es esencial en estas travesías. A todas las personas que han pasado por ahí y con las que tuve discusiones que retroalimentaron este trabajo. Agradezco a Erika Rodríguez del posgrado, cuya paciencia conmigo y apoyo en los trámites me permitieron entrar y mantenerme en la maestría.

Un especial agradecimiento al Dr. Víctor Arroyo, cuyo aporte intelectual a mi formación y este escrito son invaluable, así como al Dr. Joaquín Arroyo que fueron parte de mi comité tutor. A todos mis compañeros de posgrado y profesores que incidieron en mi pensamiento científico y humanista. Gracias a todo el apoyo y comentarios precisos por parte de los sinodales y el jurado del examen; el Dr. Víctor Arroyo, el Dr. Rodrigo Sierra, la Dra. Tuyeni Heita, la Dra. Ella Vázquez y el Dr. Jaime Zúñiga.

Finalmente, a esas personas que me completan. Mis amigos, los nuevos y los viejos, los que siempre están, y los que, aunque estén lejos también lo hacen.

A mi amada y compañera de aventuras, Daniela Cafaggi, por toda su comprensión, amor, apoyo y pasión en esta vida.

A mi querida y omnipresente hermana Gauri, con la que compartir las emociones y la familia, así como sentirme siempre respaldado es invaluable en mi vida.

A mis padres, Paulina y José Juan, por dejarme mirar a través de ellos, por enseñarme a caminar, a ver más allá del camino, a vivir de pasiones y convicciones. A ellos, mis amados padres, todos y cada uno de los pasos de este viaje.

Ciudad de México, 26 noviembre de 2018.

Índice

Resumen	6
Abstract	7
Introducción	8
Métodos	16
Sitio de estudio	16
Monitoreo con trampas cámara	18
Análisis de diversidad	18
Modelos del uso de hábitat	20
Covariables multiescalares del hábitat	21
Resultados	25
Diversidad	25
Uso del hábitat	28
Discusión	32
Patrones del uso de hábitat	36
Consideraciones para la conservación	39
Conclusiones	42
Literatura citada	44
Material suplementario	50

Resumen

Las poblaciones de carnívoros se encuentran en declive a nivel mundial, especialmente en las regiones montañosas. La Reserva de la Biosfera Janos en México comprende una diversidad de ecosistemas que incluye desde pastizales hasta bosques de pino, y alberga a 20 especies de carnívoros. Sin embargo, se desconoce el uso del hábitat y los patrones altitudinales de diversidad de los carnívoros en esta región. En este trabajo se probó el efecto del dominio medio en la diversidad gamma para los carnívoros a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 1600-2500 m y se evaluó el uso de hábitat para cada especie de carnívoro en una matriz heterogénea del paisaje. Durante un monitoreo de casi 20,000 días cámara ($n = 30$ trampas cámara), se evaluó el uso del hábitat de cinco especies de carnívoros. Se obtuvieron 5,424 registros de fauna y 12 especies de carnívoros. No encontramos un patrón altitudinal de especies o de abundancia, y el uso de hábitat varió entre las diferentes especies. Se encontró que el oso negro usa los parches de vegetación secundaria producto de incendios forestales, lo que soporta la hipótesis de moderación del hábitat. Además, se piensa que está ocurriendo un efecto de liberación del mesodepredador, en tanto se incrementó la abundancia de coyotes en sitios donde se realiza el control de pumas por ganaderos. Los resultados de este trabajo proporcionan evidencias del estado de los carnívoros terrestres que pueden ser usados para diseñar estrategias de conservación en esta reserva y potencialmente en otras en Norteamérica.

Abstract

Populations of carnivores are rapidly declining worldwide, especially in mountain regions. The Janos Biosphere Reserve in Mexico comprises a diversity of ecosystems from grasslands to pine forest, and holds 20 species of carnivores. Nevertheless, the habitat use and altitudinal patterns of mountain carnivores remain poorly known. Here, we tested the mid-domain effect for carnivores along a 1600-2500 m elevational gradient of gamma diversity, and assessed species-specific habitat use with semi-altered landscapes. Using a large survey of almost 20,000 camera days ($n = 30$ camera-traps), we evaluated the habitat use of five carnivore species. We obtained 5,424 records of fauna and recorded 12 species of carnivores. We found no altitudinal patterns of species diversity nor abundance, and habitat use differed among species. We found support of the landscape moderation hypothesis as black bears used post-fire secondary vegetation patches. Also, we think a mesopredator effect is occurring, as coyotes increased their abundance on sites where puma is controlled by cattle ranchers. Our findings provide a novel and accurate evidence of the status of terrestrial carnivores, and can be used to design conservation strategies in this, and potentially other mountain reserves in North America.

Introducción

Actualmente, el 70% de los ecosistemas terrestres se encuentran alterados por las actividades humanas (Ellis 2013, 2015), cambiando drásticamente los patrones de biodiversidad a nivel mundial a través de un decremento de la diversidad local, aún adentro de las áreas naturales protegidas (Laurance et al. 2012, Gray et al. 2016). Incluso, las poblaciones de especies consideradas comunes –con amplios rangos de distribución y abundantes localmente *sensu* (Gaston 2010)– también se encuentran en decremento y están cada vez más amenazadas (Gaston y Fuller 2007, Gaston 2010). Además, al perder las poblaciones de dichas especies, se alteran las interacciones ecológicas locales y se pierden los servicios ecosistémicos que proveen a lo largo de su rango de distribución (Gaston 2010, Ellis 2013).

Dentro de los mamíferos, los carnívoros (orden Carnívora) representan uno de los mayores retos para la conservación de la vida silvestre en el Antropoceno ya que necesitan una mayor cantidad de hábitat disponible, en comparación con la demás fauna, para mantener poblaciones viables que provean los servicios ecosistémicos y roles en el ecosistema que cumplen en hábitats conservados (Wolf y Ripple 2017). Además, actualmente los carnívoros son uno de los grupos de mamíferos más amenazados a nivel mundial (Gittleman et al. 2001), donde el 61% de los carnívoros más grandes (con un peso ≥ 15 kg) se encuentra en alguna categoría de riesgo (Ripple et al. 2014).

Las principales amenazas para los carnívoros en el mundo son la pérdida del hábitat, la falta de presas, la cacería de monte y los conflictos humano-depredador, donde la competencia por el espacio para la ganadería y agricultura son las principales causas de la disminución de las poblaciones y la extinción de especies (Treves et al. 2006, Ripple et al. 2014, Brashares y Gaynor 2017). Con tales declives, se están perdiendo servicios ecosistémicos y procesos de regulación arriba-abajo y viceversa que realizan los carnívoros en sus comunidades (Haswell et al. 2017). Por otro lado, es necesario considerar que a lo largo de su rango de distribución, cada especie de carnívoro tiene variaciones en el rol que desarrolla en cada comunidad, de acuerdo a: la

complejidad del hábitat, la diversidad y el rango del tamaño de las presas disponibles (Sinclair et al. 2003, Haswell et al. 2017), así como la presencia de depredadores tope (Terborgh et al. 2001, Estes et al. 2011, Dorresteijn et al. 2015, Wallach et al. 2015). Incluso, la pérdida de los depredadores tope puede llevar a una simplificación de la red trófica que, a su vez, puede incrementar la abundancia de mesodepredadores (Newsome et al. 2017), con respuestas poco predecibles en las poblaciones de herbívoros asociadas (Prugh et al. 2009). Dicho efecto, conocido como liberación del mesodepredador (Soulé et al. 1988), puede llevar a pérdidas económicas (Haswell et al. 2017). Ejemplo de lo anterior, son los reportes del incremento de la depredación del ganado asociado al aumento de las poblaciones de coyotes a causa de la erradicación selectiva del puma (Haswell et al. 2017). Así como el caso de la inesperada reducción de las poblaciones para cacería de berrendo en Estados Unidos de América derivada de la erradicación del oso y del lobo (Prugh et al. 2008).

El crecimiento de la población humana, y como consecuencia, el aumento de la cantidad de hábitats manejados (Daily y Ehrlich 1999, Liu et al. 2007), representa para los carnívoros que en la mayoría de las regiones del planeta las interacciones presa - depredador también están modificadas por la inclusión de un componente humano (Graham et al. 2005, Treves et al. 2006, Berger 2007). Dicho componente altera la distribución (Treves y Karanth 2003, Ordiz et al. 2013, Newsome et al. 2017), el comportamiento (Berger 1999, Smith et al. 2015, Wang et al. 2017) y las interacciones presa – depredador (Fedriani et al. 2000, Laundré et al. 2010, Elbroch et al. 2015, Oriol-Cotterill et al. 2015). Además, se ha reportado que tales alteraciones tienen un mayor impacto afuera de las áreas naturales protegidas (Wittemyer et al. 2008, Quiroga et al. 2016) y en áreas cercanas a establecimientos humanos (Smith et al. 2015, 2017, Wang et al. 2017).

Respecto a la diversidad y estado de conservación de los carnívoros en Norteamérica, actualmente existen 45 especies de carnívoros, considerando a todos los miembros no exóticos del orden Carnívora cuyo rango de distribución incluye alguna parte de México, Estados Unidos de América o Canadá (Feldhamer et al. 2003, Ceballos 2014). Donde coexisten hasta 20 especies de carnívoros en algunas regiones de la

Sierra Madre Occidental y Oriental en México, las montañas Cascadas, las Rocallosas, el Gran Ecosistema de Yellowstone y la región oriental del Lago Superior (Fig 1). Sin embargo, durante el último siglo, las poblaciones de especies de carnívoros que eran consideradas comunes, están disminuyendo en tasas alarmantes, e incluso en muchos sitios ya se han extinto localmente (Laliberte y Ripple 2004, Estes et al. 2011, Ordiz et al. 2013). Esta tendencia ha generado paisajes defaunados en la mayoría de los ecosistemas (Estes et al. 2011, Galetti y Dirzo 2013, Dirzo et al. 2014, Barnosky et al. 2017), en el que la mayor pérdida de especies ocurre en las praderas y en los boques mixtos templados (Laliberte y Ripple 2004).

Al analizar las prioridades de conservación para este grupo, se observa que el 80% de los carnívoros en Norteamérica tienen un peso entre los 1-100 kg y para dos tercios de las especies, sus poblaciones están disminuyendo (Fig 1). Además, dado el comportamiento críptico y el conocimiento limitado de la historia natural de estas especies, las estrategias de conservación para los carnívoros son frecuentemente dirigidas a especies bandera y planeadas a grandes escalas (Caro y O'Doherty 1999), por lo que no consideran los requerimientos de hábitat específicos para cada especie ni las presiones antrópicas especie-específicas, como la caza furtiva o la erradicación selectiva (Jorge et al. 2013, Allen et al. 2017, Haswell et al. 2017). En este contexto, se ha sugerido que las estrategias de conservación estén orientadas a su aplicación en paisajes heterogéneos y fragmentados (Ostrom 2009, Virapongse et al. 2016), y que además consideren múltiples escalas espaciales que puedan cumplir con la variedad de funciones asociada a la diversidad de carnívoros en cada región (Ordiz et al. 2013), enfatizando la necesidad de conservar poblaciones locales de especies con amplios rangos de distribución (Gaston y Fuller 2007, Ceballos et al. 2017). En este sentido, tiene prioridad atender los requerimientos especie-específicos en las reservas naturales en aquellos países donde la protección ambiental es débil o la implementación de estrategias a gran escala se dificultan por la tenencia múltiple de la tierra (Wittemyer et al. 2008).

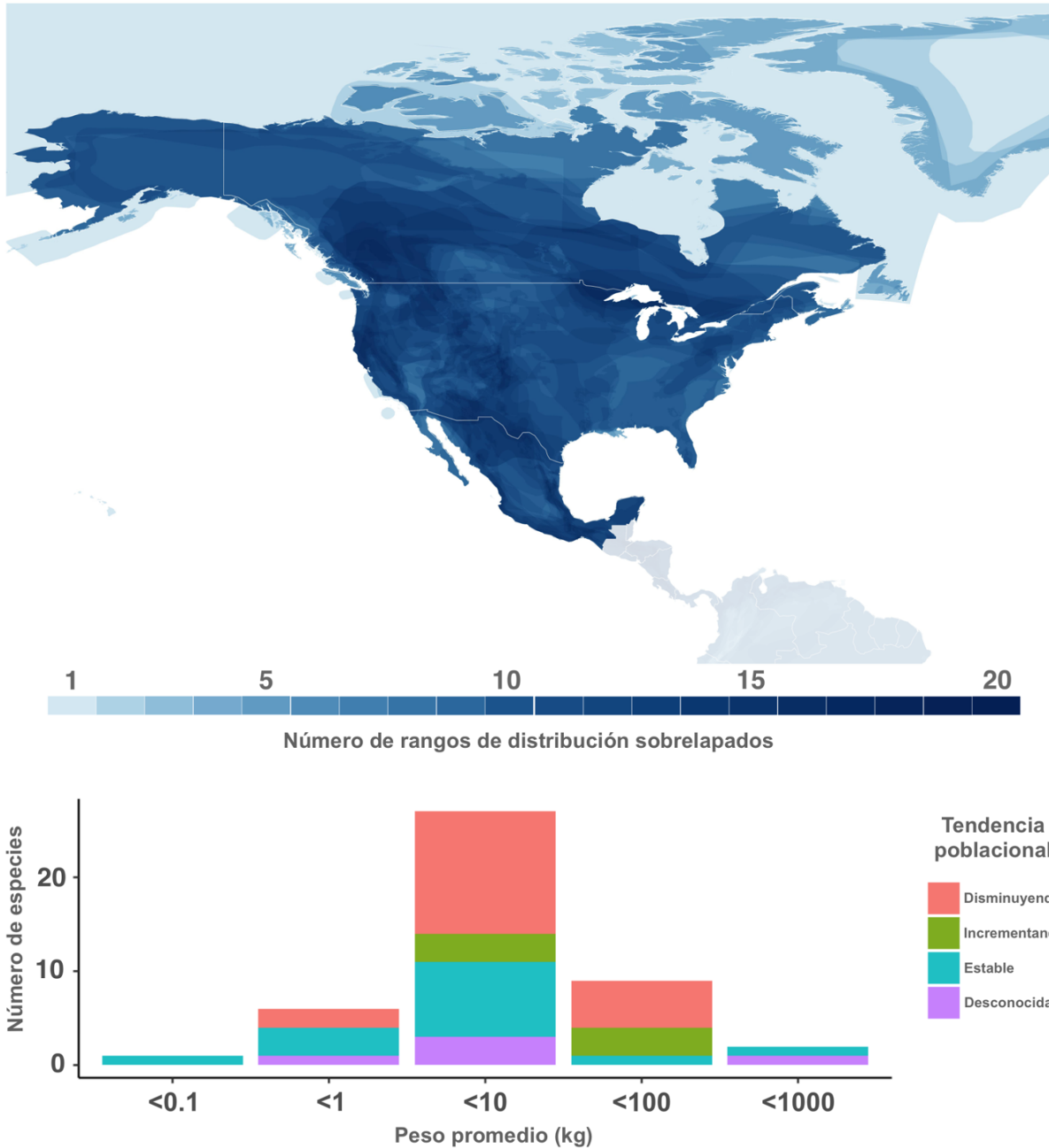


Figura 1. Mapa del rango de distribución y las tendencias poblacionales de 45 especies de carnívoros nativos de Norteamérica. El mapa incluye todos los miembros no exóticos del orden *Carnívora* cuyo rango de distribución incluye alguna parte de México, Estados Unidos de América o Canadá. El peso promedio de las especies se calculó de acuerdo a Feldhamer et al. 2003 y Ceballos 2014 (Feldhamer et al. 2003, Ceballos 2014). Las tendencias poblacionales y los rangos de distribución se obtuvieron de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN (IUCN 2018).

En Norteamérica, México es el país que posee la mayor diversidad de mamíferos con 544 especies, de las cuales 42 de ellas son carnívoros (Ceballos 2014), sin embargo, actualmente 18 especies de carnívoros terrestres se encuentran en alguna categoría de riesgo (SEMARNAT 2015). Es importante notar que, debido a la reducción de las poblaciones y a las amenazas presentes en México, algunas de las especies que también se distribuyen en Estados Unidos e incluso Canadá, se encuentran enlistadas en alguna categoría de riesgo para México, pero no lo están a nivel global. Tal es el caso del tejón (*Taxidea taxus*) que está amenazado en México, así como el oso negro (*Ursus americanus*) en peligro, la zorra del desierto (*Vulpes macrotis*) amenazada, el ocelote (*Leopardus pardalis*) amenazado, la onza (*Herpailurus yagouaroundi*) amenazada; pero que en la lista roja de especies amenazadas se encuentran en la categoría de preocupación menor (SEMARNAT 2015, IUCN 2018). Otras especies, como es el oso pardo se encuentran extintas en vida libre en México desde 1976 (Gallo-reynoso et al. 2008), o el lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*) que después de estar probablemente extinto, en la última liberación hecha en septiembre de 2018 suman apenas 30 individuos reintroducidos en vida libre (SEMARNAT 2015, CONANP 2018).

Actualmente, México cuenta con más de 25 millones de hectáreas decretadas como áreas naturales protegidas a nivel federal (SEMARNAT y CONANP 2013). Entre ellas, la Reserva de la Biosfera Janos (RBJ), en el noroeste de México (Fig 2), es considerada una de las cinco reservas más importantes para la conservación de mamíferos en México (Ceballos et al. 2009), ya que contiene 79 especies de mamíferos, de las cuales 20 son carnívoros (SEMARNAT y CONANP 2013). La RBJ tiene afinidad Neártica respecto a la fauna y flora, ya que tiene elementos que están mejor representados a mayores latitudes (Brown 1994), sin embargo, también tiene influencia Neotropical ya que representa el límite Norte de la Sierra Madre Occidental que discurre hacia el Sur de México (Fig 2; CONANP 2006). Además de contar con elementos neotropicales y neárticos, parte de la importancia de esta región para la conservación de fauna silvestre radica en la conectividad que tiene con la Sierra Madre Occidental en la parte sur, en el norte con las Islas del Cielo y los lados con los desiertos de Chihuahua y

de Sonora ya que permite conectar poblaciones de especies móviles, como los carnívoros (Koprowski et al. 2005, Lara-Díaz et al. 2012).

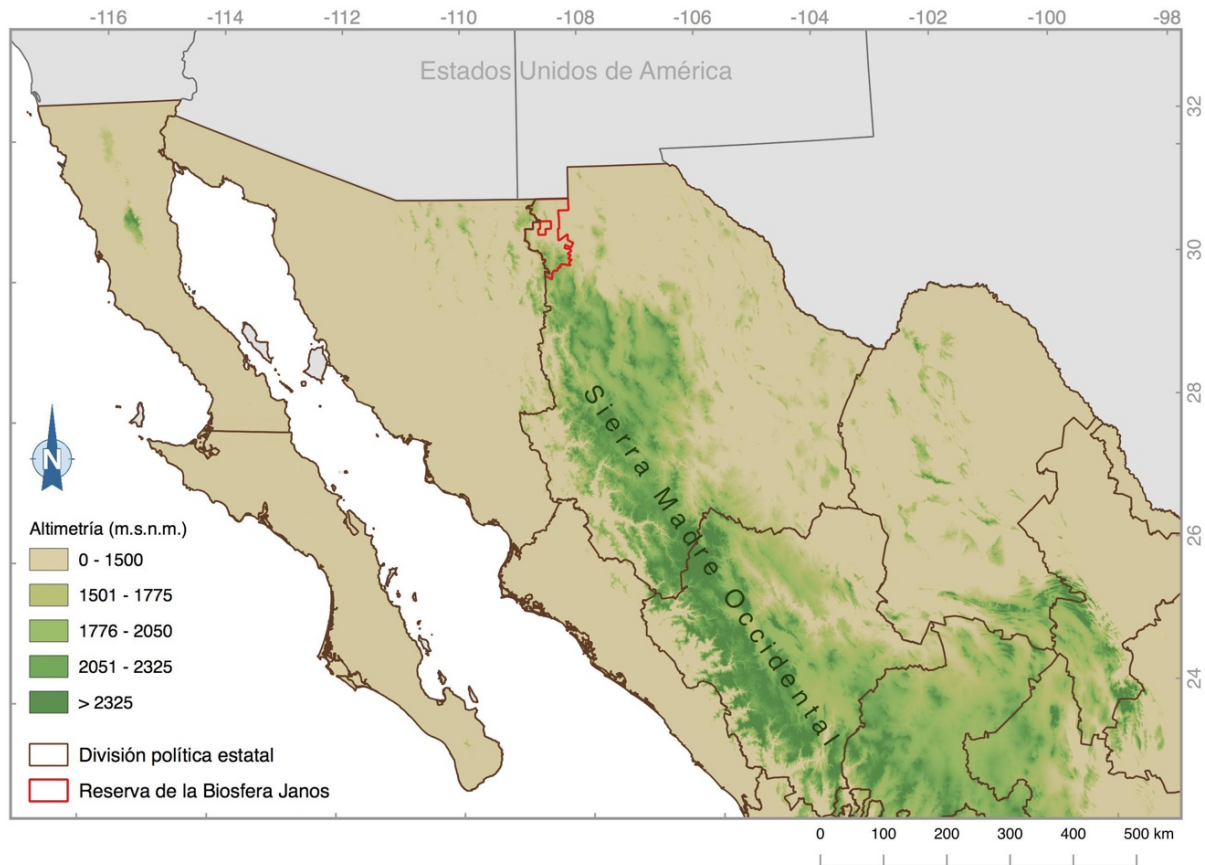


Figura 2. Ubicación de la Reserva de la Biosfera Janos, Chihuahua, y su componente montano en la Sierra Madre Occidental en México.

Sobre el componente humano, en la reserva se llevan a cabo diversas actividades económicas, tales como ganadería, agricultura y manejo forestal (SEMARNAT y CONANP 2013). Además, la tenencia de la tierra es heterogénea, ya que hay ejidos, comunidades y propiedades privadas. Estas condiciones naturales y antropogénicas, en conjunto con los incendios forestales, las actividades económicas basadas en el aprovechamiento forestal y la presencia de ganado, crean una matriz de heterogénea de hábitat natural y semi-natural.

La investigación ecológica de los mamíferos en la reserva se ha centrado al pie de las montañas o en los pastizales asociados a los perros llaneros de cola negra

(*Cynomys ludovicianus*) (List y Macdonald 1998, Ceballos et al. 2010, Ponce-Guevara et al. 2016). Únicamente un estudio durante 2016 se evaluó la diversidad de roedores entre las comunidades del pastizal, matorral, bosque de encino y bosque de pino (Rivera 2017). En el caso de los carnívoros, se han realizado inventarios de especies y estudios de composición de la dieta para el coyote (*Canis latrans*), la zorra del desierto (*Vulpes macrotis*) y el gato montés (*Lynx rufus*) (List y Macdonald 1998, Medellín y Bárcenas 2010). Sin embargo, hasta el momento se desconoce su uso del hábitat o si existe un gradiente altitudinal de diversidad de carnívoros en la región.

En general, el patrón de diversidad reportado en gradientes altitudinales para los mamíferos terrestres, es un pico de diversidad en altitudes intermedias (Brown 2001), sin embargo, los factores que se atribuyen a dicho patrón son varios e incluyen: la productividad (Brown 2001, Rowe 2009), las restricciones geométricas que generan un mayor solapamiento de los rangos altitudinales en altitudes intermedias –efecto del dominio medio– (Colwell y Lees 2000, McCain 2004, Dunn et al. 2007, Wu et al. 2013), o el ecotono entre diferentes faunas o ensamblajes (Heaney 2001). En México, estudios sobre los patrones altitudinales en roedores han mostrado mayor diversidad en altitudes intermedias, los cuales se asocian a la mayor precipitación y la productividad a esta altitud en la sierra de Oaxaca (Sánchez-Cordero 2001), y una mayor complejidad y diversidad de hábitats (Mena y Medellín 2017). El patrón de diversidad de los roedores en la reserva en 2016 mostró una mayor diversidad en la comunidad del matorral, y se sugirió que la complejidad de éste hábitat como un factor causal. Por otro lado, se diferenciaron dos ensamblajes con afinidades a las zonas altas y bajas del gradiente; un ensamblaje con afinidad a la sierra e incluye las comunidades del bosque de pino y de encino, y otro ensamblaje con afinidad a la pradera e incluye las comunidades del pastizal y el matorral (Rivera 2017).

En el presente trabajo se evaluó el uso de hábitat de los carnívoros a lo largo de un gradiente altitudinal de casi mil metros (1600 a 2500 m.s.n.m.) en la Reserva de la Biosfera Janos usando una aproximación multiescalar. Los objetivos particulares fueron evaluar los cambios en la diversidad de especies carnívoros y su composición, así como las diferentes escalas del paisaje en la cual los carnívoros muestran un mayor uso del

hábitat. Considerando que los carnívoros tienen rangos altitudinales de distribución mayores a los de los roedores (Stevens 1992, Brown 2001), y que los pastizales como la cima de las montañas están actuando como límites naturales de la distribución de los carnívoros del sistema (McCain 2004), se planteó la hipótesis de que en el sistema de estudio, el efecto del dominio medio ocurrirá por medio del solapamiento del rango de distribución de varias especies (Colwell y Lees 2000), creando así un pico de riqueza de especies en elevaciones intermedias del sistema montañoso (McCain 2004, Rowe 2009).

Considerando la heterogeneidad del paisaje en la Reserva de la Biosfera Janos y que el efecto de las actividades humanas es diferente para cada especie de carnívoro (Fedriani et al. 2000, Crooks 2002, Ordeñana et al. 2010), lo que determina cuáles son los hábitats que usa la comunidad, se planteó una segunda hipótesis de derrame cruzado entre hábitats (del inglés *cross-habitat spillover hypothesis*) (Tschardt et al. 2012). Esta hipótesis señala que la complejidad del paisaje ofrece diferentes recursos, lo que genera un intercambio de especies entre los diferentes tipos de hábitat (Blitzer et al. 2012, Schneider et al. 2013).

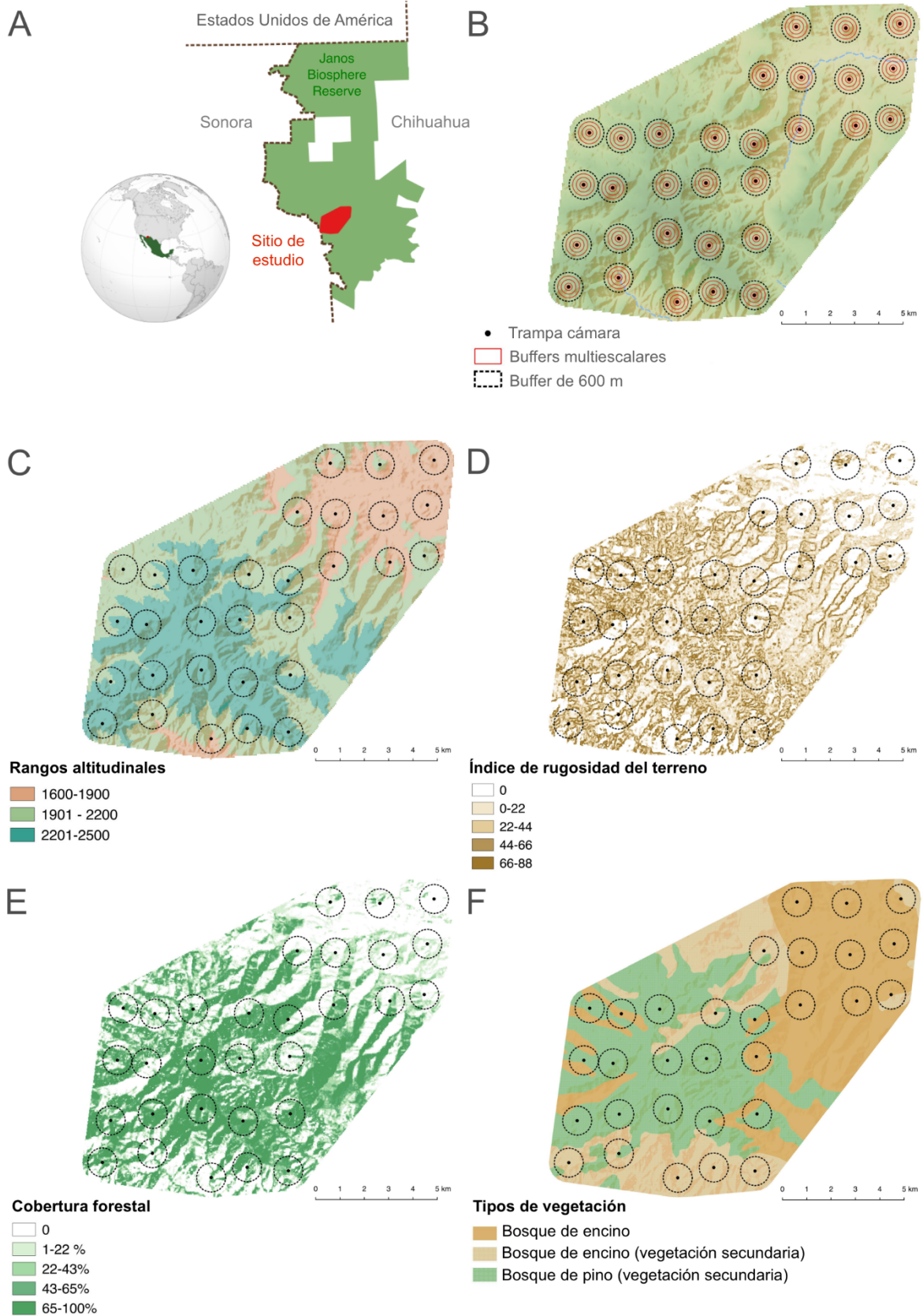
En este sentido, nuestra predicción fue que los carnívoros usarían hábitats seminaturales y que la abundancia de especies de carnívoros mejor adaptadas a la presencia del humano y a la fragmentación; como la zorra gris y el coyote (Crooks 2002), sería mayor en los hábitats manejados (Allen et al. 2017).

Métodos

Sitio de estudio

La Reserva de la Biosfera de Janos (RBJ), cubre 5,264 km² de pastizales desérticos, matorrales, bosques de encino y de pino en el noroeste de México (31°11' N, 108°56' W; Fig 3A). Este estudio se realizó en la parte serrana de la reserva (1600 – 2500 m.s.n.m.), que forma parte de la Sierra Madre Occidental (SEMARNAT y CONANP 2013). La temperatura media anual es de 11.8°C y la precipitación anual promedio es de 522 mm, con lluvias en verano y una amplia variación estacional de la temperatura, con 14°C de oscilación térmica (Medina et al. 2006, SEMARNAT y CONANP 2013). La parte baja y media de la sierra (1600 - 2200 m.s.n.m.) está dominada por bosques de encino (*Quercus* sp.), con parches dispersos de arbustos de manzanita (*Arctostaphylos pungens*), artemisa (*Artemisa* sp.) y muhlenbergias (*Muhlenbergia* sp.) (Sierra Corona et al. 2005, SEMARNAT y CONANP 2013). La zona riparia está dominadas por alamillos (*Alnus oblongifolia*), sicomoros (*Platanus wrightii*), nogales (*Juglans major*), maples (*Acer grandidentatum*) y cerezos negros americanos (*Prunus serotina*). A mayores elevaciones (> 2200 m.s.n.m.) dominan los pinos (*Pinus ponderosa* y *P. engelmanni*), el abeto de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), el oyamel (*Abies religiosa*), el cedro chino (*Juniperus deppeana*) y los álamos blancos (*Populus tremuloides*) (SEMARNAT y CONANP 2013).

Figura 3. Sitio de estudio, arreglo de las trampas cámara y covariables usadas para los modelos de uso de hábitat de los carnívoros en la parte serrana de la Reserva de la Biosfera Janos, México. A) Sitio de estudio en la parte serrana en el suroeste de la Reserva de la Biosfera Janos, Chihuahua, México. B) Diseño de estudio focal – multiescala (Brennan et al. 2002) de las 30 trampas cámara con buffers concéntricos de 25-, 75-, 150-, 450- y 600-m de radio alrededor de cada trampa cámara. C) Rangos altitudinales considerados en este estudio; el rango bajo fue de 1600-1900 m.s.n.m., el rango medio de 1901-2200 m.s.n.m., y el rango alto de 2201-2500 m.s.n.m. D) Índice de rugosidad del terreno en el sitio de estudio usando el Modelo Mexicano de Elevación Digital (INEGI 2015) con una resolución de 15 m por pixel. E) Cobertura forestal del sitio de estudio usando los mapas de cambio de la cobertura forestal Hansen 2013 (Hansen et al. 2013). F) Distribución de los diferentes tipos de vegetación en el sitio de estudio (INEGI 2013), nótese que el bosque de pino es considerado vegetación secundaria debido al manejo forestal y el manejo presente en la zona. (Siguiendo página)



Monitoreo con trampas cámara

Para evaluar la diversidad y los patrones de uso del hábitat de los carnívoros en la parte serrana de la reserva se realizó un monitoreo con trampas cámara de febrero de 2015 a octubre de 2017. Este método no invasivo y de menor costo es altamente eficiente para detectar especies crípticas como los carnívoros, incluyendo especies de diferentes tamaños (Tobler et al. 2008, Rovero et al. 2014). Para evaluar el cambio de la comunidad de carnívoros a lo largo del gradiente altitudinal, se colocaron 30 trampas cámara (i.e. pasivas de flash negro, Cuddeback E3) en tres rangos altitudinales (Fig 3C): (i) 9 cámaras en el rango bajo (1600-1900 m) (ii) 9 en el rango medio (1901-2200 m), y (iii) 12 en el rango alto (2201-2500 m). Se colocaron las cámaras sobre árboles a una altura de 40 cm del suelo a una distancia de ~ 1.6 km entre cada una (Fig 3B). Con la finalidad de maximizar la detección, las trampas cámara se situaron en pasos de fauna, rascaderos, aguadas, arroyos pequeños y terracerías, sin usar atrayentes o cebo. Todas las cámaras se configuraron para tomar dos fotos y un video de 10-s cuando detectaran movimiento y calor con un lapso de 5 minutos entre cada evento de detección. Para disminuir la probabilidad de pseudoreplicación se consideró un evento de detección (marcado como “1”) cuando una especie de carnívoro apareció en una foto o video al menos una vez por semana (Tobler et al. 2008, Rovero et al. 2014, de la Torre et al. 2018).

Análisis de diversidad

La diversidad de especies de carnívoros se evaluó usando el número efectivo de especies o números de Hill para cada orden q (Jost 2006). El número de Hill de orden 0 ($q = 0$) es la riqueza de especies, en tanto no considera la abundancia de las especies y otorga un peso desproporcionado a las especies raras (Jost 2006). El número de Hill de orden 2 ($q = 2$) es equivalente al inverso del índice de concentración de Simpson y hace referencia al número de especies dominantes en la comunidad al dar un peso desproporcionado a las especies más abundantes (Chao et al. 2014).

Para estimar la diversidad de carnívoros a lo largo del sistema montano se usaron las curvas de acumulación con rarefacción extrapolación para la diversidad de orden 0

(Chao et al. 2014), usando el número de eventos de detección como unidades de muestreo (144 semanas en total). Se estimó la completitud de la muestra en dos escalas, para todo el sistema montano y para cada rango altitudinal por separado. Con este fin, se usó el estimador de la cobertura de la muestra recomendado por Chao et al. (Chao et al. 2014).

$$C_{muestra}(t) = 1 - \frac{\sum_{i=1}^S \pi_i (1 - \pi_i)^t}{\sum_{i=1}^S \pi_i}$$

donde $C_{muestra}(t)$ representa la fracción de la probabilidad de incidencia de las especies encontradas en la muestra de referencia (t), y π_i es la probabilidad de incidencia de la especie S en cualquier unidad de muestreo (Chao et al. 2014). Para todo el sistema montano, la cobertura de la muestra fue de $C_{muestra}(t) = 1$ en la 99.^a unidad de muestreo semanal (S1 Fig 1). También se encontraron altas coberturas de la muestra para cada rango altitudinal (>0.99) lo que indica que las estimaciones de la riqueza de especies para cada rango altitudinal no están sesgadas por las diferencias en la cobertura de la muestra. Los análisis se realizaron en el paquete *iNEXT* (versión 2.0.12) (Hsieh et al. 2015) para R (R Core team 2016). Finalmente, se estimó el recambio de especies entre los rangos altitudinales (diversidad beta) con la partición multiplicativa de la diversidad de los números de Hill, i.e. ${}^qD_{\beta} = {}^qD_{\gamma}/{}^qD_{\alpha}$ (Marcon et al. 2014, Marcon y Hérault 2015), donde ${}^qD_{\gamma}$ es la diversidad a lo largo del sistema montano (diversidad gamma), y ${}^qD_{\alpha}$ es la diversidad en cada rango altitudinal (diversidad alfa). ${}^qD_{\beta}$ representa el número efecto de comunidades completamente distintas, que para este caso puede tener un valor de 1 (si las comunidades de los tres rangos altitudinales fueran completamente iguales en riqueza y abundancia) y un valor de 3 (si las comunidades de todos los rangos altitudinales fueran completamente distintas entre sí). Todos los análisis de partición de la diversidad se efectuaron con la paquetería *entropart* (versión 1.5-3) (Marcon y Hérault 2018) para R (R Core team 2016).

Modelos del uso de hábitat

En este estudio se consideró el hábitat como el conjunto de recursos y condiciones de un área que es ocupada, y en la cual sobrevive y se reproduce un organismo de cierta especie (Hall et al. 1997). El uso del hábitat *per se* es definido de acuerdo a Block y Brennan (1993) como la forma en la que los organismos usan diferentes hábitats para satisfacer sus requerimientos de historia de vida. Por otro lado, los patrones de uso de hábitat –en los que se enfoca este trabajo–, describen la distribución actual de los individuos de las cada especies en los diferentes tipos de hábitat de la zona de estudio (Hutto 1985, Jones 2001). Es importante señalar que los patrones de uso de hábitat son el resultado de un proceso de selección del hábitat en el que cada individuo tiene diferentes respuestas conductuales que inciden en el uso del hábitat *per se* (Block y Brennan 1993, Jones 2001). Entonces, el uso diferencial que da lugar a los patrones de uso del hábitat fue evaluado a través de la abundancia de individuos que usan el área alrededor de una trampa cámara (Tobler et al. 2015). Es decir, se usó la abundancia específica por sitio (N) para cada especie de carnívoros como una métrica del uso del hábitat (Tobler et al. 2015).

El modelo mixto de abundancia latente se empleó para estimar la abundancia en cada sitio, propuesto por Royle y Nichols (2003), el cual considera que la abundancia latente N del sitio i es modelada por Poisson: $N_i \sim Poisson(\lambda_i)$, donde λ_i es la tasa de abundancia para cada sitio i . Las covariables de λ_i se modelaron con la función de enlace logarítmico: $\log(\lambda) = \mathbf{x}_i\beta$ donde, \mathbf{x}_i es el vector de las covariables por sitio y β los parámetros del efecto correspondiente. La detección de cada individuo w en el sitio i durante la muestra j es modelada por Bernoulli: $w_{ij} \sim Bernoulli(r_{ij})$, y ligada a la probabilidad de detección para cada sitio p_{ij} por: $p_{ij} = 1 - (1 - r_{ij})^{N_i}$, donde las covariables de probabilidad de detección para un individuo r_{ij} son modeladas con la función de enlace logarítmico: $\text{logit}(p_{ij}) = \mathbf{v}_{ij}\alpha$ donde, \mathbf{v}_{ij} es el vector de las covariables de observación y α es el vector de los parámetros. Debido al número bajo de capturas de algunos carnívoros, los análisis se limitaron a las especies más abundantes que incluye el oso negro (*Ursus*

americanus), el puma (*Puma concolor*), el gato montés (*Lynx rufus*), el coatí (*Nasua narica*), y el coyote (*Canis latrans*).

Covariantes multiescalares del hábitat

En este estudio se consideró que la diversidad y el uso del hábitat dependen de la cantidad de hábitat para cada especie (Fahrig 2013). Por lo que para determinar la escala del efecto, entendida como el tamaño espacial en el cual el uso del hábitat muestra una mayor respuesta para cada especie de carnívoro, se usó el diseño de estudio focal – multiescalar (Brennan et al. 2002, Jackson y Fahrig 2015). Siendo que los lugares en los que se colocaron las trampas cámara son los sitios focales y que las covariantes del hábitat asociadas se midieron en cinco buffers circulares concéntricos (25, 75, 150, 450 y 600 m), cuyo centro corresponde con el sitio donde se colocó la trampa cámara (Fig 3C-F). Después, para cada especie de carnívoro se evaluó a la escala en la que cada covariable del hábitat mostró una mayor respuesta para la abundancia (N) usando el modelo mixto de abundancia latente de Royle-Nichols (Royle y Nichols 2003). Con este fin, se usaron cinco covariantes del paisaje (Tabla 1). La cobertura forestal y la proporción de vegetación secundaria en cada buffer se usó como una medida para expresar el manejo del hábitat humano. Para estimar la detectabilidad (p) solo se consideró como covariable el número de días de la semana que cada trampa cámara estuvo activa (semanas).

Tabla 1. Covariantes del paisaje usadas para evaluar el uso del hábitat de los carnívoros en la sierra de la Reserva de la Biosfera Janos en México.

Tipo	Covariable del paisaje	Abreviación	Descripción	Justificación de incluir la covariable
Terreno	Elevación	Alt	Altitud sobre el nivel del mar en metros a la que se colocó cada trampa cámara.	Para los mamíferos pequeños no voladores se ha documentado un patrón a nivel global de un pico de mayor diversidad a elevaciones medias. Para los carnívoros de hábitats templados, debido a

				<p>sus amplios rangos altitudinales, este pico de diversidad es menos evidente (Brown 2001, Rickart 2001, McCain 2004, Rowe et al. 2015).</p> <p>El terreno accidentado puede ser evitado debido a la dificultad de atravesarlo o preferido por la disponibilidad de sitios de refugio, acecho o para madrigueras (Beier et al. 1995, Dickson et al. 2005, Long et al. 2011, Elbroch et al. 2015).</p>
Índice de rugosidad del terreno	Rugo		<p>Rugosidad del terreno, obtenida de promediar el índice de rugosidad de los pixeles (15 m de resolución) para cada buffer usando el complemento <i>Terrain analysis</i> de QGIS (QGIS 2016) con el modelo Mexicano de Elevación Digital (INEGI 2015).</p>	
Cobertura forestal	Cobertura forestal	ForCov	<p>Proporción del área del paisaje de cada buffer cubierta por bosque de acuerdo al mapa global de cambio forestal (Hansen et al. 2013).</p>	<p>Algunos carnívoros prefieren sitios con alta cobertura forestal para acechar o hacer madrigueras, otros prefieren espacios abiertos (Bekoff 1977, Fedriani et al. 2000).</p>
Proporción encino/pino	de	OakPine	<p>Proporción de cada tipo de vegetación en cada buffer de acuerdo al mapa Mexicano de uso de suelo y vegetación (INEGI 2013). El valor de 0 representa un área cubierta completamente por bosque de encino y el valor de 1 un área cubierta por bosque de pino.</p>	<p>La disponibilidad de alimento de insectos, moras y pequeños mamíferos es mayor en bosques de encino en comparación con bosques de pino (Costello y Sage 1994, Sierra Corona et al. 2005). Además, debido a la competencia intra-gremio los pequeños carnívoros prefieren usar el bosque de encino en presencia de depredadores tope (Fedriani et al. 2000, Hass 2009, Lonsinger et al. 2017).</p>

Vegetación secundaria	SecVeg	Proporción del área cubierta por vegetación secundaria (INEGI 2013).	La región es frecuentemente afectada por incendios forestales, los cuales crean parches dispersos de vegetación secundaria (SEMARNAT y CONANP 2013).
-----------------------	--------	--	--

Para evaluar la multicolinealidad entre las covariables se usó un modelo lineal generalizado de la altitud en relación con las covariables del paisaje. Después se calculó el factor de inflación de la varianza (VIF por sus siglas en inglés) usando la paquetería *car* (Versión 2.1-6) (Fox y Weisberg 2011) en *R* (R Core team 2016). Se obtuvieron valores menores de 3 para todas las covariables en todas las escalas de buffer, por lo que se incluyeron en los modelos de uso de hábitat.

Posteriormente se construyó un set de 64 modelos candidatos para cada especie que incluyó: el modelo nulo, donde la abundancia (N) y la detectabilidad (p) son constantes; modelos que asumieron que la variación de la detectabilidad estuvo en función del número de días a la semana que cada trampa cámara estuvo activa (semanas) y que la abundancia fue constante $N(.)$; modelos que asumieron que la detectabilidad fue constante $p(.)$ y que la abundancia estuvo en función de las covariables del paisaje; y finalmente, modelos que asumieron que tanto la abundancia (N) como la detectabilidad (p) estuvieron en función de las covariables del paisaje. Para todos los modelos únicamente se consideraron los efectos aditivos de las covariables sobre la abundancia (N) y la detectabilidad (p). La modelación de la abundancia se realizó con el paquete *Unmarked* para *R* (Versión 3.1.1) (Fiske et al. 2017). Después, se usó el criterio de información de Akaike en su versión corregida para pequeñas muestras (AICc) para ordenar los modelos candidatos seleccionados (Burnham y Anderson 2002, Jackson y Fahrig 2015), y posteriormente para cada especie se promediaron los modelos que obtuvieron un $\Delta AICc < 4$ (Burnham y Anderson 2002), con el paquete *MuMIn* (Versión 1.40.4) para *R* (Burnham y Anderson 2002, Bartón 2018). Finalmente, se consideró como predictores informativos de la abundancia y la detectabilidad a aquellas covariables con

un intervalo de confianza que no incluyera al 0 en el modelo promediado para cada especie de carnívoro.

Resultados

Diversidad

Se monitorearon un total de 19,955 días-cámara y se obtuvieron un total de 5,424 eventos de fauna identificada, que incluyeron a 12 especies de carnívoros pertenecientes a cinco familias (Tabla 2), y la riqueza estimada en el sistema montano fue de 12 especies (I.C. 95% = 11.62-12.37). Se obtuvo un total 1,003 eventos de carnívoros, de los cuales 270 fueron en el rango bajo, 244 en el rango medio y 489 en el rango alto (Fig 4A). Las 12 especies se encontraron en los rangos altitudinales bajo y alto, y en el rango medio se registraron nueve, con excepción del zorrillo encapuchado (*Mephitis macroura*), el cacomixtle (*Bassariscus astutus*) y el mapache (*Procyon lotor*).

La especie con el mayor número de eventos en todo el sistema fue el oso negro (*Ursus americanus*) seguido del puma (*Puma concolor*), el gato montés (*Lynx rufus*) y el coatí (*Nasua narica*; Fig 4A). Sin embargo, la especie con más eventos de registro fue diferente entre los rangos altitudinales, siendo el coyote la especie que tuvo más registros en el rango bajo, el oso negro en el rango medio y el puma en el rango alto (Fig 4B).

Adicionalmente se tuvo registro de otras especies como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), venado bura (*Odocoileus hemionus*) pecarí de collar (*Pecari tajacu*), guajolote silvestre (*Meleagris gallopavo*), chichímocos (*Neotamias dorsalis*) y ardillones (*Ottospermophilus variegatus*). Otras de las especies registradas están asociadas a actividades humanas como ganado doméstico (*Bos taurus*), caballos (*Equus ferus*), asnos (*Equus africanus*), perros domésticos (*Canis familiaris*) y humanos.

Tabla 2. Especies de carnívoros (orden Carnivora) registrados por trampas cámara en la sierra de la Reserva de la Biosfera Janos, Chihuahua, México. El rango altitudinal donde se registró cada una de las especies: B = rango bajo (1600-1900 m.s.n.m.); M = rango medio (1901-2200 m); y A = rango alto (2201-2500 m).

Familia	Especie	Nombre común	Rango altitudinal
Canidae	<i>Canis latrans</i> (Say, 1823)	Coyote	B M A
	<i>Urocyon cinereoargenteus</i> (Schreber, 1775)	Zorra gris	B M A
Mephitidae	<i>Conepatus leuconotus</i> (Lichtenstein, 1832)	Zorrillo cadeno	B M A
	<i>Mephitis macroura</i> (Lichtenstein, 1832)	Zorrillo encapuchado	B A
	<i>Mephitis mephitis</i> Schreber, 1776	Zorrillo listado	B M A

	<i>Spilogale gracilis</i> Merriam, 1890	Zorrillo manchado	B M A
Procyonidae	<i>Bassariscus astutus</i> (Lichtenstein, 1830)	Cacomixtle	B A
	<i>Nasua narica</i> (Linnaeus, 1766)	Coatí o cholugo.	B M A
	<i>Procyon lotor</i> (Linnaeus, 1758)	Mapache	B A
Felidae	<i>Lynx rufus</i> (Schreber, 1777)	Gato montés	B M A
	<i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771)	Puma	B M A
Ursidae	<i>Ursus americanus</i> (Pallas, 1780)	Oso negro	B M A

No se encontraron diferencias significativas al comparar las estimaciones para la riqueza de especies en cada rango altitudinal (Fig 5). En el rango altitudinal bajo se estimó una riqueza de ${}^0D_{\alpha} = 12.0$ especies (I.C. 95% = 10.9-13.0), en el rango medio fue de ${}^0D_{\alpha} = 9.0$ especies (I.C. 95% 7.0-11.0) y en el rango altitudinal alto de ${}^0D_{\alpha} = 12.0$ especies (I.C. 95% 10.0-14.0). El patrón de riqueza encontrado resultó en una baja diversidad beta entre los diferentes rangos altitudinales (${}^0D_{\beta} = 1.1$, I.C. 95% = 1.0-1.2).

El número de especies dominantes ($q = 2$) en el sistema montano fue de ${}^2D_{\gamma} = 6.18$ especies (I.C. 95% = 5.9-6.5). A diferencia de la riqueza de especies, se encontraron diferencias entre el rango bajo en comparación con el rango medio y alto (Fig 5). En el rango altitudinal bajo se estimaron ${}^2D_{\alpha} = 8.0$ especies dominantes (I.C. 95% = 7.3-9.7), en el rango altitudinal medio se estimaron ${}^2D_{\alpha} = 4.9$ especies dominantes (I.C. 95% = 4.4-5.4), y en el rango altitudinal alto se estimaron ${}^2D_{\alpha} = 5.6$ especies dominantes (I.C. 95% = 5.2-5.9). Sin embargo, la diversidad beta estimada fue baja para las especies dominantes (${}^2D_{\beta} = 1.2$ comunidades equivalentes, I.C. 95% = 1.1-1.3).

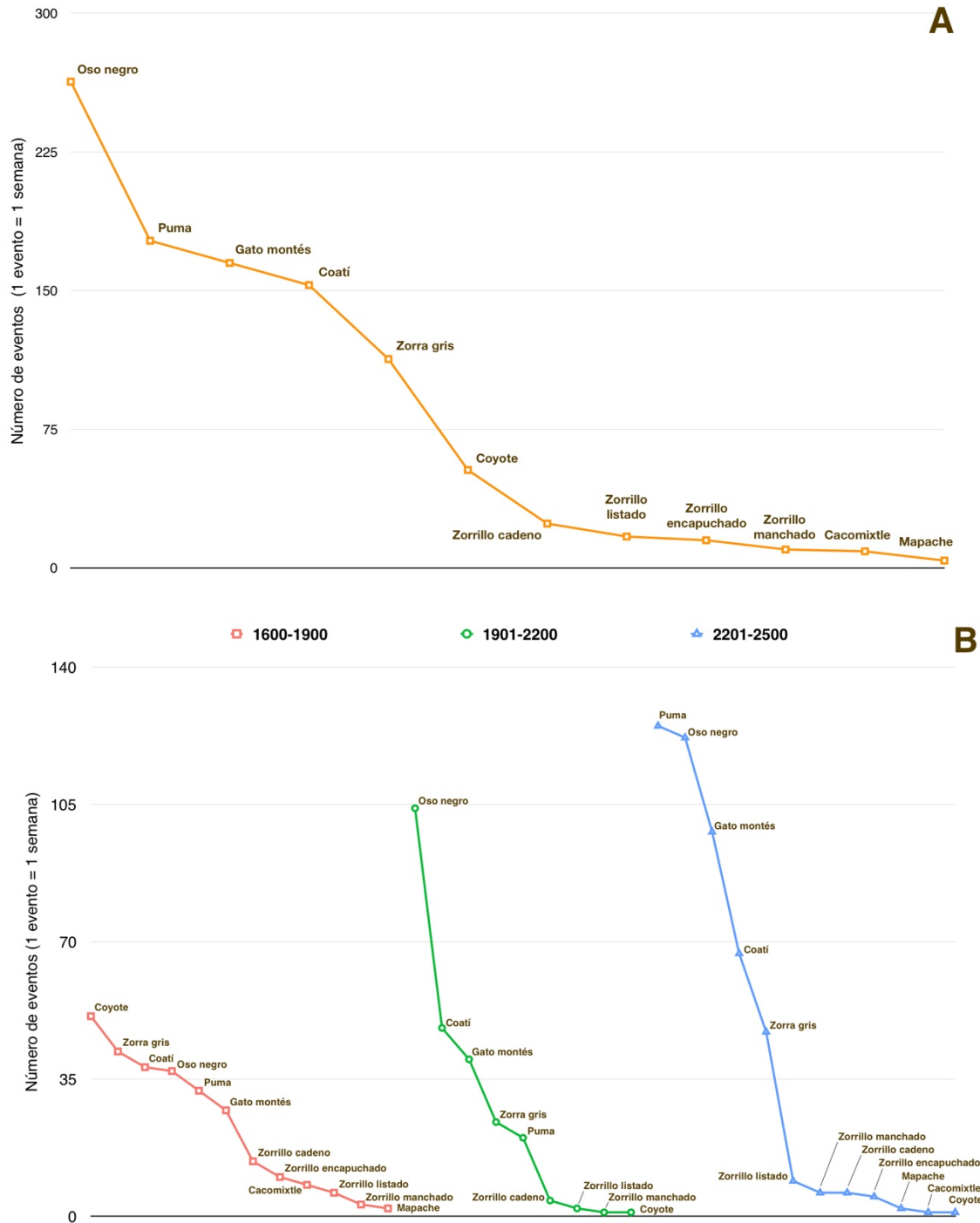


Figura 4. Curvas de rango-abundancia de las 12 especies de carnívoros registradas en la Reserva de la Biosfera Janos, Chihuahua, México. A) Curva rango-abundancia en todo el sistema montaño. B) Curvas rango-abundancia en cada uno de los tres rangos altitudinales evaluados. La abundancia se estimó mediante el monitoreo con trampas cámara, y hace referencia al número de eventos (al menos una foto o video por semana) en los que cada especie se registró durante el monitoreo.

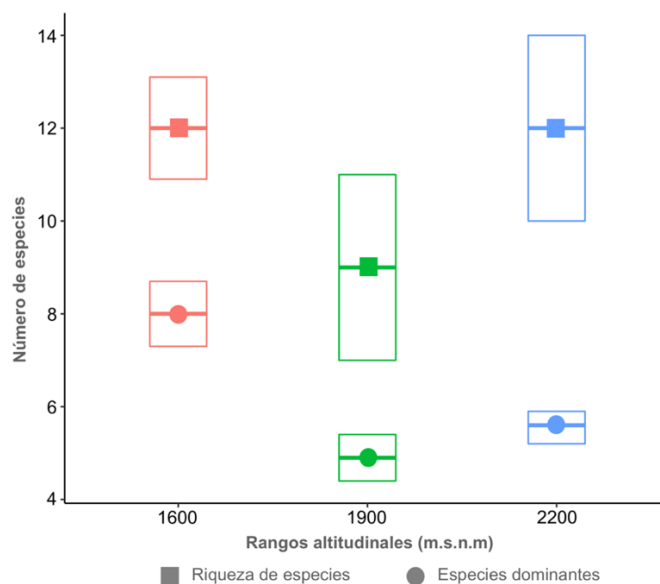


Figura 5. Diversidad de los carnívoros en tres rangos altitudinales en la Reserva de la Biosfera Janos, Chihuahua, México. La riqueza de especies estimada ${}^0D_\alpha$ (cuadrados) y el número de especies dominantes ${}^2D_\alpha$ (círculos) con un intervalo de confianza del 95% (cajas) para cada rango altitudinal.

Uso del hábitat

Se obtuvieron modelos promediados del oso negro, el puma, el gato montés, el coati y el coyote (Tabla 3). El peso de Akaike acumulado para todos los modelos fue superior a 0.85 para todas las especies, y –a excepción del coyote– la detectabilidad incrementó con el número de días de la semana que estuvo activa la trampa cámara.

Tabla 3. Modelos promediados del uso de hábitat de los carnívoros en la Reserva de la Biosfera Janos, México. Las covariables para la abundancia (N), se refiere a la rugosidad del terreno (Rugo), la cobertura forestal (ForCov), la proporción de encino/pino en el bosque (OakPine) y la proporción de vegetación secundaria (VegSec). Para la detectabilidad (p), se refiere a la constante (.) y al número de días de la semana que cada trampa cámara estuvo activa (Semanas).

Especie	No. de modelos promediados	Peso de Akaike acumulado	Modelo
<i>Ursus americanus</i>	6	0.93	$N(\text{VegSec}_{600} + \text{OakPine}_{75}); p(\text{Semanas})$
<i>Puma concolor</i>	6	0.90	$N(\text{Rugo}_{600} + \text{ForCov}_{150}); p(\text{Semanas})$

<i>Lynx rufus</i>	12	0.95	$N(\text{OakPine}_{150}); p(\text{Semanas})$
<i>Nasua narica</i>	4	0.88	$N(\text{Rugo}_{300} + \text{ForCov}_{25}); p(\text{Semanas})$
<i>Canis latrans</i>	4	0.86	$N(\text{Rugo}_{450} + \text{ForCov}_{75}); p(.)$

El modelo del oso negro mostró una mayor abundancia en los sitios con mayor proporción de bosque de encino y mayor proporción de vegetación secundaria (Fig 6). El modelo del puma mostró una mayor abundancia en sitios con terreno accidentado y con alta cobertura forestal (Fig 7), y en el caso del gato montés, mostró mayor abundancia en sitios con mayor proporción de bosque de pino (Fig 7). De igual manera que el puma, el coatí mostró mayor abundancia en sitios con el terreno accidentado y con alta cobertura forestal (Fig 6). Finalmente, el modelo del coyote mostró mayor abundancia en sitios planos y con poca cobertura forestal (Fig 7).

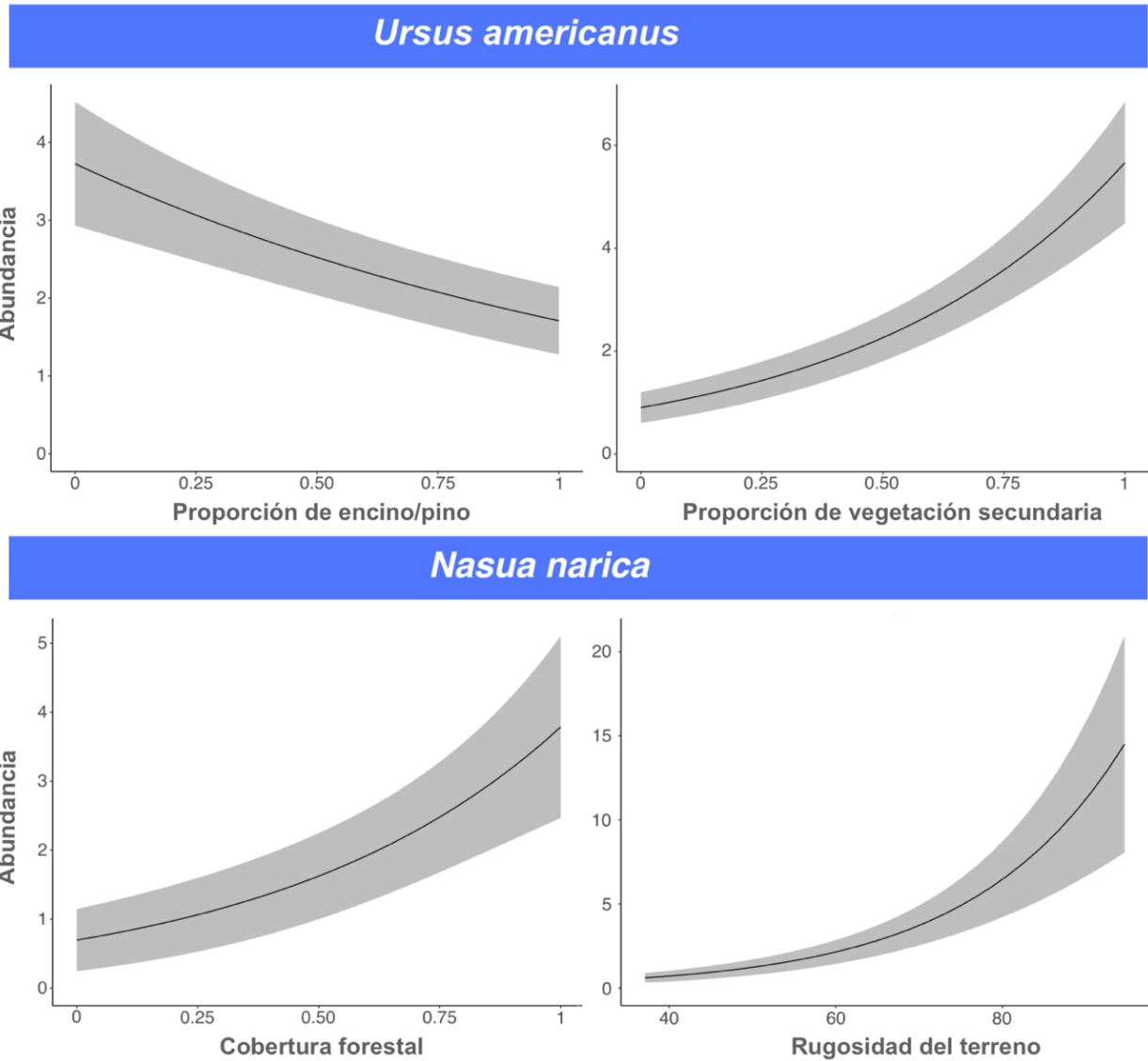
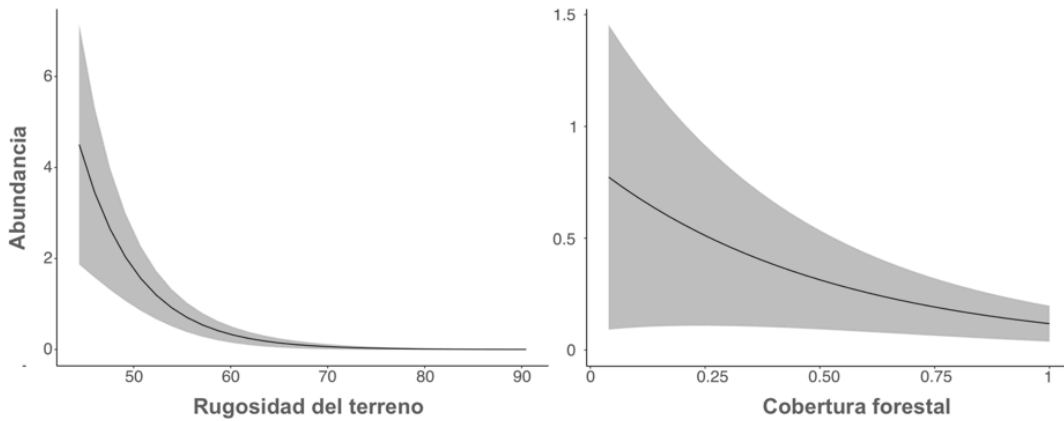
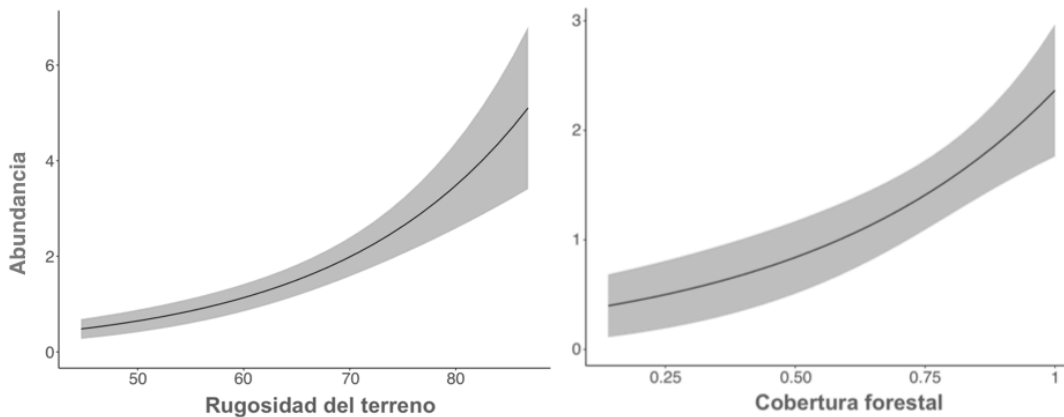


Figura 6. Covariables del paisaje que determinan el uso del hábitat medido a través de la abundancia del oso negro (*Ursus americanus*) y el coati (*Nasua narica*) en la Reserva de la Biosfera Janos, México. La línea negra muestra la tendencia de la abundancia con un intervalo de confianza del 95% (sombra gris).

Canis latrans



Puma concolor



Lynx rufus

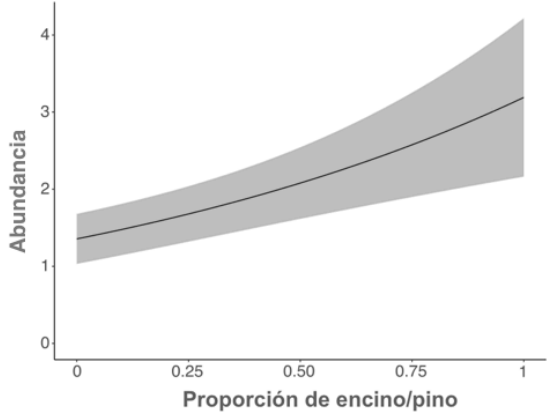


Figura 7. Covariables del paisaje que determinan el uso del hábitat medido a través de la abundancia del coyote (*Canis latrans*), el puma (*Puma concolor*) y el gato montés (*Lynx rufus*) en la Reserva de la Biosfera Janos, México. La línea negra muestra la tendencia de la abundancia con un intervalo de confianza del 95% (sombra gris).

Discusión

En este trabajo se registraron 12 especies de carnívoros de las 20 especies reportadas en la reserva, sin considerar que cuatro de las 20 especies están asociadas a los pastizales y era improbable haberlas encontrado en la sierra. Este resultado remarca el papel de la región en el mantenimiento de las poblaciones de carnívoros. En especial para los carnívoros de mayor talla, como oso negro y el puma, que no son comunes en los pastizales y están restringidos a los ambientes montanos. Por otro lado, aunque se realizó un monitoreo largo con casi 20 mil días cámara y la cobertura de la muestra fue completa para todo el sistema montano, la ausencia de registros del jaguar (*Panthera onca*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*) y el recién reintroducido lobo gris mexicano (*Canis lupus baileyi*), sugiere una baja abundancia de estas especies en la región. Dado que la Reserva de la Biosfera Janos es considerada un corredor biológico hacia los Estados Unidos de América, un incremento en la explotación forestal, la cacería ilegal o cualquier actividad humana que disminuya las poblaciones de estas especies o su tránsito, mermaría considerablemente la conectividad entre las poblaciones silvestres de Estados Unidos de América y México.

El hecho de que no se hayan encontrado diferencias significativas en la riqueza de especies entre los tres rangos altitudinales sugiere que –a la escala y con las especies evaluadas en el sistema montano– no es notorio el patrón de riqueza de especies con un pico de diversidad en altitudes intermedias. Además, la baja diversidad beta estimada para la riqueza de especies y el número de especies dominantes, sugiere que hay una sola comunidad de carnívoros en todo el sistema montano. En el caso de las tres especies que no se registraron en el rango altitudinal intermedio: el cacomixtle (*Bassariscus astutus*), el mapache (*Procyon lotor*) y el zorrillo encapuchado (*Mephitis macroura*), éstas se encontraron en cañadas asociadas a arroyos permanentes en los rangos altitudinales bajo y medio, coincidiendo con los reportes de sus preferencias de hábitat para estas especies (Ceballos 2014). Lo anterior nos sugiere que pueden estar

presentes en el rango altitudinal medio y, por lo tanto, todas las especies usan el gradiente altitudinal completo.

Al comparar nuestros resultados con los patrones para los pequeños mamíferos en Norteamérica, estos últimos generalmente muestran un pico de diversidad a altitudes intermedias, independientemente de la escala del estudio y explicado por diversos factores ambientales (Mena y Vázquez-Domínguez 2005, Rowe y Lidgard 2009, Rowe et al. 2015). En el caso de los mamíferos con amplios rangos de distribución, como los carnívoros de este estudio, el pico de diversidad se ha explicado por el efecto del dominio medio (MDE por sus siglas en inglés) (Dunn et al. 2007, Wu et al. 2013). Sin embargo, se piensa que este patrón no se encontró en el estudio debido a que el rango altitudinal de los carnívoros presentes contiene por completo el rango altitudinal del sistema montano.

Aunque no se hayan encontrado diferencias en la riqueza de especies entre los tres rangos altitudinales, es posible notar diferencias en la abundancia de ciertas especies entre los rangos altitudinales. La diferencia significativa en el número de especies dominantes en el rango altitudinal bajo, que fue de ocho especies dominantes, en comparación con las aproximadamente cinco especies dominantes estimadas en los dos rangos altitudinales superiores, indica una menor equitatividad. Dado que la altitud fue una covariable que no explica el uso de hábitat para ninguna de las especies modeladas, podemos pensar que las diferencias en la dominancia, y por ende la equitatividad, estuvieron mediadas por la identidad de las especies y sus patrones de uso del hábitat. En el caso de los dos felinos registrados en este estudio – el puma y el gato montés – se observó que en el rango medio no son las especies más dominantes, sin embargo, en el rango alto el puma es la especie más dominante y es seis veces más abundante, y el gato montés, aunque se mantiene como la tercera especie más dominante, su abundancia se duplica en el rango alto. Considerando que ambas especies tuvieron un mayor uso del bosque de pino, y que este tipo de vegetación está asociado a la parte alta de la sierra, se sugiere que la variación en la abundancia estuvo asociada a las afinidades ambientales de ambas especies (Lomolino 2001).

Respecto al oso negro, la diferencia en la abundancia no es tan marcada entre el rango medio y alto (104 y 122 eventos de detección respectivamente), sin embargo, la abundancia de estos dos rangos fue tres veces mayor en comparación con el rango bajo, en el cual solo se tuvieron 34 eventos de registro. A diferencia de los felinos, el uso del hábitat del oso fue mayor en bosques de encino y en sitios con mayor proporción de vegetación secundaria, los cuales no son más abundantes en las zonas altas de la sierra. Considerando que el oso negro es el carnívoro de mayor tamaño de la región y por ende el más conspicuo, una explicación alternativa a la menor abundancia en el rango bajo es que, dado que la actividad ganadera y humana es mayor en el rango bajo, podría estar disminuyendo la ocupación en este rango altitudinal. Este argumento, se sustenta en evidencias que atribuyen la reducción en la actividad y ocupación de los depredadores tope en sitios aquellos sitios donde la presencia del humano es mayor (Oriol-Cotterill et al. 2015), efecto que también se ha documentado en específico para el puma (Ripple et al. 2014, Wang et al. 2015, 2017), el cual es otro depredador tope de la región.

Dada la influencia negativa del humano en la persistencia del oso negro y del puma en el rango altitudinal bajo, se sugiere que la comunidad de dicho rango es más equitativa por el efecto en cascada en el resto de la comunidad de carnívoros generado por la ausencia de los depredadores tope (Allen et al. 2014, Oriol-Cotterill et al. 2015). Este efecto se ha documentado con un mayor impacto en los mesodepredadores tope – como el coyote–, el cual incrementa su densidad en ausencia del puma (Wang et al. 2015), y en la disminución de la ocurrencia y en el tiempo de alimentación que el gato montés y la zorra gris dedican en el consumo de carroña cuando el puma y el oso negro están presentes (Allen et al. 2014, 2015).

En el rango altitudinal bajo se observó que las dos especies más dominantes son cánidos (el coyote y la zorra gris), sin embargo, el coyote es una especie rara en los rangos altitudinales superiores con solo un registro, a diferencia de la zorra gris que se mantiene dentro del número de especies dominantes en los rangos altitudinales superiores. Nuestros resultados sobre el uso de hábitat de los coyotes, en el que usan más los espacios abiertos y terrenos planos, sugieren una asociación con el ecosistema de pastizal en las zonas bajas donde son más abundantes (List y Macdonald 1998). Esto

nos sugiere que la presencia del coyote en el rango altitudinal bajo está relacionada con la menor pendiente y apertura del dosel que están presentes en este rango, condiciones que favorecen la presencia del coyote. Este argumento se ve apoyado por el registro de 51 eventos en el rango altitudinal bajo y un solo registro en los rangos medio y alto respectivamente. Aunque los coyotes han sido reportados a una altitud de 3000 m en México (Ceballos 2014) y en una amplia variedad de ecosistemas (Bekoff 1977, Feldhamer et al. 2003), no se habían reportado antes en las montañas de la región de acuerdo a los ganaderos y vaqueros. Por otro lado, la ocurrencia de los coyotes se incrementó a lo largo del monitoreo, ya que se tuvo un solo evento de detección en 2015, 10 eventos en 2016 y 42 eventos en 2017.

Los cambios anuales de la abundancia del coyote, así como el hecho de que fue la especie más dominante en el rango altitudinal bajo, pueden estar relacionados a la interacción interespecífica con el humano y el puma. Respecto a la competencia interespecífica entre coyotes y pumas, se ha reportado que las detecciones de coyotes disminuyen con la presencia del puma (Logan y Sweanor 2001, Wang et al. 2015). Al analizar en detalle los cambios en la abundancia de estas dos especies, vemos que los registros del puma disminuyen a medida que los del coyote aumentan (Fig 8).

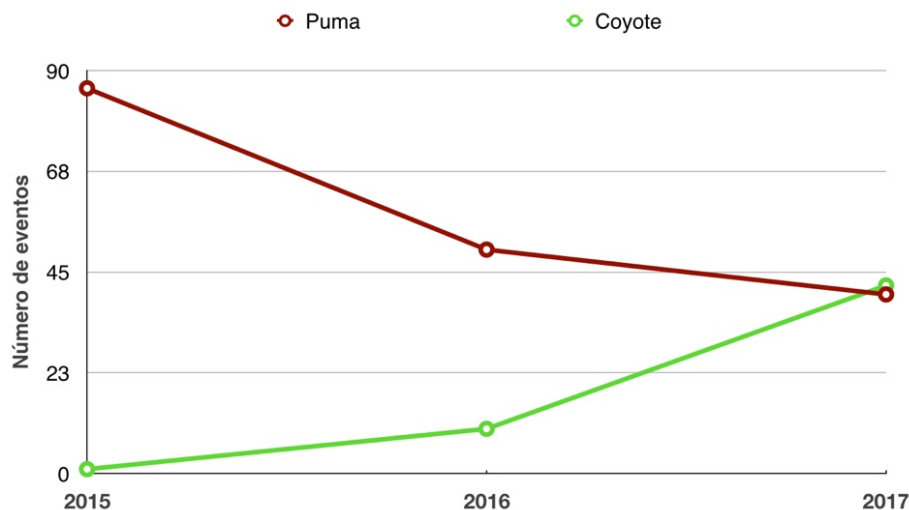


Figura 8. Número de eventos registrados de coyotes (*Canis latrans*) y del puma (*Puma concolor*) en el rango altitudinal bajo (1600 - 1900 m.s.n.m.) en la Reserva de la Biosfera Janos, México, durante el periodo 2015-2017. Cada evento consiste en al menos una foto o video por semana en los que cada especie se registró por medio de trampas cámara.

De acuerdo a entrevistas informales con los administradores del rancho que ocupa gran parte del rango altitudinal bajo, desde hace varios años se realiza el control del puma vía mortalidad, debido a los intereses en la cacería de fauna silvestre del rancho, principalmente de venado bura y cola blanca. Asumiendo que el control del puma en la región sea la causa del declive en el periodo que comprendió este trabajo, puede sugerirse que la dominancia del coyote en el rango altitudinal bajo puede deberse al efecto de liberación del mesodepredador, en el que los coyotes ocuparon los hábitats en el que los pumas fueron erradicados (Haswell et al. 2017).

Por otro lado, los pumas en nuestro estudio usaron más los sitios accidentados con alta cobertura forestal, posiblemente debido por la facilidad de encontrar sitios para acechar a sus presas (Hass 2009). Pero quizá también como una estrategia evasiva hacia la actividad humana asociada a la presencia de ganado en lugares abiertos, condiciones para las que el coyote está mejor adaptado y es más resiliente (Bekoff 1977, List 1997, Elbroch y Kusler 2018). En este tema en particular, recomendamos una evaluación de la densidad del puma y de los coyotes con la intención de tener más a detalle los efectos de las prácticas de control de depredadores en la región. Dicha evaluación deberá constatar la depredación del ganado tanto por el puma como por el coyote, así como comparar la densidad de ambas especies cuando comparten el territorio en relación a cuando la otra especie está ausente.

Patrones del uso de hábitat

Los patrones uso del hábitat de las cinco especies de carnívoros mostraron respuestas especie-específicas, en los cuales ninguna covariable del paisaje fue usada consistentemente por todos los carnívoros. El uso diferencial del hábitat se ha reportado previamente para otros carnívoros en Norteamérica, sugiere que la competencia intragremio y las preferencias de las presas de cada especie pueden estar determinando el uso diferencial del hábitat (Delibes et al. 1989, Fedriani et al. 2000, Chamberlain y Leopold 2005, Wang et al. 2015, Lonsinger et al. 2017).

El uso del hábitat del gato montés en el estudio reveló que usan mayormente los bosques de pino, sin embargo, otros estudios han mostrado que son generalistas del hábitat (Fedriani et al. 2000, Hass 2009), así como también se ha reportado un incremento en la detectabilidad del gato montés cuando el puma está presente (Wang et al. 2015), o que al menos no se evitan mutuamente (Hass 2009). De acuerdo a nuestros resultados se sugiere que la preferencia por el bosque de pino puede atribuirse a la disponibilidad de presas, apoyada por un trabajo previo en el mismo sitio de estudio en el que se reportó que la comunidad de roedores fue más abundante en el bosque de pino en comparación con el bosque de encino (Rivera 2017). Adicionalmente, un estudio sobre la dieta del gato montés en el hábitat de matorral dentro de la RBJ (~1600 m.s.n.m.), mostró que se componía principalmente de roedores, representando casi el 50% en la temporada de lluvias y el 80% en la temporada de secas (Medellín y Bárcenas 2010) con la diferencia que, en los matorrales, el género más abundante fue el de las ratas canguro (género *Dyopodomys*) y los bosques de pino y encino fueron dominados por *Peromyscus melanotis* y *P. boylii* respectivamente (Rivera 2017).

Para los osos negros se encontró que usan mayormente los sitios con una alta proporción de encino y con vegetación secundaria. En el noroeste de México, otros estudios han reportado preferencia por el hábitat de chaparral y bosques de pino-encino (Sierra Corona et al. 2005), así como bosques de encino mixtos (Onorato et al. 2003). En un estudio sobre los hábitos alimenticios de los osos negros en el mismo sistema montano, pero en un ambiente más árido, un 60% de la dieta estaba representada por frutos de manzanita (*Arctostaphylos pungens*) y de junípero o cedro chino (*Juniperus deppeana*) (Sierra Corona et al. 2005). Si consideramos que en la RBJ la abundancia de manzanita, junípero y artemisa es mayor en los parches de vegetación secundaria, los cuales son generados por incendios forestales y desmonte, además de que la producción de frutos es mayor en el bosque de encino (SEMARNAT y CONANP 2013), y considerando que la composición de la dieta de los osos negros en Norteamérica está dominada por un componente vegetal (Larivière 2001, Onorato et al. 2003, Juárez-Casillas y Varas 2013). Se sugiere que el uso del hábitat del oso negro estuvo determinado por la búsqueda de alimento.

En el caso del coatí, se sugiere que un patrón similar al del oso, donde el uso del hábitat estuvo determinado por la dieta. El modelo del coatí mostró mayor uso de los sitios accidentados con alta cobertura forestal, lo cual coincide con nuestras observaciones en campo, en las que frecuentemente se observaron coaties en cañones, en pendientes pronunciadas de montañas y en cañadas. Otro estudio en el sureste de los Estados Unidos, mostró que los coaties usan frecuentemente hábitats rocosos y que no son tan dependientes de los árboles en comparación con las poblaciones más sureñas. Incluso señaló que usan cuevas y grietas para descansar, hacer sus madrigueras y para resguardo de los depredadores (Kaufmann et al. 1976). Por otro lado, se ha sugerido que la abundancia del alimento determina el uso del área núcleo de su ámbito hogareño (Hass 2002). En un ecosistema de montaña árido en México, encontraron una prevalencia de los artrópodos (51%) seguido de los frutos (37%), donde los frutos de la manzanita fue el principal componente (Delibes et al. 1989). Dado que en la sierra de la RBJ también la manzanita es abundante, se puede esperar que la composición de la dieta de los coaties sea similar, lo que nos sugiere que el uso de los sitios con alta cobertura forestal puede estar determinado por la abundancia de artrópodos asociados al mantillo del suelo y a la mayor producción de frutos.

Con los patrones de uso de hábitat de los carnívoros en conjunto y respecto a la hipótesis de moderación del paisaje, se piensa que el uso del hábitat del oso negro sugiere un efecto de suplementación del hábitat como producto de las actividades humanas. En tanto los osos negros usan más los parches de vegetación secundaria causados por incendios forestales, donde el arbusto de manzanita (*Arctostaphylos pungens*) es una fuente abundante de alimento (Onorato et al. 2003, Tscharntke et al. 2012). Por otro lado, el incremento en la presencia de coyotes complementa la hipótesis inicial, ya que la cualidad heterogénea del paisaje en nuestro sitio de estudio permite la presencia de coyotes que son más tolerantes a las actividades humanas asociadas a la ganadería en el sistema.

Consideraciones para la conservación

Este primer acercamiento sobre cómo se distribuyen las abundancias de los carnívoros en las montañas muestra la importancia que tiene el área montana de la Reserva de la Biosfera Janos por la diversidad que mantiene. Además de mostrar su cualidad como corredor biológico que mantiene, debido al gradiente altitudinal que comprende y por ende la diversidad de ecosistemas que incluye. Aunado a lo anterior, la RBJ asegura la continuidad del hábitat debido a la colindancia que tiene con otras áreas naturales protegidas, ya que en el lado mexicano colinda hacia el este con ranchos dedicados a la conservación en el estado de Sonora, y en los Estados Unidos de América colinda con el rancho de Gray Ranch Megasite en Nuevo México.

El potencial de esta región como corredor biológico ya ha sido reconocido para los felinos (Grigione et al. 2009), y aun cuando no se haya capturado jaguar u ocelote, nuestros resultados sugieren la viabilidad del hábitat para estas especies. Poco tiempo después de monitoreo de este trabajo, la Comisión de Áreas Naturales Protegidas reportó un registro de ocelote en la reserva (CONANP 2017). Por otro lado, se tienen reportes de movimiento de carnívoros entre la frontera entre México y Estados Unidos (McCain y Childs 2008, Grigione et al. 2009, Polechla y Carrillo-Rubio 2009, Van Devender et al. 2013). Tal es el caso de la repoblación de oso negro en el parque nacional Big Bend (BIBE) en Estados Unidos cuyas poblaciones de oso son altamente selectivas a las hábitat montano y el piedemonte en la región (Onorato et al. 2003), y después de haber sido extirpados de la región Trans-Pecos en el oeste de Texas, las poblaciones remanentes en las montañas mexicanas recolonizaron el BIBE a través de las islas montanas (Onorato y Hellgren 2001).

Aunado al papel de corredor biológico, las montañas de la reserva están funcionando como refugios para la fauna silvestre. En especial para los carnívoros de mayor talla, los cuales son más propensos al conflicto con humanos (Treves y Karanth 2003). Además, hay que considerar que actualmente continúa la presión creciente por la ganadería y la agricultura sobre los pastizales de la región (Ceballos et al. 2010, Sierra-Corona et al. 2015). Por lo que es vital mantener la conectividad del paisaje de los

ranchos de la sierra y orientar el manejo hacia actividades que permitan la coexistencia con los carnívoros.

Respecto a la situación actual del manejo en la región, otros estudios han mostrado que la heterogeneidad del hábitat ofrece distintos refugios para la fauna y reduce las interacciones negativas entre humanos y depredadores (Ritchie y Johnson 2009, Elbroch et al. 2015). Esta consideración toma relevancia, en tanto, cierto manejo de los hábitats naturales favorece la heterogeneidad y permiten actividades productivas sustentables. Sin embargo, cuando hay un sobre uso de los recursos puede derivar en la homogeneización del hábitat (Elbroch et al. 2015). Situación que tendría como resultado la disminución de la diversidad de carnívoros en la reserva, considerando nuestros resultados que muestran el uso diferencial del hábitat de las especies presentes. De hecho, la presencia de coyotes en sitios donde se controla el puma y el uso de hábitats con vegetación secundaria por el oso negro ilustran el efecto de tener un paisaje heterogéneo. Asimismo, la hipótesis inicial del derrame entrecruzado de hábitats se apoya en el uso de los paisajes manejados por estas dos especies.

En este contexto, el siguiente paso es determinar en detalle el grado de manejo del hábitat y su impacto en el estado de las poblaciones de carnívoros. Mientras tanto, hasta que no se tenga una evaluación más precisa, se sugiere no incrementar la intensidad de las actividades ganaderas en la región. Así como tener una mejor respuesta ante incendios forestales en la reserva, con la finalidad de mantener mayores extensiones de bosque primario. Para lo cual, se recomienda incluir el enfoque multiescalar en el uso del hábitat en otros sitios del rango de distribución de los carnívoros aquí evaluados, lo que permitiría atender en específico las prioridades para su conservación en Norteamérica.

En el contexto global, nuestros resultados demuestran la presencia de comunidades sanas de carnívoros en paisajes que no han sido alterados severamente. Tomando en cuenta que para el caso de México, muchas de ellas representan los mamíferos más grandes remanentes desde el Pleistoceno (Berger et al. 2001, Smith et al. 2016). Asegurar la conservación de especies comunes y con amplios rangos de distribución, como los carnívoros en este estudio, en paisajes complejos y dinámicos, es

uno de los principales retos de la conservación hoy en día. El monitoreo constante y un trabajo más estrecho con los propietarios de la tierra en esta región, definirá la permanencia de la comunidad de carnívoros, el mantenimiento de los procesos de los que forman parte y los servicios ecosistémicos que nos proveen.

Conclusiones

En la sierra de la Reserva de la Biosfera de Janos se registraron en total 12 especies de carnívoros. Se encontró que la riqueza de especies y el número de especies dominantes de los carnívoros no mostró diferencias entre los tres rangos altitudinales evaluados. Además, el recambio de especies o diversidad beta mostró la presencia de una sola comunidad de carnívoros en todo el gradiente altitudinal. En conjunto se piensa que el efecto del dominio medio reportado para otras comunidades de mamíferos en gradientes altitudinales no ocurrió debido a la completa inclusión del gradiente altitudinal dentro del rango altitudinal de las especies evaluadas.

El uso del hábitat de los carnívoros mostró ser especie-específico, en la que ninguna covariable del hábitat evaluada es usada consistentemente por la comunidad de carnívoros. El uso del hábitat del oso negro (*Ursus americanus*) fue mayor en bosque de encino y sitios con mayor vegetación secundaria. El uso del puma (*Puma concolor*) y el coatí (*Nasua narica*) fue mayor en sitios accidentados y con alta cobertura forestal. El del gato montés (*Lynx rufus*) fue mayor en bosques de pino y el coyote (*Canis latrans*) mostró un mayor uso del hábitat en sitios planos con poca cobertura forestal.

El modelo del uso de hábitat del oso negro mostró que usa parches semi-naturales dominados por vegetación secundaria producto de incendios forestales y aprovechamiento forestal. Además, se documentó la presencia del coyote en la zona donde hay control de depredadores, en específico del puma. Consideramos que estas evidencias apoyan nuestra hipótesis inicial del derrame cruzado entre hábitats, en la que se plantea el uso de los carnívoros de los hábitats semi-naturales y la presencia de especies adaptadas a los hábitats manejados.

En lo referente a las acciones de conservación, la diversidad de carnívoros reportada en este trabajo, enfatiza el papel de la reserva en el mantenimiento de la diversidad de carnívoros en la región. Así como su relevancia en la continuidad del hábitat montano para los carnívoros en el noroeste de México y el suroeste de los Estados Unidos de América. Por otro lado, se recomienda mantener el hábitat primario

forestal mediante el reforzamiento de las brigadas contraincendios. Además, se sugiere evaluar el estado de las poblaciones del puma y del coyote, así como sus interacciones, en las zonas donde se lleva a cabo el control de depredadores con el objetivo de probar el efecto de liberación del mesodepredador.

Literatura citada

- Allen, M. L. et al. 2014. Trophic facilitation or limitation? Comparative effects of pumas and black bears on the scavenger community (B Fenton, Ed.). - PLoS One 9: e102257.
- Allen, M. L. et al. 2015. The comparative effects of large carnivores on the acquisition of carrion by scavengers. - Am. Nat. 185: 822–33.
- Allen, B. L. et al. 2017. Can we save large carnivores without losing large carnivore science? - Food Webs 12: 64–75.
- Barnosky, A. D. et al. 2017. Merging paleobiology with conservation biology to guide the future of terrestrial ecosystems. - Science 355: eaah4787.
- Bartón, K. 2018. Multi-Model Inference. en imprenta.
- Beier, P. et al. 1995. Movement patterns of mountain lions during different behaviors. - J. Mammal. 76: 1056–1070.
- Bekoff, M. 1977. *Canis latrans*. - Mamm. Species 79: 1–9.
- Berger, J. 1999. Anthropogenic extinction of top carnivores and interspecific animal behaviour: implications of the rapid decoupling of a web involving wolves, bears, moose and ravens. - Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 266: 2261–2267.
- Berger, J. 2007. Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. - Biol. Lett. 3: 620–623.
- Berger, J. et al. 2001. Recolonizing carnivores and naïve prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions. - Science (80-.). 291: 1036–1039.
- Blitzer, E. J. et al. 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. - Agric. Ecosyst. Environ. 146: 34–43.
- Block, W. M. y Brennan, L. A. 1993. The habitat concept in ornithology: theory and applications. - En: Power, D. M. (ed), Current ornithology. Plenum Press, pp. 35–91.
- Brashares, J. S. y Gaynor, K. 2017. Eating ecosystems. - Science (80-.). 356: 136–137.
- Brennan, J. M. et al. 2002. Focal patch landscape studies for wildlife management: optimizing sampling effort across scales. - En: Liu, J. y Taylor, W. W. (eds), Integrating landscape ecology into natural resource management. Cambridge University Press, pp. 68–91.
- Brown, D. 1994. Biotic communities of the Southwestern United States and Northwestern Mexico. - University of Utah Press.
- Brown, J. H. 2001. Mammals on mountainsides: Elevational patterns of diversity. - Glob. Ecol. Biogeogr. 10: 101–109.
- Burnham, K. . y Anderson, D. R. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. - Springer US.
- Caro, T. M. y O’Doherty, G. 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. - Conserv. Biol. 13: 805–814.
2014. Mammals of Mexico (G Ceballos, Ed.). - John Hopkins University Press.
- Ceballos, G. et al. 2009. Zonas críticas y de alto riesgo para la conservación de la biodiversidad de México. - En: Capital natural de México. CONABIO, pp. 575–600.
- Ceballos, G. et al. 2010. Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implications. - PLoS One en imprenta.
- Ceballos, G. et al. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. - Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 114
- Chamberlain, M. J. y Leopold, B. D. 2005. Overlap in space use among bobcats (*Lynx rufus*), coyotes (*Canis latrans*) and gray foxes (*Urocyon cinereoargenteus*). - Am. Midl. Nat. 153: 171–179.
- Chao, A. et al. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. - Ecol. Monogr. 84: 45–67.
- Colwell, R. K. y Lees, D. C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. - Trends Ecol. Evol. 15: 70–76.
- CONANP 2006. Estudio previo justificativo para el establecimiento del Área Natural Protegida: “Reserva de la Biósfera Janos”. - Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- CONANP 2017. Detecta CONANP ocelote, especie en peligro de extinción, en Janos, Chihuahua. - 15

- noviembre: 1.
- CONANP 2018. 7 Lobos Mexicanos regresan a la vida libre. - Prensa la Com. Nat. Áreas Nat. Protegidas: 1.
- Costello, C. M. y Sage, R. W. 1994. Predicting black Bear habitat selection from food abundance under 3 forest management. - *Int. Conf. Bear Res. Manag.* 9: 375–387.
- Crooks, K. R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. - *Conserv. Biol.* 16: 488–502.
- Daily, G. C. y Ehrlich, P. R. 1999. Managing Earth's ecosystems: An interdisciplinary challenge. - *Ecosystems* 2: 277–280.
- de la Torre, J. A. et al. 2018. Assessing occupancy and habitat connectivity for Baird's tapir to establish conservation priorities in the Sierra Madre de Chiapas, Mexico. - *J. Nat. Conserv.* 41: 16–25.
- Delibes, M. et al. 1989. Comparative food habits of three carnivores in Western Sierra Madre, Mexico. - *Z. Säugetierkd.* 54: 107–110.
- Dickson, B. G. et al. 2005. Influence of vegetation, topography, and roads on cougar movement in southern California. - *J. Wildl. Manage.* 69: 264–276.
- Dirzo, R. et al. 2014. Defaunation in the Anthropocene. - *Science* (80-.). 345: 401–406.
- Dorresteijn, I. et al. 2015. Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: predator-prey interactions in a human-dominated landscape. - *Proceedings. Biol. Sci.* 282: 20151602.
- Dunn, R. R. et al. 2007. When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16: 305–312.
- Elbroch, L. M. y Kusler, A. 2018. Are pumas subordinate carnivores, and does it matter? - *PeerJ* 6: e4293.
- Elbroch, L. M. et al. 2015. Nowhere to hide: pumas, black bear, and competition refuges. - *Behav. Ecol.* 26: 247–254.
- Ellis, E. C. 2013. Sustaining biodiversity and people in the world's anthropogenic biomes. - *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 5: 368–372.
- Ellis, E. C. 2015. Ecology in an anthropogenic biosphere. - *Ecol. Monogr.* 85: 287–331.
- Estes, J. a et al. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. - *Science* (80-.). 333: 301–306.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis (K Triantis, Ed.). - *J. Biogeogr.* 40: 1649–1663.
- Fedriani, J. M. et al. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. - *Oecologia* 125: 258–270.
2003. *Wild mammals of North America* (GA Feldhamer, BC Thompson, y JA Chapman, Eds.). - John Hopkins University Press.
- Fiske, I. et al. 2017. *Unmarked: Models for data from unmarked animals.* en imprenta.
- Fox, J. y Weisberg, S. 2011. *An R companion to applied regression, second edition.* en imprenta.
- Galetti, M. y Dirzo, R. 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. - *Biol. Conserv.* 163: 1–6.
- Gallo-reynoso, J. et al. 2008. Probable occurrence of a brown bear (*Ursus arctos*) in Sonora, Mexico, in 1976. - *Southwest. Nat.* 53: 256–260.
- Gaston, K. J. 2010. Valuing common species. - *Science* (80-.). 327: 154–155.
- Gaston, K. J. y Fuller, R. A. 2007. Commonness, population depletion and conservation biology. - *Trends Ecol. Evol.* 23: 14–19.
- Gittleman, J. L. et al. 2001. *Carnivore conservation.* - Cambridge University Press.
- Graham, K. et al. 2005. Human-predator-prey conflicts: Ecological correlates, prey losses and patterns of management. - *Biol. Conserv.* 122: 159–171.
- Gray, C. L. et al. 2016. Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. - *Nat. Commun.* 7: 12306.
- Grigione, M. et al. 2009. Identifying potential conservation areas for felids in the USA and Mexico: integrating reliable knowledge across an international border. - *Oryx* 43: 78–86.
- Hall, L. S. et al. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. - *Wildl. Soc. Bull.* 25: 173–182.
- Hansen, M. C. et al. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. - *Science*

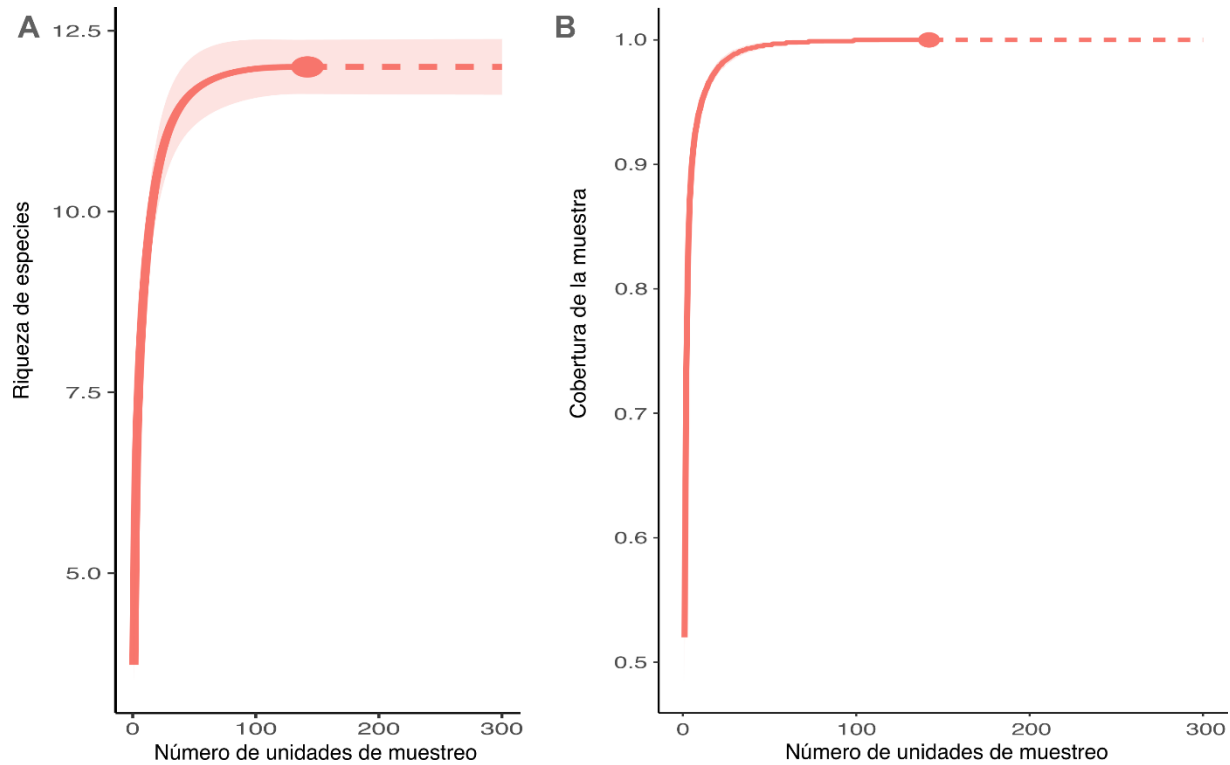
- (80-). en imprenta.
- Hass, C. C. 2002. Home-range dynamics of white-nosed coatis in Southeastern Arizona. - *J. Mammal.* 83: 934–946.
- Hass, C. C. 2009. Competition and coexistence in sympatric bobcats and pumas. - *J. Zool.* 278: 174–180.
- Haswell, P. M. et al. 2017. Large carnivore impacts are context-dependent. - *Food Webs* 12: 3–13.
- Heaney, L. R. 2001. Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 10: 15–39.
- Hsieh, T. C. et al. 2015. Interpolation and extrapolation of species diversity. en imprenta.
- Hutto, R. L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. - En: Cody, M. L. (ed), *Habitat selection in birds*. Academic Press, pp. 455–476.
- INEGI 2013. Conjunto de datos vectoriales de uso de suelo y vegetación escala 1:250 000, serie V.: 2da. Edición.
- INEGI 2015. Continuo de elevaciones Mexicano 3.0. en imprenta.
- IUCN 2018. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3.
- Jackson, H. B. y Fahrig, L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24: 52–63.
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. - *Auk* 118: 557–562.
- Jorge, M. L. S. P. et al. 2013. Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. - *Biol. Conserv.* 163: 49–57.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. - *Oikos* 113: 363–375.
- Juárez-Casillas, L. A. y Varas, C. 2013. Evaluation of Black bear (*Ursus americanus*) diet and consequences in its conservation in Sierra de Picachos, Nuevo León, Mexico. - *Rev. Mex. Biodivers.* 84: 970–976.
- Kaufmann, J. H. et al. 1976. Current status and distribution of the coati in the United States. - *J. Mammal.* 57: 621–637.
- Koprowski, J. et al. 2005. A dearth of data on the mammals of the Madrean Archipelago: What we think we know and what we actually do know. - *USDA For. Serv. Proc. RMRS-P-36*: 411–41.
- Laliberte, A. S. y Ripple, W. J. 2004. Range contractions of North American carnivores and ungulates. - *Bioscience* 54: 123–138.
- Lara-Díaz, N. et al. 2012. Black bear population and connectivity in the sky islands of Mexico and the United States. - En: Gottfried, G. et al. (eds), *Merging science and management in a rapidly changing world: Biodiversity and management of the Madrean Archipelago III*. Proceeding. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, pp. 263–268.
- Larivière, S. 2001. *Ursus americanus*. - *Mamm. Species* 647: 1–11.
- Laundré, J. W. et al. 2010. The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. - *Open Ecol. J.* 3: 1–7.
- Laurance, W. F. et al. 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. - *Nature* 489: 290–294.
- List, R. 1997. Ecology of the kit fox (*Vulpes macrotis*) and coyote (*Canis latrans*) and the conservation of the prairie dog ecosystem in northern Mexico.
- List, R. y Macdonald, D. W. 1998. Carnivora and their larger mammalian prey: species inventory and abundance in the Janos-Nuevocasas Grandes Prairie Dog Complex, Chihuahua. - *Rev. Mex. Mastozoología* 3: 95–112.
- Liu, J. et al. 2007. Complexity of coupled human and natural systems. - *Science* (80-). 317: 1513–1516.
- Logan, K. y Sweaner, L. 2001. *Desert Puma: evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore*. - Island Press.
- Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 10: 3–13.
- Long, R. A. et al. 2011. Predicting carnivore occurrence with noninvasive surveys and occupancy modeling. - *Landsc. Ecol.* 26: 327–340.
- Lonsinger, R. C. et al. 2017. The roles of habitat and intraguild predation by coyotes on the spatial dynamics of kit foxes. - *Ecosphere* 8: e01749.
- Marcon, E. y Hérault, B. 2015. Entropart: An R package to measure and partition diversity. - *J. Stat.*

- Softw. 67: 1–26.
- Marcon, E. y Hérault, B. 2018. Entropy partitioning to measure diversity. en imprenta.
- Marcon, E. et al. 2014. Generalization of the Partitioning of Shannon Diversity. - PLoS One en imprenta.
- McCain, E. B. y Childs, J. L. 2008. Evidence of resident jaguars (*Panthera onca*) in the Southwestern United States and the implications for conservation. - J. Mammal. 89: 1–10.
- McCain, C. M. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. - J. Biogeogr. 31: 19–31.
- Medellín, R. A. y Bárcenas, H. V. 2010. Estimación de la densidad y dieta de lince (*Lynx rufus*) en seis localidades de México.
- Medina, G. et al. 2006. Estadísticas climatológicas básicas del estado de Chihuahua (Periodo 1961-2003). - Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.
- Mena, J. L. y Vázquez-Domínguez, E. 2005. Species turnover on elevational gradients in small rodents. - Glob. Ecol. Biogeogr. 14: 539–547.
- Mena, J. L. y Medellín, R. A. 2017. Habitat complexity and small mammal diversity along an elevational gradient in southern Mexico. - Mastozoología Neotrop. en imprenta.
- Newsome, T. M. et al. 2017. Top predators constrain mesopredator distributions. - Nat. Commun. 8: 15469.
- Onorato, D. P. y Hellgren, E. C. 2001. Black bear at the border: the recolonization of the Trans-Pecos. - En: Maehr, D. S. et al. (eds), Large mammal restoration: ecological and sociological challenges in the 21st Century. Island Press, pp. 245–259.
- Onorato, D. P. et al. 2003. Home range and habitat use of American black bears on a desert montane island in Texas. - Ursus 14: 120–129.
- Ordeñana, M. A. et al. 2010. Effects of urbanization on carnivore species distribution and richness. - J. Mammal. 91: 1322–1331.
- Ordiz, A. et al. 2013. Saving large carnivores, but losing the apex predator? - Biol. Conserv. 168: 128–133.
- Oriol-Cotterill, A. et al. 2015. Landscapes of coexistence for terrestrial carnivores: the ecological consequences of being downgraded from ultimate to penultimate predator by humans. - Oikos 124: 1263–1273.
- Ostrom, E. 2009. A general framework for analyzing sustainability of social-ecological systems. - Science (80-.). 325: 419–422.
- Polechla, P. J. y Carrillo-Rubio, E. 2009. Historic and current distribution of river otters (*Lontra canadensis*) and (*Lontra longicaudis*) in the Río Grande or Río Bravo del norte drainage of Colorado and New Mexico, USA and of Chihuahua, Mexico and adjacent areas. - IUCN Otter Spec. Gr. Bull 26: 82–96.
- Ponce-Guevara, E. et al. 2016. Interactive Effects of Black-Tailed Prairie Dogs and Cattle on Shrub Encroachment in a Desert Grassland Ecosystem. - PLoS One 11: e0154748.
- Prugh, L. R. et al. 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. - Proc. Natl. Acad. Sci. 105: 20770–20775.
- Prugh, L. R. et al. 2009. The rise of the mesopredator. - Bioscience 59: 779–791.
- QGIS 2016. Las Palmas. en imprenta.
- Quiroga, V. A. et al. 2016. Puma density, habitat use and conflict with humans in the Argentine Chaco. - J. Nat. Conserv. 31: 9–15.
- R Core team 2016. R: A language and environment for statistical computing. en imprenta.
- Rickart, E. 2001. Elevational diversity gradients, biogeography and the structure of montane mammal communities in the intermountain region of North America. - Glob. Ecol. Biogeogr. 10: 77–100.
- Ripple, W. J. et al. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. - Science (80-.). 343: 1241484–8.
- Ritchie, E. G. y Johnson, C. N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. - Ecol. Lett. 12: 982–998.
- Rivera, R. 2017. Gradiente altitudinal y ecología de comunidades de pequeños roedores en la Reserva de la Biosfera Janos, Chihuahua.
- Rovero, F. et al. 2014. Estimating species richness and modelling habitat preferences of tropical forest

- mammals from camera trap data (D Russo, Ed.). - PLoS One 9: e103300.
- Rowe, R. J. 2009. Environmental and geometric drivers of small mammal diversity along elevational gradients in Utah. - *Ecography (Cop.)*. 32: 411–422.
- Rowe, R. J. y Lidgard, S. 2009. Elevational gradients and species richness: do methods change pattern perception? - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18: 163–177.
- Rowe, R. J. et al. 2015. Scale effects on the pattern and predictors of small mammal diversity along a local elevational gradient in the Great Basin. - *J. Biogeogr.* 42: 1964–1974.
- Royle, J. A. y Nichols, J. D. 2003. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. - *Ecology* 84: 777–790.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 10: 63–76.
- Schneider, G. et al. 2013. Predation rates on semi-natural grasslands depend on adjacent habitat type. - *Basic Appl. Ecol.* 14: 614–621.
- SEMARNAT 2015. Proyecto de modificación del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. - D. Of. la Fed. Cuarta Sec
- SEMARNAT y CONANP 2013. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Janos (S de MA y R Naturales y CN de ÁN Protegidas, Eds.).
- Sierra-Corona, R. et al. 2015. Black-tailed prairie dogs, cattle, and the conservation of North America's Arid Grasslands. - *PLoS One* 10: 1–15.
- Sierra Corona, R. et al. 2005. Black bear abundance, habitat use, and food habits in the Sierra San Luis, Sonora, México. - *USDA For. Serv. Proc.* 36: 444–448.
- Sinclair, A. R. E. et al. 2003. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. - *Nature* 425: 288–290.
- Smith, J. A. et al. 2015. Top carnivores increase their kill rates on prey as a response to human-induced fear. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282: 20142711.
- Smith, F. A. et al. 2016. Unraveling the consequences of the terminal Pleistocene megafauna extinction on mammal community assembly. - *Ecography (Cop.)*. 39: 223–239.
- Smith, J. A. et al. 2017. Fear of the human “super predator” reduces feeding time in large carnivores. - *Proc. R. Soc. B* en imprenta.
- Soulé, M. E. et al. 1988. Re-constructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. - *Conserv. Biol.* 2: 75–91.
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. - *Am. Nat.* 140: 893–911.
- Terborgh, J. et al. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. - *Science (80-.)*. 294: 1923–1926.
- Tobler, M. W. et al. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. - *Anim. Conserv.* 11: 169–178.
- Tobler, M. W. et al. 2015. Spatiotemporal hierarchical modelling of species richness and occupancy using camera trap data. - *J. Appl. Ecol.* 52: 413–421.
- Treves, A. y Karanth, K. U. 2003. Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. - *Conserv. Biol.* 17: 1491–1499.
- Treves, A. et al. 2006. Co-Managing Human–Wildlife Conflicts: A Review. - *Hum. Dimens. Wildl.* 11: 383–396.
- Tscharntke, T. et al. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. - *Biol. Rev.* 87: 661–685.
- Van Devender, T. R. et al. 2013. Biodiversity in the Madrean Archipelago of Sonora, Mexico. - *USDA For. Serv. Proc. RMRS-P-67*: 10–16.
- Virapongse, A. et al. 2016. A social-ecological systems approach for environmental management. en imprenta.
- Wallach, A. D. et al. 2015. What is an apex predator? - *Oikos* 124: 1453–1461.
- Wang, Y. et al. 2015. Mesopredator spatial and temporal responses to large predators and human development in the Santa Cruz Mountains of California. - *Biol. Conserv.* 190: 23–33.
- Wang, Y. et al. 2017. Residential development alters behavior, movement, and energetics in an apex

- predator, the puma. - PLoS ONE 12: 1–17.
- Wittemyer, G. et al. 2008. Accelerated human population growth at protected area edges. - *Science* (80-). 321: 123–6.
- Wolf, C. y Ripple, W. J. 2017. Range contractions of the world's large carnivores. - *R. Soc. Open Sci.* 4: 170052.
- Wu, Y. et al. 2013. What drives the species richness patterns of non-volant small mammals along a subtropical elevational gradient? - *Ecography (Cop.)*. 36: 185–196.

Material suplementario



S1 Figura 1. Riqueza de especies observada (punto rojo) y extrapolada (línea punteada) de los carnívoros en la Reserva de la Biosfera Janos, Chihuahua, México. Se muestra el número acumulado de especies (riqueza de especies, $n = 12$) registradas con las 30 trampas cámara después de 144 semanas de muestreo. Se obtuvo el intervalo de confianza al 95% (región sombreada) por el método de *bootstrap* con 1000 réplicas. (A). Se completó la cobertura de la muestra ($C_{\text{muestra}}(t) = 1$) aproximadamente en la 99^{va} semana de monitoreo (B).

S1 Tabla 1. Modelos del uso del hábitat mejor posicionados de los carnívoros en la Reserva de la Biosfera Janos, México. Las covariables de abundancia (N), se refieren al índice de rugosidad del terreno (Rugo), cobertura forestal (ForCov), proporción de bosque de encino/pino (OakPine) y proporción de vegetación secundaria (VegSec). Para la detectabilidad (p), se refiere a la constante (.) y al número de días que las trampas cámara estuvieron activas durante el monitoreo (Semanas).

Especies	Orden	Modelo	AICc	Δ AICc	w_i	g.l.
<i>Ursus americanus</i>	1	$N(\text{OakPine}_{75} + \text{VegSec}_{600}); p(\text{Semanas})$	1424.2	0.000	0.26	5
	2	$N(\text{ForCov}_{25} + \text{OakPine}_{75} + \text{VegSec}_{600}); p(\text{Semanas})$	1424.2	0.004	0.26	6
	3	$N(\text{Rugo}_{600} + \text{ForCov}_{25} + \text{OakPine}_{75} + \text{VegSec}_{600}); p(\text{Semanas})$	1425.3	1.032	0.16	7
	4	$N(\text{Rugo}_{600} + \text{OakPine}_{75} + \text{VegSec}_{600}); p(\text{Semanas})$	1425.6	1.355	0.13	6
	5	$N(\text{Rugo}_{600} + \text{ForCov}_{25} + \text{VegSec}_{600}); p(\text{Semanas})$	1426.5	2.293	0.08	6
	6	$N(\text{ForCov}_{25} + \text{VegSec}_{600}); p(\text{Semanas})$	1427.9	3.683	0.04	5
	Nulo	$N(.); p(.)$	1631.4	207.154	0.00	2
<i>Puma concolor</i>	1	$N(\text{Rugo}_{600} + \text{ForCov}_{150}); p(\text{Semanas})$	1017.6	0.000	0.32	5
	2	$N(\text{Rugo}_{600} + \text{ForCov}_{150} + \text{VegSec}_{150}); p(\text{Semanas})$	1017.8	0.153	0.29	6
	3	$N(\text{Rugo}_{600}); p(\text{Semanas})$	1019.9	2.286	0.10	4
	4	$N(\text{Rugo}_{600} + \text{ForCov}_{150} + \text{OakPine}_{150} + \text{VegSec}_{150}); p(\text{Semanas})$	1020.6	2.975	0.07	7
	5	$N(\text{Rugo}_{600} + \text{ForCov}_{150} + \text{OakPine}_{150}); p(\text{Semanas})$	1020.6	2.998	0.07	6
	6	$N(\text{Rugo}_{600} + \text{ForCov}_{150}); p(\text{Semanas})$	1021.3	3.693	0.05	5
	Nulo	$N(.); p(.)$	1134.3	116.667	0.00	2
<i>Lynx rufus</i>	1	$N(\text{OakPine}_{150}); p(\text{Semanas})$	1065.6	0.000	0.22	4
	2	$N(\text{ForCov}_{150} + \text{OakPine}_{150}); p(\text{Semanas})$	1066.6	0.942	0.14	5
	3	$N(\text{VegSec}_{450}); p(\text{Semanas})$	1066.7	1.075	0.13	4
	4	$N(\text{OakPine}_{150} + \text{VegSec}_{450}); p(\text{Semanas})$	1066.7	1.098	0.13	5
	5	$N(.); p(\text{Semanas})$	1068.1	2.443	0.06	3
	6	$N(\text{ForCov}_{150}); p(\text{Semanas})$	1068.4	2.804	0.05	4
	7	$N(\text{Rugo}_{150} + \text{OakPine}_{150}); p(\text{Semanas})$	1068.4	2.811	0.05	5
	8	$N(\text{ForCov}_{150} + \text{OakPine}_{150} + \text{VegSec}_{450}); p(\text{Semanas})$	1069.0	3.419	0.04	6
	9	$N(\text{ForCov}_{150} + \text{VegSec}_{450}); p(\text{Semanas})$	1069.1	3.536	0.04	5
	10	$N(\text{Rugo}_{150} + \text{VegSec}_{450}); p(\text{Semanas})$	1069.2	3.610	0.04	5
	11	$N(\text{Rugo}_{150} + \text{OakPine}_{150} + \text{VegSec}_{600}); p(\text{Semanas})$	1069.5	3.851	0.03	6
	12	$N(\text{Rugo}_{150} + \text{ForCov}_{25} + \text{OakPine}_{150}); p(\text{Semanas})$	1069.5	3.903	0.03	6
Nulo	$N(.); p(.)$	1136.0	70.421	0.00	2	
<i>Nasua narica</i>	1	$N(\text{Rugo}_{300} + \text{ForCov}_{25}); p(\text{Semanas})$	1096.5	0.000	0.53	5
	2	$N(\text{Rugo}_{300} + \text{ForCov}_{25} + \text{OakPine}_{150}); p(\text{Semanas})$	1098.8	2.329	0.17	6
	3	$N(\text{Rugo}_{300} + \text{ForCov}_{25} + \text{VegSec}_{25}); p(\text{Semanas})$	1099.6	3.111	0.11	6
	4	$N(\text{Rugo}_{300}); p(\text{Semanas})$	1100.4	3.934	0.07	4
	Nulo	$N(.); p(.)$	1207.8	111.325	0.00	2
<i>Canis latrans</i>	1	$N(\text{Rugo}_{450} + \text{ForCov}_{75}); p(\text{Semanas})$	293.8	0.000	0.51	5
	2	$N(\text{Rugo}_{450} + \text{ForCov}_{75} + \text{OakPine}_{600}); p(\text{Semanas})$	296.5	2.662	0.13	6
	3	$N(\text{Rugo}_{450} + \text{ForCov}_{75} + \text{SecVeg}_{25}); p(\text{Semanas})$	296.5	2.693	0.13	6
	4	$N(\text{Rugo}_{450}); p(\text{Semanas})$	297.4	3.519	0.09	4
	Nulo	$N(.); p(.)$	353.1	59.279	0.00	2

