



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**ECOLOGÍA**

**Influencia del paisaje en la ocupación de los mamíferos medianos y grandes en  
una selva mediana al sureste de México**

## **TESIS**

**POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**

**Landscape influence on medium and large-sized mammal's occupancy in a medium rainforest  
of southeast Mexico**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**GINA MARCELA QUINTERO GIL**

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

**COMITÉ TUTOR: Dr. José Jaime Zúñiga Vega**  
Facultad de Ciencias, UNAM

**Dra. Livia León Paniagua**  
Facultad de Ciencias, UNAM

**TUTOR INVITADO: Dr. José F. González Maya**

**CD. MX. AGOSTO, 2019**



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**

**Influencia del paisaje en la ocupación de los mamíferos medianos y grandes en  
una selva mediana al sureste de México**

## **TESIS**

**POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**

**Landscape influence on medium and large-sized mammal's occupancy in a medium rainforest  
of southeast Mexico**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**GINA MARCELA QUINTERO GIL**

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

**COMITÉ TUTOR: Dr. José Jaime Zúñiga Vega**  
Facultad de Ciencias, UNAM

**Dra. Livia León Paniagua**  
Facultad de Ciencias, UNAM

**TUTOR INVITADO: Dr. José F. González Maya**

**MÉXICO, CD. MX. AGOSTO, 2019**

OFICIO CPCB/789/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

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

Me permito informar a usted, que el Biología Experimental y Biomedicina, en su sesión ordinaria del día 27 de mayo de 2019, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de Ecología, de la alumna **QUINTERO GIL GINA MARCELA** con número de cuenta: **517494491**, por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico**, con la tesis titulada: "Landscape influence on médium and large-sized mammal's occupancy in médium rainforest of Southeast Mexico", producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: "**INFLUENCIA DEL PAISAJE EN LA OCUPACIÓN DE LOS MAMIFEROS MEDIANOS Y GRANDES EN UNA SELVA MEDIANA AL SURESTE DE MÉXICO**", bajo la dirección del **DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente:	DRA. ELLA GLORIA VÁZQUE DOMÍNGUEZ
Vocal:	DR. DAVID VALENZUELA GALVÁN
Secretario:	DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
Suplente:	DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Suplente	DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA

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

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a. 22 de julio de 2019

**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
COORDINADOR DEL PROGRAMA



**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**UNIDAD DE POSGRADO**

Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX  
Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## **Agradecimientos institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por contribuir con mi proceso de formación personal y académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento brindado para estudiar el posgrado (CVU 517494491).

Al apoyo PAEP que recibí para asistir a un evento científico donde pude socializar los resultados de mi investigación.

A la Alianza WWF Fundación Telmex-Telcel y el proyecto BBVA Bancomer por su financiamiento a través del proyecto ECO IE-483 “Premio Fundación BBVA Biodiversidad”, por medio del cual recibí apoyo para el trabajo de campo.

A mi tutor el Dr. Gerardo Ceballos por su asesoría en el desarrollo de mi proyecto y apoyo incondicional para culminar con éxito la maestría.

A los miembros de mi comité tutorial la Dra. Livia León Paniagua, el Dr. Jaime Zúñiga Vega y a mi tutor invitado el Dr. José F. González Maya.

## **Agradecimientos personales**

Agradezco inicialmente por la oportunidad de venir desde mi país a continuar mi formación académica rodeada de respetables investigadores y amigos, cada encuentro me ha dejado innumerables enseñanzas para la vida.

Un especial agradecimiento al Dr. Jaime Zúñiga Vega, cuyo aporte intelectual fue fundamental para este escrito, por sus consejos personales y profesionales.

A mi colega y amigo el Dr. José F. González Maya, quien ha sido incondicional en mi proceso de formación académico y ha creído siempre en mis capacidades para hacer ciencia.

A los miembros de mi jurado la Dra. Ella Vázquez Domínguez, la Dra. Tania Escalante Espinosa, el Dr. David Valenzuela Galván, el Dr. Jaime Zúñiga Vega y el Dr. Enrique Martínez Meyer por su apoyo y comentarios.

A mis compañeros de campo el Biól. Carlos Cruz, el Dr. Eduardo Ponce, el M. en C. Jesús Pacheco y el Dr. Heliot Zarza, con quienes compartí diversas experiencias en la selva maya en medio de mosquitos, humedad y noches estrelladas.

A Francisco Zavala y Marcos López por su calidez, por enseñarme a conocer el campo, apoyarme con el trabajo pesado y compartirme historias y enseñanzas de la selva.

Al Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre por brindarme un ambiente académico rodeado de profesionales y amigos a quienes admiro profundamente. Al M. en C. Jesús Pacheco y la M. en C. Yolanda Domínguez por su apoyo logístico y administrativo.

A Erika Rodríguez del posgrado, por sus rescates y colaboración con los trámites burocráticos.

A mis compañeros Julyo Espinosa y Eliza Grzybowska con quienes compartí cervezas, seminarios y estrés, mientras gozamos el proceso de la maestría.

A Sharon y Gibran Aguilar por brindarme un hogar cuando estuve lejos de casa, por apoyarme en mis decisiones y darme atinados consejos, por ser mi familia mexicana.

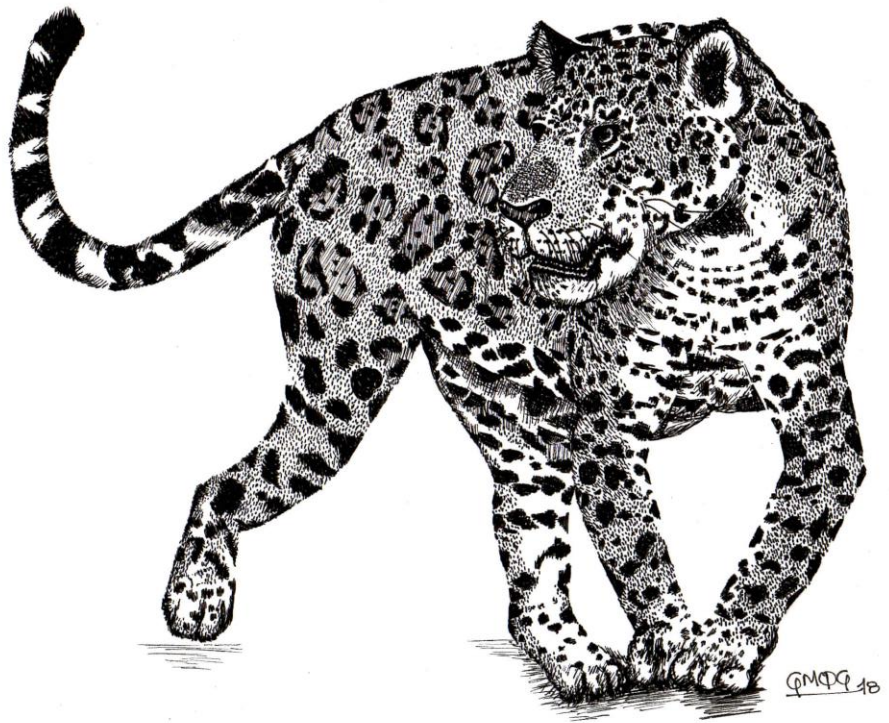
A mis padres Gladis y Ramon, por dejarme mirar a través de ellos, por enseñarme a ser independiente, a perseguir mis sueños, a vivir mis pasiones y convicciones.

A mis hermanas, a quienes considero mis grandes amigas y compañeras de vida.

A todas las personas que han nutrido mi vida con su compañía y me han llenado de su buena vibra.

A mis nuevos amigos, a México, el mezcal y los paisajes de ensueño.





# Índice

<b>Resumen</b> .....	10
<b>Abstract</b> .....	11
<b>Introducción</b> .....	12
<b>Artículo</b> .....	17
<b>Discusión y conclusiones</b> .....	51
<b>Literatura citada</b> .....	60

## Resumen

El sureste de México mantiene uno de los macizos forestales más importantes para la conectividad en Mesoamérica. Sin embargo, la región ha sufrido procesos de intervención que ha generado la inclusión de elementos antrópicos en los paisajes naturales originales. Para evaluar las respuestas de los mamíferos a los cambios del paisaje, se analizó el efecto de variables naturales y antrópicas para estimar la probabilidad de detección y de ocupación de 11 especies. El trabajo de campo se llevó a cabo de abril a noviembre de 2017 usando cámaras trampa para el registro de mamíferos durante la temporada de secas y de lluvias. Los modelos más informativos revelaron que los predictores antrópicos que impactan negativamente la ocupación de especies como *Dasyprocta punctata*, *Mazama temama*, *Mazama pandora*, *Pecari tajacu* y *Puma concolor*, son la distancia a la vía de acceso y la cercanía a zonas de cultivo y pastizales. Mientras tanto, especies como el *Cuniculus paca*, *Leopardus pardalis*, *Tapirus bairdii* y *Urocyon cinereoargenteus*, mostraron respuestas tanto positivas como negativas frente a covariables ambientales como la presencia de zonas de inundación y cuerpos de agua. Nuestros resultados proporcionan una aproximación al potencial de conservación de la zona y nos ayuda a identificar las especies que son más sensibles a la perturbación antrópica. Se proponen los métodos utilizados como una herramienta para la planificación y el monitoreo de áreas de conservación voluntaria a escala regional, las cuales ofrecen una oportunidad para la conservación de la biodiversidad ante la rápida expansión de las poblaciones humanas en el sureste del país.

## Abstract

Southeast Mexico has one of the most important forest corridors for connectivity across Mesoamerica. However, the region has been continuously disturbed by human intervention that led to the inclusion of anthropic elements to the natural landscapes. In order to evaluate the mammal's responses to this landscape changes, this study assessed the detection probability and occupancy patterns of 11 mammal species including the effect of key environmental and anthropic covariates. Fieldwork was carried out between August and November 2017, ensuring dry and wet seasons were surveyed. The more informative models revealed that the anthropic predictors which have a greater negative impact on the occupancy of species like *Dasyprocta punctata*, *Mazama temama*, *Mazama pandora*, *Pecari tajacu* and *Puma concolor*, are distance to access roads, and proximity to artificial covers. Despite this, species like *Cuniculus paca*, *Leopardus pardalis*, *Tapirus bairdii* and *Urocyon cinereoargenteus* showed positive and negative responses to environmental covariates such as distance to water bodies and temporary flood areas. Our results contribute to the assessment of the conservation potential within the study area, and also helps identify the most sensitive species to anthropic disturbances. We propose this methodology as a planning and monitoring tool for the voluntary conservation areas management at a regional scale, which must be included as part of the strategy to address the challenge of rapid human population expansion in the Southeast of the country.

# Introducción

El paisaje puede definirse como la imagen de un territorio desde el punto de vista escénico, es decir, se interpreta el paisaje como el aspecto visual físico o artístico que configura un espacio geográfico (Covarrubias Villa *et al.* 2017). El grado y complejidad de interacción entre factores como el clima, la geomorfología, la hidrología, los suelos, la vegetación y las sociedades humanas, les confiere a los paisajes rasgos distintivos tanto en la cobertura vegetal y la fauna que albergan como en los procesos ecológicos y poblacionales que ocurren a escala local (Turner *et al.* 2001; McAlpine *et al.* 2015; Armenteras y Vargas 2016).

Los paisajes terrestres evolucionan continuamente en una trayectoria más o menos caótico y reflejan las necesidades sociales y económicas de una sociedad en particular en un momento dado (Antrop 2006). La historia registra no solo cambios graduales a nivel paisajístico, sino muchas transformaciones repentinas y completas causadas por la perturbación natural y la acción humana (Armenteras y Vargas 2016). Sin embargo, los principales conductores de cambio en los paisajes contemporáneos son consecuencia del crecimiento de la población, las actividades agropecuarias y la expansión de las zonas urbanas (Hansen *et al.* 2013).

Este asunto no es trivial, principalmente en países tropicales donde la pérdida de hábitat tiene diferentes gradientes en cuanto a intensidad y extensión (Urquiza-Haas *et al.* 2009; Hansen *et al.* 2013). En el Neotrópico, la rápida conversión de selvas tropicales a paisajes agrícolas y ganaderos ha significado el aislamiento, disminución e incluso la desaparición de muchas poblaciones de vertebrados (Estrada *et al.* 1994). Para México la situación no

es distinta, especialmente en la región sureste del país donde se ha concentrado la mayor parte de la deforestación para el desarrollo de actividades económicas (INECC 1999; Aide *et al.* 2013).

A pesar del gran cambio ambiental que ha sufrido esta región del país, se cuenta con un sistema de Áreas Naturales Protegidas (ANPs) federales y estatales que resguardan 95,175 ha y 1,391,887 ha, respectivamente de selva y manglares en la región (Bezaury-Creel y Gutiérrez-Carbonell 2009; CONABIO 2015). Además de las ANPs se han desarrollado nuevos esquemas de conservación como son las reservas privadas o ejidales, destinadas al mantenimiento de la biodiversidad y de los procesos ecosistémicos (Bezaury-Creel y Gutiérrez-Carbonell 2009), las cuales toman en consideración que aún se mantienen grandes extensiones forestales de propiedad ejidal que permanecen en buen estado de conservación (Boege 1995).

En vista de que la región del sureste de México mantiene un mosaico de paisajes conservados que se mezclan con regiones altamente perturbadas y deforestadas, es preciso entender las respuestas de la biodiversidad a esta heterogeneidad espacial, lo cual se esperaría que fuera diferente para cada grupo biológico (Holland *et al.* 2004). Para los mamíferos silvestres, la literatura indica que es un grupo altamente vulnerable a la pérdida de hábitat por el cambio en el uso del suelo y la fragmentación (Estrada *et al.* 1994; Umetsu *et al.* 2008; Thornton *et al.* 2011; Garmendia *et al.* 2013), en especial aquellas especies con rangos de hogar amplios y ciclos de vida longevos (Morris *et al.* 2008).

Este grupo de vertebrados posee una gran importancia en términos ecosistémicos y está involucrado en procesos relacionados con el reciclaje de nutrientes, la herbivoría, la

renovación de plántulas en el bosque, la polinización, la dispersión de semillas y el control de herbívoros, entre otras funciones (Rumiz 2010). Sin embargo, constituyen uno de los grupos faunísticos más afectados y vulnerables a la extinción, debido principalmente a la fragmentación de sus hábitats y el comercio de pieles y/o animales silvestres (Schipper *et al.* 2008).

Aunque se han hecho avances en el conocimiento de algunas especies de mamíferos a nivel regional, aún es necesario entender como la selección y ocupación de los hábitats está influenciada tanto por los requerimientos biológicos de las especies como por el arreglo espacial de los elementos del paisaje que ocupan (Morrison *et al.* 2006). Para esto, se hace necesario considerar el impacto combinado de los componentes naturales y antropogénicos que operan a diferentes escalas del paisaje (Urquiza-Haas *et al.* 2009; Lyra-Jorge *et al.* 2010).

En este sentido, los modelos de ocupación son una herramienta de planificación que ofrece información objetiva para la identificación de áreas de importancia para la conservación mediante la interpretación visual de mapas predictivos y la definición de los factores ambientales que determinan la riqueza y distribución de las especies (Royle y Nichols 2003; MacKenzie *et al.* 2006; Plata 2013). Estos modelos parten del hecho de que las especies en vida libre son difícilmente observables y en mucho de los casos, aun después de una búsqueda exhaustiva, algunas de ellas pueden no ser detectadas aun cuando están presentes (MacKenzie *et al.* 2002). Además, estiman de forma simultánea la probabilidad de ocupación ( $\psi$ ) y la probabilidad de detección ( $p$ ) de las especies con base en múltiples visitas, donde la detección se representa con "1" y la no detección con "0" (MacKenzie *et al.* 2002, 2006). Finalmente, se construyen matrices binarias para la

modelación y se correlacionan con variables de sitio, condiciones ambientales ó elementos antrópicos del paisaje para conocer sus efectos sobre la ocurrencia de las especies (Tobler *et al.* 2015).

MacKenzie *et al.* (2002) reconoce tres supuestos básicos a considerar para el desarrollo de los modelos de ocupación:

- 1) El sistema permanece cerrado a cambios demográficos en la ocupación de sitios durante el periodo de muestreo.
- 2) Las especies no son falsamente detectadas. La no detección de una especie no es evidencia de su ausencia.
- 3) La detección de una especie en un determinado sitio, es independiente de la detección en todos los demás sitios.

Desde hace algunas décadas, los modelos de ocupación han cobrado importancia debido a su aplicación para responder preguntas ecológicas relacionadas con las interacciones de la fauna con su hábitat (Nichols *et al.* 2007), además de ser una herramienta que puede ser usada para los programas de monitoreo a largo plazo y para la planificación y el manejo de especies a diferentes escalas paisajísticas (Moore y Swihart 2005; Nichols *et al.* 2008; Urquiza-Haas *et al.* 2009; Isasi-Catalá *et al.* 2016).

Ya que la región de Calakmul es una de las áreas forestales continuas más importantes del país y que las especies de mamíferos medianos y grandes depende en su mayoría de la presencia de bosques (INECC 1999), es de gran importancia generar conocimiento sobre los espacios que son potencialmente usados por estos organismos para el desarrollo de sus actividades vitales. Estas bases conceptuales son el fundamento para



evaluar el estado en el que se encuentran las poblaciones naturales y para la construcción de planes de manejo y conservación que puedan servir como referente de estudio para entender patrones y procesos ecológicos tanto en paisajes intervenidos, como en áreas naturales protegidas del sureste del país.

## Artículo

LRH: Quintero-Gil, González-Maya and Ceballos.

RRH: Medium and Large-Sized Mammal's Occupancy

### **Landscape influence on medium and large-sized mammal's occupancy in a medium rainforest of Southeast Mexico**

**Gina M. Quintero-Gil<sup>1</sup>, José F. González-Maya<sup>1,2</sup>, Gerardo Ceballos<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, México.

<sup>2</sup> ProCAT Colombia/Internacional & Sierra to Sea Institute Costa Rica, Las Alturas, Puntarenas, Costa Rica.

Received\_\_\_\_; revision accepted\_\_\_\_

## **Abstract**

Southeast Mexico has one of the most important forested habitat and corridors for connectivity across Mesoamerica. However, the region has been continuously disturbed by human intervention that led to the inclusion of anthropic elements to the natural landscapes. In order to evaluate the mammal's responses to this landscape changes, this study assessed the detection probability and occupancy patterns of 11 mammal species including the effect of key environmental and anthropic covariates. Fieldwork was carried out between April and November 2017, ensuring dry and wet seasons were surveyed. The more informative models revealed that the anthropic predictors which have a greater negative impact on the occupancy of species like *Dasyprocta punctata*, *Mazama temama*, *Mazama pandora*, *Pecari tajacu* and *Puma concolor*, are distance to access roads, and proximity to artificial covers. Despite this, species like *Cuniculus paca*, *Leopardus pardalis*, *Tapirus bairdii* and *Urocyon cinereoargenteus* showed positive and negative responses to environmental covariates such as distance to water bodies and temporary flood areas. Our results contribute to the assessment of the conservation potential within the study area, and also helps identify the most sensitive species to anthropic disturbances. We propose this methodology as a planning and monitoring tool for the voluntary conservation areas management at a regional scale, which must be included as part of the strategy to address the challenges of rapid human population expansion in the Southeast of the country.

## **Resumen**

El sureste de México mantiene uno de los hábitats forestales más importantes para la conectividad en Mesoamérica. Sin embargo, la región ha sufrido procesos de intervención que han generado la inclusión de elementos antrópicos en los paisajes naturales originales. Para evaluar las respuestas de los mamíferos a los cambios del paisaje, se analizó el efecto de variables naturales y antrópicas para estimar la probabilidad de detección y ocupación de 11 especies. El

trabajo de campo se llevó a cabo de abril a noviembre de 2017 usando cámaras trampa para el registro de mamíferos durante la temporada de secas y de lluvias. Los modelos más informativos revelaron que los predictores antrópicos que impactan negativamente la ocupación de especies como *Dasyprocta punctata*, *Mazama temama*, *Mazama pandora*, *Pecari tajacu* y *Puma concolor*, son la distancia a la vía de acceso y la cercanía a zonas de cultivo y pastizales. Mientras tanto, especies como *Cuniculus paca*, *Leopardus pardalis*, *Tapirus bairdii* y *Urocyon cinereoargenteus*, mostraron respuestas positivas y negativas frente a covariables ambientales como la presencia de zonas de inundación y cuerpos de agua. Nuestros resultados proporcionan una aproximación al potencial de conservación de la zona y nos ayuda a identificar las especies que más sensibles a la perturbación. Se proponen los métodos utilizados como una herramienta para la planificación y el monitoreo de áreas de conservación voluntaria a escala regional, las cuales ofrecen una oportunidad para la conservación de la biodiversidad ante la rápida expansión de las poblaciones humanas en el sureste del país.

*Key words:* Anthropic covariates; camera trapping; carnivores; detection probability; environmental covariates; occurrence; rodents; ungulates.

STRUCTURE AND COMPOSITION OF LANDSCAPES are determinants for ecological and population processes at a local scale (Turner *et al.* 2001; McAlpine *et al.* 2015; Armenteras and Vargas 2016). The spatial arrangement of natural and anthropogenic components, quantity or quality of available habitat, and connectivity, are some of the aspects that can have an influence on the ecological and population dynamics when the environments have been affected by human activities (Lindenmayer *et al.* 2008). How native species use landscape elements is among the most important aspects if the aim is the conservation of biodiversity (Lyra-Jorge *et al.* 2010),

especially in tropical countries where habitat loss has different gradients in terms of intensity and extension (Urquiza-Haas *et al.* 2009; Hansen *et al.* 2013; González-Maya *et al.* 2016, 2017).

Biodiversity response to landscape changes varies across taxonomic groups (Holland *et al.* 2004). Research about mammal's responses have shown that this group is highly sensitive to habitat loss triggered by land use changes and fragmentation (Estrada *et al.* 1994; Umetsu *et al.* 2008; Thornton *et al.* 2011; Garmendia *et al.* 2013), particularly those species with large habitat range and long life-cycles (Morris *et al.* 2008). Nevertheless, there's still a lot to explore about the synergic impact of environmental and anthropogenic landscape features and the spatio-temporal patterns that influence medium- and large-sized mammal's distribution and habitat occupancy (Urquiza-Haas *et al.* 2009; Lyra-Jorge *et al.* 2010; Oberosler *et al.* 2017).

Estimating site occupancy of a species is among the best indicators of species-habitat relationships (Nichols *et al.* 2007), which has been relevant for community ecology (Farris *et al.* 2016). Some efforts have been focused on the development and implementation of methods for estimating and modelling occupancy rates and its associated dynamics (MacKenzie *et al.* 2006). Such models are based on the number of visits of a given species to particular sites, where they may or may not be detected, to calculate occupied area rates based on the environmental features (MacKenzie *et al.* 2002). As a result, these approaches have allowed to identify some of the key aspects of mammal's occupancy which in turn have become an important conservation management tool at different landscape scales (Moore and Swihart 2005; Nichols *et al.* 2008; Urquiza-Haas *et al.* 2009; Isasi-Catalá *et al.* 2016).

The goal of this study was to assess the combined effect of environmental and anthropogenic covariates over medium- and large-sized mammal's occupancy rates and its detection in a Southeastern Mexican rainforest.

## **METHODS**

**STUDY AREA.** - This study was conducted in the Voluntary Conservation Destined Area (ADVC by its acronym in Spanish) of Ejido Laguna Om, located in the Othón P. Blanco municipality, Quintana Roo state (center coordinates: 18°37'59" N, 89°05'39" W). This Reserve has a total extent of 35,000-ha mostly covered by natural forest. This area serves as a corridor between two Biosphere Reserves: Calakmul and Sian Ka'an (Martínez & Galindo-Leal 2002; Fig. 1), which makes it a priority terrestrial region (Arriaga *et al.*, 2000) and one of the most important forests in Mexico (Guzmán-Soriano *et al.* 2013). Vegetation cover in the study area include Medium Semi-deciduous Forest and Low Thorny Forest (INEGI 2016). Annual average precipitation ranges from 1000 and 1300 mm (INEGI 2017a).

The overall population of the Ejidos adjacent to Reserve is about 10,000 people (CONABIO 2014) and the main economic activities include agriculture, gum and wood extraction, and extensive livestock farming (INEGI 2017a, González-Abraham *et al.* 2007, Briceño-Méndez *et al.* 2017).

**SAMPLING DESIGN AND FIELD METHODS.** -Field sampling was carried out between April and November 2017 comprising both dry (January and July) and wet (August and December) seasons. Overall, 13 permanent monitoring plots were established with a dimension of 3x3-km. Each plot was divided into nine sub-units (1 km<sup>2</sup>-each), where three sampling sites were randomly selected per plot. Camera-traps (Cuddeback E3 Black Flash) were placed in every sampling site, with a separation between sites of at least 1-km (Chávez *et al.* 2013). Total survey effort included 54 camera-trap units, each one located at sites with existing signals of mammal use (Karanth and Nichols 2002; Chávez *et al.* 2013).

The methodology applied for this study followed the Jaguar National Census (CENJAGUAR) design, which considers the fact that the spatial arrangement of all camera trap units must consider the minimum activity of an adult female jaguar (81 km<sup>2</sup>) in order to define the size of every plot, sub-units and the distance between sampling units (Chávez *et al.* 2013). In addition to this, 200x200 m plots were randomly established inside the cells, with the aim of maximize detectability for individuals with small body size and home range.

LANDSCAPE COVARIATES. - The landscape is defined as an observation window through which ecosystems or vegetation covers interacts and natural or artificial patterns are integrated (Armenteras and Vargas 2016). The landscape of the ADVC Laguna Om has a matrix dominated by medium and low forest which currently retains its water resources, vegetation covers and landforms. This is foundational for understanding the great biodiversity of this place (Briceño-Méndez *et al.* 2017). However, there are anthropic aspects which have been incorporated to the landscape and should be evaluated as a function of its impact over communities and other ecological patterns (Urquiza-Haas *et al.* 2009).

Based on such particular landscape, this study defined some predictors to estimate mammal's occupancy and detectability probabilities: (1) Distance to the main access road (DistR); (2) Distance to the closest artificial cover (DistAC); (3) Distance to water bodies (DisWB); (4) Distance to temporary flood areas (DistFA); (5) Binary covariate for the type of trail (TRAIL) where "1" are dirt trails and "0" are the trails traced by animals (Table 1). These predictors are related to those used in other mammal studies in both temperate (Erb *et al.* 2012) and tropical (Isasi-Catalá *et al.* 2016; Jordan *et al.* 2016; de la Torre *et al.* 2018; Massara *et al.* 2018) countries.

The whole landscape predictors values were estimated for each sample unit using ArcGIS 10.2 (ESRI 2013), except for the roads that were evaluated through observations during the field stage.

OCCUPANCY MODELS. -We based our analyses on a “single season” occupancy modelling approach, as suggested by McKenzie *et al.* (2002), allowing to calculate how likely a site can be occupied by any given species when its detection probability is  $<1$  (MacKenzie *et al.* 2002; MacKenzie and Royle 2005; MacKenzie *et al.* 2006). Since these models rely on a closed population assumption (MacKenzie *et al.* 2002), occupancy was estimated separately for each season assuming that there were not demographic changes in any of the analyzed populations during each survey period (Tobler *et al.* 2015).

Detectability histories were initially constructed for each species and season. Data were grouped into seven-day sampling occasions (Sarmiento *et al.* 2011); length of every sampling season was defined in order to avoid losing information when estimating detectability and not incurring in pseudoreplication problems (Oberosler *et al.* 2017). The data set used for each season, based on closed population assumption, included nine sampling occasions for the dry season, and ten sampling occasions for the wet season.

Detection histories were represented by arrays of “0” and “1”, whether the species  $i$  was detected ( $y=1$ ) or not ( $y=0$ ) in every sampling occasion at site  $j$  (MacKenzie *et al.* 2002; MacKenzie *et al.* 2006). Occupancy models were constructed for species with 20 records or more, aiming to have more precise estimates (Oberosler *et al.* 2017). Finally, 11 species were used for model estimations, belonging to three ecological groups: rodents, carnivores, and ungulates.

Occupancy was estimated for every species on every season, and models included: (1) null model ( $p(.) \Psi(.)$ ) with both constant occupancy and detectability for all sites; (2) models with variation in detectability according to covariates and an constant occupancy ( $\Psi(.)$ ); and (3) models with the



best detectability estimates and covariates combinations for occupancy (Darrah and Krementz 2010; Erb *et al.* 2012). Using Akaike's Information Criterion adjusted for small sample size (AICc) allowed to select the more competitive models (Burnham and Anderson 2002; Burnham *et al.* 2011) defined as those with the lowest AICc and  $\Delta\text{AICc} < 2$ . Finally, model averaging was used to estimate the coefficients of all selected covariates using AICc weights ( $w_i$ ) for each species and season (White *et al.* 2000). Modelling was carried out using MARK program (White *et al.* 2000).

## RESULTS

Total sampling effort was 11,556 trap/days with a total of 2,050 detections belonging to 20 species and 12 families. At species level the number of detections was heterogeneous; species such as the common opossum (*Didelphis marsupialis*), northern tamandua (*Tamandua mexicana*), nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*), jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*), margay (*Leopardus wiedii*), tayra (*Eira barbara*), racoon (*Procyon lotor*), white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) and white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) had less than ten records during the sampling period, thus were not used for model estimations.

Site occupancy and detection probability was estimated for 11 of the 20 species recorded (Table S1): two rodent species (Central American agouti *Dasyprocta punctata* and lowland paca *Cuniculus paca*), five carnivores (ocelot *Leopardus pardalis*, white-nose coati *Nasua narica*, gray fox *Urocyon cinereoargenteus*, jaguar *Panthera onca* and puma *Puma concolor*), and four ungulates (Yucatán brown brocket *Mazama pandora*, Central American red brocket *Mazama temama*, collared peccary *Pecari tajacu* and Baird's tapir *Tapirus bairdii*). The minimum number of records for modelling was not reached for white-lipped peccary for the dry season and for jaguar and gray fox during the wet season (Fig. 2; Table 2).

The arrival of the wet season influenced detection probability in most species, particularly for lowland paca, puma, and ocelot. Likewise, Baird's tapir was the only one which did not show any differences for detection probability between both seasons (Table 2). At species level, Central American agouti had the highest detection probability in both seasons ( $p=0.31$ ,  $SE=0.03$ ), while White-lipped peccary and Jaguar had the lowest values during the wet ( $p=0.05$ ,  $SE=0.02$ ) and dry season ( $p=0.05$ ,  $SE=0.02$ ; Table 2). On the other hand, the type of trail was the best predictor for detection probability in both seasons (Table 2), finding that mammals such as Yucatan brown brocket, puma and gray fox can be easily detected along dirt trails. Central American red brocket, white-lipped peccary and Baird's tapir were easily detected in the trails traced by animals inside the forest.

In general, occupancy models showed better performance for the dry than the wet season. The only exceptions were Baird's tapir and rodents which did not show any difference when comparing seasons, or showed a highest occurrence during the wet season, respectively (Table 2). At the group level, carnivores occupied the highest proportion of sites in both seasons. During the dry season, large predators had the highest occupancy probability: puma  $\Psi=0.92$  ( $SE=0.09$ ) and jaguar  $\Psi=0.91$  ( $SE=0.23$ ; Table 2). The highest occupancy values during the wet season were found for white-nose coati ( $\Psi=0.76$ ,  $SE=0.19$ ), puma ( $\Psi=0.75$ ,  $SE=0.14$ ) and ocelot ( $\Psi=0.74$ ,  $SE=0.14$ ; Table 2).

In terms of landscape covariates, five species showed significant effect of the anthropogenic landscape attributes. For species like Central American agouti, white-lipped peccary and puma the occurrence increased with the Distance to the main access road (DistR; Figs. 3B, 4E and 5B, respectively). Distance to the closest artificial cover (DistAC) was also important for species such as the Central American red brocket and puma, as both prefer to

occupy distant places from human intervention (Fig. 4C and 5A respectively) whereas Yucatán brown brocket obtained the highest occupancy rate closer to these sites (Fig. 4B).

Occupancy for remaining species were affected by landscape environmental covariates. Distance to temporary flood areas (DistFA) affects occupancy probability for Baird's tapir, which showed a high occupancy value in this zone during the wet season ( $\Psi = 0.69$ ,  $SE = 0.16$ ; Fig. 4f). However, Central American red brocket showed low occupancy probability near low areas flooded during the rains (Fig. 4D). For the dry season, these sites are drained of water, which was positive for Yucatan Brown brocket occupancy (Fig. 4A) unlike species such as white-nose coati and lowland paca that preferred to occupy sites more distant to flood lands (Fig. 5F and 3A respectively).

Distance from water bodies was also a good environmental predictor for the occupancy. The gray fox had higher occupancy probability according to proximity to permanent or temporary water bodies (Fig. 5H), while white-nose coati and ocelot showed higher occupancy as the Distance to water bodies increased (Figs. 5E and 5C respectively).

## **DISCUSSION**

Our results indicated that mammal's detectability varied between seasons and is likely not to be constant across time or space because behavioral factors, seasonality, local environmental factors, sampling design, and specific detection methods (Royle and Nichols 2003; O'Connell *et al.* 2006). Detection probability is a critical parameter that allows to understand species richness and abundance (MacKenzie and Royle 2005; MacKenzie *et al.* 2006); in this sense, having such low detections for species such as *T. mexicana*, *P. lotor* and *H. yagouaroundi* suggests that these species are not abundant in the landscape and greater efforts should be made to detect them either through increasing the sampling time or implementing different methodologies (O'Connell *et al.*

2006). At the same time, the detection/non-detection method can serve as a powerful guide for future monitoring or research efforts by establishing an information base from which scientific inferences can be made (O'connell *et al.* 2003).

For the occupancy, the results showed that mammal's occupancy is high (with more than 50% occupied area for all species, Table 2) but there are major differences among species and seasons. Like detection, occupancy was not constant in space, which has already been reported for other studies with multiple species (Royle and Nichols 2003; Bailey *et al.* 2004; O'connell *et al.* 2006).

For this study, both the probability of detection and occupation were greater for the dry season compared to the wet season (Table 2). This can be largely explained not only by environmental changes, but also fruit and water availability between both seasons, herbaceous cover representativeness (Pérez-Cortéz *et al.* 2012) and food chain interactions between and within the different trophic levels (Carrera-Treviño *et al.* 2018). In tropical rainforests there are two clearly distinguished seasons where both have two peaks of trees and shrubs flowering that coincide with the middle of the dry season and the beginning of heavy rains (Howe and Westley 1997). This phenomenon leads to a greater fruits' availability over the wet season and just a few plant species supporting the frugivorous community during the dry season (Roldan and Larrea 2003). In response to that, mammal's spatial distribution can vary, grouped into areas with resource availability during the dry season, and increased spatial distribution as resources spatial availability also increases. Due to the above, it could be attributed that some temporal patterns respond to the interactions that occur in this landscape between the different trophic levels (Carrera-Treviño *et al.* 2018).

According to our modelling covariates, data analysis revealed that occupation for five of the species was explained by presence or proximity to anthropic landscape elements, where the main predictors were the road and anthropic zones (Table 2). Studies in tropical areas (Urquiza-Haas *et*

*al.* 2009; Lyra-Jorge *et al.* 2010; Jordan *et al.* 2016) and temperate zones (Erb *et al.* 2012; Oberosler *et al.* 2017), agree that mammals' occupancy is heavily influenced by effects of human intervention in the landscapes. For the Yucatan Peninsula, Urquiza-Haas *et al.* (2009) reported that the majority of species responds in negative way to anthropic landscape elements such as density of villages and paved roads, especially carnivores such as the puma, jaguar and ocelot. In this study, it coincided that the puma showed to be sensitive to the presence of the road and of the intervened zones, which was to be expected given that the literature refers that this species prefers conserved vegetation cover sites (Chávez-Tovar and Ceballos 2014) even though it may be tolerant to intervened zones (Lyra-Jorge *et al.*, 2010). However, it is believed that when jaguar occupies landscapes with a wide forest cover, it will be less sensitive to the effects of human population density (Urquiza-Haas *et al.*, 2009), so other covariates of the habitat should be evaluated for predicting the occupancy of this carnivore and being allowed to undertake landscape management actions for its conservation.

Like the puma, species like Central American red brocket, white-lipped peccary and Central American agouti showed relationships, mostly negative, with the Distance to the closest artificial cover and the Distance to the main access road (Fig. 4C, 4E and 3B, respectively). This is because the forest is the natural habitat of these mammals and changes in plant composition, canopy cover alterations, microclimate fluctuations and other effects caused by roads and proximity to humans have a direct negative effect on these populations (Puc-Sánchez *et al.*, 2013). In addition, the presence of the road and productive areas are indicators of human presence (González-Maya *et al.* 2019), therefore likely of hunting pressure, a stressor that have affected these mammals since pre-Hispanic times (Weber 2014).

In reference to the natural variables, our analysis found that for six species the presence of such covariates significantly affected their occupancy, with the Distance to temporary flood areas

as the best predictor (Table 2). Accumulation of litterfall, fallen trunks and detritus in these lowland zones filled with water are important sources of foraging for invertebrates, mammals, birds and reptiles (Medellín *et al.*, 1998, Monsivais-Huertero *et al.* 2016). Additionally, these areas are also used by wildlife as a refuge from predators and parasites, and as resting places during the hottest hours of the day (Naranjo, 2001). Therefore, species of herbivores such as Baird's tapir and Yucatán brown brocket can find foraging and rest opportunities in the middle of the forest. Similar results were found by Pérez-Cortéz *et al.* (2012), who analyzed the influence on water availability in the presence and abundance of Baird's tapir in the Calakmul region.; these authors found that water bodies formed during the rains in the lower flooded zones are determinant for the presence of the tapir and other mammals such as the white-lipped peccary.

Given the karstic nature of the soil in the Calakmul region, rainwater seeps quickly into the soil, thus reducing the amount of permanent water bodies in this area (García-Gil 2003, Reyna-Hurtado *et al.*, 2010). It is likely that the abundance of some mammals depends on the location of the "*aguadas*" or another perennial or intermittent water bodies (García-Gil 2003). Due to this, species like the gray fox responded to the Distance to water bodies as a determinant for site occupancy. However, other carnivores such as the ocelot and white-nose coati preferred the places far from the water, which is because the requirements of this resource are lower for these species compared to other species of herbivores and omnivores (Wolff 2001). The patterns described reiterate the importance of the *aguadas* and other water bodies formed by the rains as strategic components for mammals in the region.

Since the covariates used were not good environmental predictors of some mammal's occupancy and detection, we suggest that future studies increase the sampling effort, use alternatives to camera trapping methodologies, or include other environmental predictors regarding vegetation features, fruit availability, potential refuges, vegetation hiding covers, and

other fine scale habitat aspects which were not considered in this study. It is also suggesting to develop occupancy studies at multiple-scales for understanding the ecological patterns from different perspectives and to continue with multispecies approach when planning landscape management actions (Lyra-Jorge *et al.*, 2010).

Finally, it should be noted that the results presented in this paper are important when considering the cross-effect of the covariates, since in some cases their predictive power does not seem to be relevant when evaluated individually, but they have a high significance when considering the interactions and their cumulative effect. Given the high occupancy rates of the species and the high degree of conservation in this landscape, the models implemented in this study provide an optimistic outlook for the wildlife conservation in ADVC Laguna Om and can serve as a reference to compare with more disturbed landscapes. Nevertheless, it should be considered that infrastructure, change in land cover use and agricultural intensification are recurrent problems around this and other conservation areas (Urquiza-Haas *et al.*, 2009). In order to face that situation, the official conservation status in Ejido Laguna Om offers a great opportunity to preserve forest cover, ecological processes and the wildlife communities' structure.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

A special thanks to the Universidad Nacional Autónoma de México for its support and to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) through the scholarship of Posgrado en Ciencias Biológicas awarded to GMQG (517494491). To the Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre for helping with the logistics and providing the equipment for the study. To Dra. Livia Leon Paniagua and Dr. Jaime Zúñiga Vega provided enormous support and insightful comments throughout the development of our study. We also thank the anonymous

reviewers who helped improve the manuscript. We thank the funding provided by the WWF Telmex-Telcel Foundation Alliance, the BBVA Bancomer project through the ECO IE-483 project "BBVA Foundation Biodiversity Award". We give a special thanks to the inhabitants and authorities of Ejido Laguna Om for their hospitality and support to carry out this study. We thank Francisco Zavala and Marcos López for all their knowledge and support during the field work.

## **DATA AVAILABILITY STATEMENT**

The data used in this study are archived at the Dryad Digital Repository:

## **LITERATURE CITED**

- ARMENTERAS, D., AND O. VARGAS. 2016. Patrones del paisaje y escenarios de restauración: Acercando escalas. *Acta Biológica Colombiana* 21: 229-239.
- ARRIAGA, L., ESPINOZA, J.M., AGUILAR, C., MARTÍNEZ, E., GÓMEZ L., AND E. LOA. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México, pp. 61-70. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- BAILEY, L. L., SIMONS, T. R., AND K. H. POLLOCK. 2004. Estimating site occupancy and detection probability parameters for terrestrial salamanders. *Ecological Applications* 14: 692–702.
- BRICEÑO-MÉNDEZ, M., NARANJO, E., PÉREZ-IRINEO, G., CONTRERAS-PERERA, Y., SANDOVAL-SERÉS, E., AND M. G. HIDALGO-MIHART. 2017. Richness and trophic guilds of carnivorous mammals in ejido Nuevo Becal, Calakmul, Campeche, Mexico. *Therya* 8: 145-150.
- BURNHAM, K. P., AND D. R. ANDERSON. 2002. The Critical Issue: “What Is the Best Model to Use?”. *In* Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach (2nd ed.), pp: 13-15. Springer Verlag, New York.



- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., AND K. P. HUYVAERT. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol* 65: 23-35.
- CARRERA-TREVIÑO, R., ASTUDILLO-SÁNCHEZ, C. C., GARZA-TORRES, H. A., MARTÍNEZ-GARCÍA, L., AND L. SORIA-DÍAZ. 2018. Interacciones temporales y espaciales de mesocarnívoros simpátricos en una Reserva de la Biosfera: ¿coexistencia o competencia? *Revista de Biología Tropical* 66: 996-1008.
- CHÁVEZ-TOVAR, C., AND G. CEBALLOS. 2014. Orden Carnívora: Puma. *In* CEBALLOS, G. (EDITOR). *Mammals of Mexico*, pp. 505-510. Johns Hopkins University Press, Ciudad de México, México.
- COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO). 2014. 'Población por localidad, 2010', escala: 1:1. Datos estadísticos del 2010, del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). México, D.F.  
<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- DARRAH, A. J., AND D. G. KREMENTZ. 2010. Occupancy and habitat use of the least bitten and pied-billed grebe in the Illinois and Upper Mississippi River Valleys. *Waterbirds* 33: 367–375.
- DE LA TORRE, J. A., RIVERO, M., CAMACHO, G., AND L. A. ÁLVAREZ-MÁRQUEZ. 2018. Assessing occupancy and habitat connectivity for Baird's tapir to establish conservation priorities in the Sierra Madre de Chiapas, Mexico. *Journal for Nature Conservation* 41: 16–25.
- ERB P.L., MCSHEA W.J., AND R.P. GURALNICK. 2012 Anthropogenic Influences on Macro-Level Mammal Occupancy in the Appalachian Trail Corridor. *PLoS ONE* 7: 1-10.
- ESRI. 2013. ArcGIS desktop: release 10.2. [Redlands CA].

- ESTRADA, A., COATES-ESTRADA, R., AND D. MERITT. 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *ECOGRAPHY* 17: 229-241.
- FARRIS, Z. J., KELLY, M. J., KARPANTY, S., AND F. RATELOLAHY. 2016. Patterns of spatial co-occurrence among native and exotic carnivores in north-eastern Madagascar. *Animal Conservation* 19: 189-198.
- GARCÍA-GIL, G. 2000. Vegetación y uso del suelo de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche. Escala 1:50 000. Extraído del proyecto J118 Uso actual del suelo y estado de conservación de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- GARMENDIA, A., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., ESTRADA, A., NARANJO, E. J., AND K. E. STONER. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29: 331-344.
- GONZÁLEZ-ABRAHAM, A., SCHMOOK, B., AND S. CALMÉ. 2007. Distribución espaciotemporal de las actividades extractivas en los bosques del ejido Caoba, Quintana Roo. *Investigaciones Geográficas* 62: 69-86.
- GONZÁLEZ-MAYA, J. F., J. CHACÓN, J. RACERO-CASARRUBIA, E. HUMANEZ LÓPEZ, AND A. ARIAS ALZATE. 2019. Predicting Greater Grison *Galictis vittata* presence from scarce records in the department of Cordoba, Colombia. *Small Carnivore Conservation* 57: 34-44.
- GONZÁLEZ-MAYA, J. F., E. MARTINEZ-MEYER, R. MEDELLIN, AND G. CEBALLOS. 2017. Distribution of mammal functional diversity in the Neotropical realm: Influence of land-use and extinction risk. *PLoS One* 12: e0175931.

GONZÁLEZ-MAYA, J. F., L. R. VÍQUEZ-R, A. ARIAS-ALZATE, J. L. BELANT, AND G. CEBALLOS.

2016. Spatial patterns of species richness and functional diversity in Costa Rican terrestrial mammals: implications for conservation. *Diversity and Distributions* 22: 43-56.

GUZMÁN-SORIANO, D., RETANA-GUIASCON, O., AND J. D. CÚ-VIZCARRA. 2013. Lista de los mamíferos silvestres del estado de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana* 29: 105-128.

HANSEN, M. C., POTAPOV, P. V., MOORE, R., HANCHER, M., TURUBANOVA, S. A., TYUKAVINA, A., THAU, D., STEHMAN, S. V., GOETZ, S. J., LOVELAND, T. R., KOMMAREDDY, A., EGOROV A., CHINI, L., JUSTICE, C. O., AND J. R. G. TOWNSHEND. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342: 850-853.

HOLLAND, J., BERT, D., AND L. FAHRIG. 2004. Determining the spatial scale of species response to habitat. *BioScience* 53: 227-233.

INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA (INEGI). 2016. Conjunto de datos vectoriales de uso del suelo y vegetación, escala 1:250,000 – Serie VI. Aguascalientes, México.

[http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/usv250s6gw.xml?\\_httpcache=yes&\\_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl&\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/usv250s6gw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no)

INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA (INEGI). 2017a. Anuario estadístico y geográfico de Quintana Roo 2017/Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México.

[https://www.datatur.sectur.gob.mx/ITxEF\\_Docs/QROO\\_ANUARIO\\_PDF.pdf](https://www.datatur.sectur.gob.mx/ITxEF_Docs/QROO_ANUARIO_PDF.pdf)

INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA (INEGI). 2017b. Conjunto de datos vectoriales de información topográfica escala 1:50 000 serie III. E16A63, E16A64, E16A73 y E16A74. Municipio Othón P. Blanco.

<https://www.inegi.org.mx/app/mapas/default.html?t=0150001000000000&ag=21>

- ISASI-CATALÁ, E., ACOSTA, J., ANCHANTE, A., BIANCHI, G., CARO, J., FALCONI, N., MAFFEI, L., MARTÍNEZ, J. L., AND I. GOLDSTEIN. 2016. Modelos de ocupación para el monitoreo de la efectividad de estrategias de conservación del área de conservación regional comunal Tamshiyacu Tahuayo - ACRCTT, Loreto – Perú. *Ecología Aplicada* 15: 61-68.
- JORDAN, C. A., SCHANK, C. J., URQUHART, G. R., AND A. J. DANS. 2016. Terrestrial Mammal Occupancy in the Context of Widespread Forest Loss and a Proposed Interoceanic Canal in Nicaragua's Decreasingly Remote South Caribbean Region. *PLoS ONE* 11: e0151372.
- KARANTH, K. U., AND J. D. NICHOLS (EDS.). 2002. Monitoring tigers and their prey, a manual for researchers, managers and conservationist in tropical Asia. Centre for Wildlife Studies, Bangalore, India. 193 p.
- LINDENMAYER, D., HOBBS, R. J., MONTAGUE-DRAKE, R., ALEXANDRA, J., BENNETT, A., BURGMAN, M., CALE, P., CALHOUN, A., CRAMER, V., CULLEN, P., DRISCOLL, D., FAHRIG, L., FISCHER, J., FRANKLIN, J., HAILA, Y., HUTER, M., GIBBONS, P., LAKE, S., LUCK, G., MAC GREGOR, C., MCINTYRE, S., MAC N., R., MANNING, A., MILLER, J., MOONEY, H., NOSS, R., POSSINGHAM, H., SAUNDERS, D., SCHMIEGELOW, F., SCOTT, M., SIMBERLOFF, D., SISK, T., TABOR, G., WALKER, B., WIENS, J., WOINARSKI, J., AND E. ZA VALETA. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters* 11:78-91.
- LYRA-JORGE, M. C., RIBEIRO, M. C., CIOCHETI, G., REVERBERI-TAMBOSI, L., AND V. R. PIVELLO. 2010. Influence of multi-scale landscape structure on the occurrence of carnivorous mammals in a human-modified savanna, Brazil. *European Journal of Wildlife Research* 56: 359-368.

- MACKENZIE, D. I., NICHOLS, J. D., LACHMAN, G. B., DROEGE, S., ROYLE, J. A., AND C. A. LANGTIMM. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248-2255.
- MACKENZIE, D. I., AND J. A. ROYLE. 2005. Designing efficient occupancy studies: General advice and tips on allocation of survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42: 1105-1114.
- MACKENZIE, D., NICHOLS, J., ROYLE, J., POLLOCK, K., BAILEY, L., AND J. HINES. 2006. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Academic Press 324 p.
- MARTÍNEZ, E., AND C. GALINDO-LEAL. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 7-32.
- MASSARA, R. L., DE OLIVEIRA-PASCHOAL, A. M., BAILEY, L. L., DOHERTY JR, P. F., HIRSCH, A., AND A. G. CHIARELLO. 2018. Factors influencing ocelot occupancy in Brazilian Atlantic Forest reserves. *BIOTROPICA*, 50: 125-134.
- MCALPINE, C. A., BOWEN, M. E., SMITH, G. C., GRAMOTNEV, G., SMITH, A. G., CASCIO, A. L., OULDING, W., AND M. MARON. 2015. Reptile abundance, but not species richness, increases with regrowth age and spatial extent in fragmented agricultural landscapes of Eastern Australia. *Biological Conservation* 184: 174-181.
- MEDELLÍN, R. A., GARDNER, A. L., AND M. J. ARANDA. 1998. The taxonomic status of the Yucatan brown brocket, *Mazama pandora* (Mammalia: Cervidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 111: 1-14.
- MONSIVAIS-HUERTERO, A., JIMENEZ-ESCALONA, J. C., GALEANA-PIZANA, J. M., TORRES-GOMEZ, A. C., MAGAGI, R., GOITA, K., ZEMPOALTECATL-RAMÍREZ, E., CONSTANTINO-RECILLAS, E., JUAREZ-VAZQUEZ, J. E., AND HERNANDEZ-SANCHEZ, J. C. 2016. Understanding the

dynamic of a tropical forest located in Southern Mexico using remotely sensed data. 3826-3829. International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS).  
<https://doi.org/10.1109/IGARSS.2016.7729992>

MOORE, J. E., AND R. K. SWIHART. 2005. Modeling patch occupancy by forest rodents: incorporating detectability and spatial autocorrelation with hierarchically structured data. *Journal of Wildlife Management*, 69: 933-949.

MORRIS, W. F., PFISTER, C. A., TULJAPURKAR, S., HARIDAS, C. V., BOGGS, C. L., BOYCE, M. S., BRUNA, E. M., CHURCH, D. R., COULSON, T., DOAK, D. F., FORSYTH, S., GAILLARD, J. M., HORVITZ, C. C., KALISZ, S., KENDALL, B. E., KNIGHT, T. M., LEE, C. T., AND E. S. MENGES. 2008. Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology* 89: 19-25.

NARANJO, E. 2001. El tapir en México. *Biodiversitas* 36: 1-3.

NICHOLS, J. D., HINES, J. E., MACKENZIE, D. I., SEAMANS, M. E., AND R. J. GUTIÉRREZ. 2007. Occupancy estimation and modeling with multiple states and state uncertainty. *Ecology*, 88: 1395-1400.

NICHOLS, J. D., BAILEY, L. L., O'CONNELL, A. F., TALANCY, N. W., CAMPBELL-CRANT, E. H., GILBERT, A. T., ANNAND, E. M., HUSBAND, T. P., AND J. E. HINES. 2008. Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods. *Journal of Applied Ecology* 45: 1321–1329.

OBEROSLER, V., GROFF, C., LEMMA, A., PEDRINI, P., AND F. ROVERO. 2017. The influence of human disturbance on occupancy and activity patterns of mammals in the Italian Alps from systematic camera trapping. *Mammalian Biology* 87: 50–61.

O'CONNELL, A.F., TALANCY, N. W., BAILEY, L. L., SAUER, J. R., COOK, R., PÉREZ-CORTÉZ, S., ENRÍQUEZ, P. L., SIMA-PANTI, D., REYNA-HURTADO, R., AND E. J. NARANJO. 2012.

Influencia de la disponibilidad de agua en la presencia y abundancia de *Tapirus bairdii* en la selva de Calakmul, Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 753-761.

PUC-SÁNCHEZ, J. I., DELGADO-TREJO, C., MENDOZA-RAMÍREZ, E., AND I. SAUZO-ORTUÑO. 2013. Las carreteras como una fuente de mortalidad de fauna silvestre de México. *CONABIO. Biodiversitas*, 111: 12-16.

REYNA-HURTADO, R., O'FARRIL, G., SIMA, D., ANDRADE, M., PADILLA, A., AND M. SOSA. 2010. Las Aguadas de Calakmul: Reservorios de vida silvestre y de la riqueza natural de México. *Biodiversitas* 93: 1-6.

ROLDAN, A. I., AND D. M. LARREA. 2003. Fenología de 14 especies arbóreas y zoócoras de un bosque yungeño en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 38: 125-140.

ROYLE, J., AND J. NICHOLS. 2003. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology* 84: 777-790.

SARMENTO, P.B., CRUZ, J., EIRA, C., AND C. FONSECA. 2011. Modeling the occupancy of sympatric carnivorans in a Mediterranean ecosystem. *European Journal of Wildlife Research* 57: 119-131.

THORNTON, D. H., BRANCH, L. C., AND M. E. SUNQUIST. 2011. The relative influence of habitat loss and fragmentation: Do tropical mammals meet the temperate paradigm? *Ecological Applications* 21: 2324-2333.

TOBLER, M. W., ZÚÑIGA-HARTLEY, A., CARRILLO-PERCASTEGUI, S. E., AND G. V. N. POWELL. 2015. Spatiotemporal hierarchical modelling of species richness and occupancy using camera trap data. *Journal of Applied Ecology* 52: 413-421.

- TURNER, M. G., GARDNER, R. H., AND R. V. O'NEILL. 2001. Chapter 4. Causes of Landscape Pattern. *In* Landscape ecology in theory and practice: pattern and process, pp. 73-86. Springer Verlag, New York.
- UMETSU, F., METZGER, J. P. AND R. PARDINI. 2008. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography* 31: 359-370.
- URQUIZA-HAAS, T., PERES, C. A., AND P. M. DOLMAN. 2009. Regional scale effects of human density and forest disturbance on large-bodied vertebrates throughout the Yucatán Peninsula, Mexico. *Biological Conservation* 142: 134-148.
- WEBER, M. 2014. Temazates y venados cola blanca tropicales. *In* VALDEZ, R., AND ORTEGA-S, A. (ED). *Ecología y manejo de fauna silvestre en México*, pp. 421-452. Colegio de Postgraduados, México.
- WHITE, G. C., BURNHAM, K., AND D. ANDERSON. 2000. Advanced features of program MARK. *In* Wildlife, land, and people: priorities for the 21st century. Proceedings of the second international wildlife management congress. The Wildlife Society. Bethesda, U. S. A.
- WOLFF, F. 2001. Vertebrate ecology in caatinga: A. Distribution of wildlife in relation to water. B. Diet of pumas (*Puma concolor*) and relative abundance of felids. 'MSc Dissertation'. Universidad de Missouri-St. Louis. 65 p.



## TABLES

**TABLE 1.** Landscape covariates used to evaluate and predict the occupancy ( $\Psi$ ) and detection

( $p$ ) of medium and large-sized mammals in a medium rainforest of Southeast Mexico.

Type	Variable name	Abbreviation	Description	Source
<b>Environmental</b>	Distance to water bodies	DisWB	The minimum distance (m) to the nearest water bodies	INEGI 2016
	Distance to temporary flood areas	DistFA	The nearest distance (m) to the temporary flood areas. Areas with geomorphological depression that flood during the wet season	INEGI 2016
	Distance to the main access road	DistR	Distance (m) to the main access road	INEGI 2017b
<b>Anthropic</b>	Distance to the closest artificial cover	DistAC	The minimum distance (m) to the nearest artificial cover (cultivated areas, villages and pastures)	INEGI 2016
	Type of trail	TRAIL	1= dirt trails; and 0= trails traced by animals	Field obs.

**TABLE 2.** The best occupancy models for 11 mammal species in a medium rainforest of Southeast Mexico, Quintana Roo state, Mexico. With (.) as constant parameter and (t) as a different detectability over time. AICc: Akaike Information Criterion, AICwi: AIC weights, nPars: number of parameters, ( $\Psi \pm SE$ ): estimated occupancy and standard error, ( $p \pm SE$ ): detection probability and standard error. Covariates: Distance to the main access road (DistR), Distance to the closest artificial cover (DistAC), Distance to water bodies (DisWB), Distance to temporary flood areas (DistFA) and Type of trail (TRAIL).

Group	Species	Season	Models	AICc	AICwi	nPars	( $\Psi \pm SE$ )	( $p \pm SE$ )
Rodents	<i>Cuniculus paca</i>	Dry	$\Psi(\text{DistFA})$ $p(\text{DistFA}+\text{DistR})$	178.45	0.09	5	$0.42 \pm 0.12$ $0.13$	$0.04$
		Wet	$\Psi(.) p(.)$	184.12	0.1	2	$0.64 \pm 0.19$ $0.09 \pm 0.03$	
	<i>Dasyprocta punctata</i>	Dry	$\Psi(.) p(t)$	388.85	0.38	10	$0.58 \pm 0.07$	-
		Wet	$\Psi(\text{DistR})$ $p(\text{DistAC}+\text{DistR})$	399.03	0.17	5	$0.68 \pm 0.08$ $0.31 \pm 0.03$	
Ungulates	<i>Mazama pandora</i>	Dry	$\Psi(\text{DistFA}+\text{DistAC})$ $p(\text{DistWB}+\text{TRAIL})$	229.35	0.38	6	$0.69 \pm 0.14$ $0.12 \pm 0.02$	
		Wet	$\Psi(.) p(t)$	136.35	0.38	7	$0.27 \pm 0.07$	-
	<i>Mazama temama</i>	Dry	$\Psi(\text{DistAC})$ $p(\text{DistFA}+\text{TRAIL})$	318.02	0.17	5	$0.74 \pm 0.12$ $0.14 \pm 0.03$	
		Wet	$\Psi(\text{DistFA}) p(.)$	275.5	0.12	3	$0.61 \pm 0.11$ $0.18 \pm 0.03$	
	<i>Pecari tajacu</i>	Wet	$\Psi(\text{DistR})$ $p(\text{DistWB}+\text{TRAIL})$	163.92	0.15	5	$0.73 \pm 0.15$ $0.05 \pm 0.02$	
			$\Psi(.)$ $p(\text{DistAC}+\text{DistFA})$	210.53	0.19	4	$0.61 \pm 0.15$ $0.09 \pm 0.03$	
<i>Tapirus bairdii</i>	Wet	$\Psi(\text{DistFA})$ $p(\text{DistFA}+\text{TRAIL})$	192.23	0.17	5	$0.69 \pm 0.16$ $0.09 \pm 0.02$		
		$\Psi(\text{DistAC})$ $p(\text{TRAIL}+\text{DistWB})$	355.79	0.53	5	$0.92 \pm 0.09$ $0.15 \pm 0.02$		
Carnivores	<i>Puma concolor</i>	Dry	$\Psi(\text{DistAC})$ $p(\text{TRAIL}+\text{DistWB})$	355.79	0.53	5	$0.92 \pm 0.09$ $0.15 \pm 0.02$	
		Wet	$\Psi(\text{DistR}) p(\text{TRAIL})$	241.86	0.16	4	$0.75 \pm 0.14$ $0.11 \pm 0.02$	
	<i>Panthera onca</i>	Dry	$\Psi(.) p(\text{DistR})$	201.5	0.14	3	$0.91 \pm 0.23$ $0.05 \pm 0.02$	
	<i>Leopardus pardalis</i>	Dry	$\Psi(\text{DistWB}+\text{TRAIL})$ $p(\text{DistFA}+\text{DistWB})$	265.73	0.48	6	$0.78 \pm 0.16$ $0.15 \pm 0.03$	
		Wet	$\Psi(.)$ $p(\text{DistR}+\text{DistAC})$	207.49	0.18	4	$0.74 \pm 0.14$ $0.07 \pm 0.02$	
	<i>Nasua narica</i>	Dry	$\Psi(\text{DistWB}+\text{DistFA})$ $p(\text{DistWB}+\text{DistR})$	181.65	0.12	6	$0.84 \pm 0.16$ $0.07 \pm 0.02$	

	Wet	$\Psi(\text{DistWB})$ $p(\text{DistR})$	175.09	0.16	4	$0.76 \pm 0.19$	$0.07 \pm 0.02$
<i>Urocyon</i> <i>cinereoargenteus</i>	Dry	$\Psi(\text{DistWB})$ $p(\text{DistR+TRAIL})$	183.03	0.25	5	$0.62 \pm 0.16$	$0.08 \pm 0.02$

## FIGURES LEGENDS

**FIGURE 1.** Location of the study area including landscape covariates represented, Quintana Roo state, Yucatán Peninsula, Mexico.

**FIGURE 2.** Distribution of the (A) total number of detections, (B) average detection probability ( $p$ ) and (C) average occupancy probability ( $\Psi$ ) for each species and season.

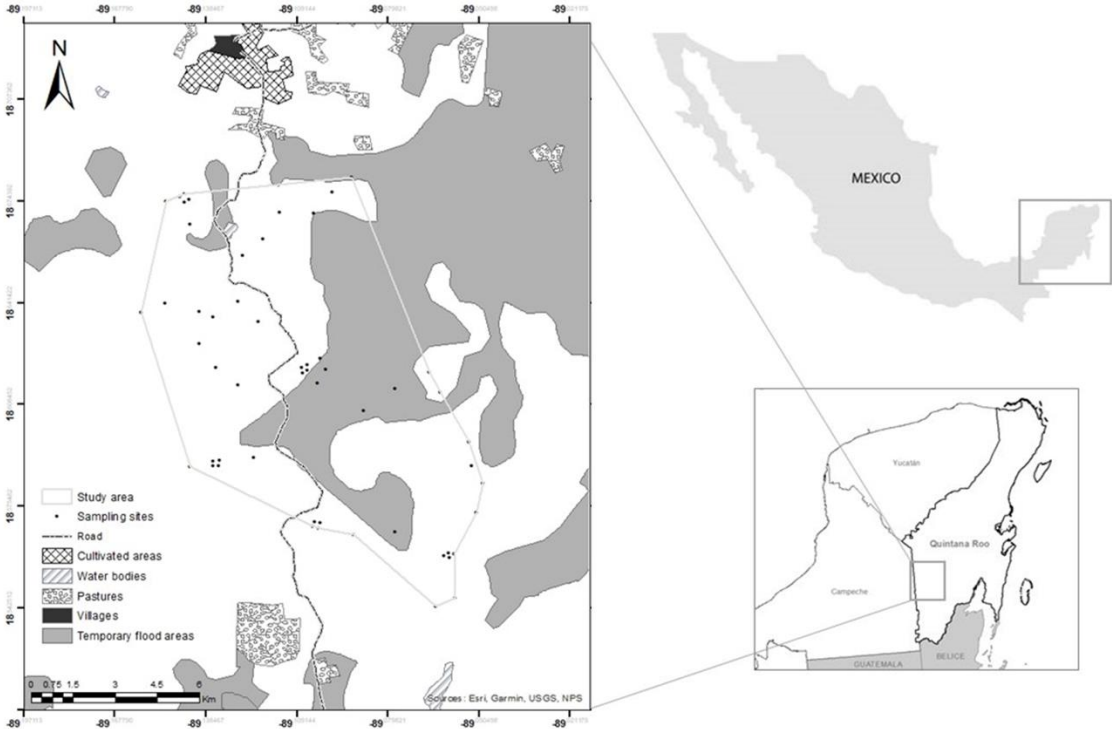
**FIGURE 3.** Predictive covariates for rodent's occupancy; (A) temporary flood areas effect on *C. paca* occupancy during dry season and (B) road effect on the *D. punctata* occupancy during wet season, Quintana Roo state, Yucatán Peninsula, Mexico.

**FIGURE 4.** Predictive covariates for ungulate's occupancy; (A) temporary flood areas and (B) artificial cover effect on *M. pandora* occupancy during dry season, (C) artificial cover effect on *M. temama* during dry season and (D) temporary flood areas effect on *M. temama* occupancy during wet season, (E) road effect on *P. tajacu* during wet season and (F) temporary flood areas effect on the *T. bairdii* occupancy during wet season, Quintana Roo state, Yucatán Peninsula, Mexico.

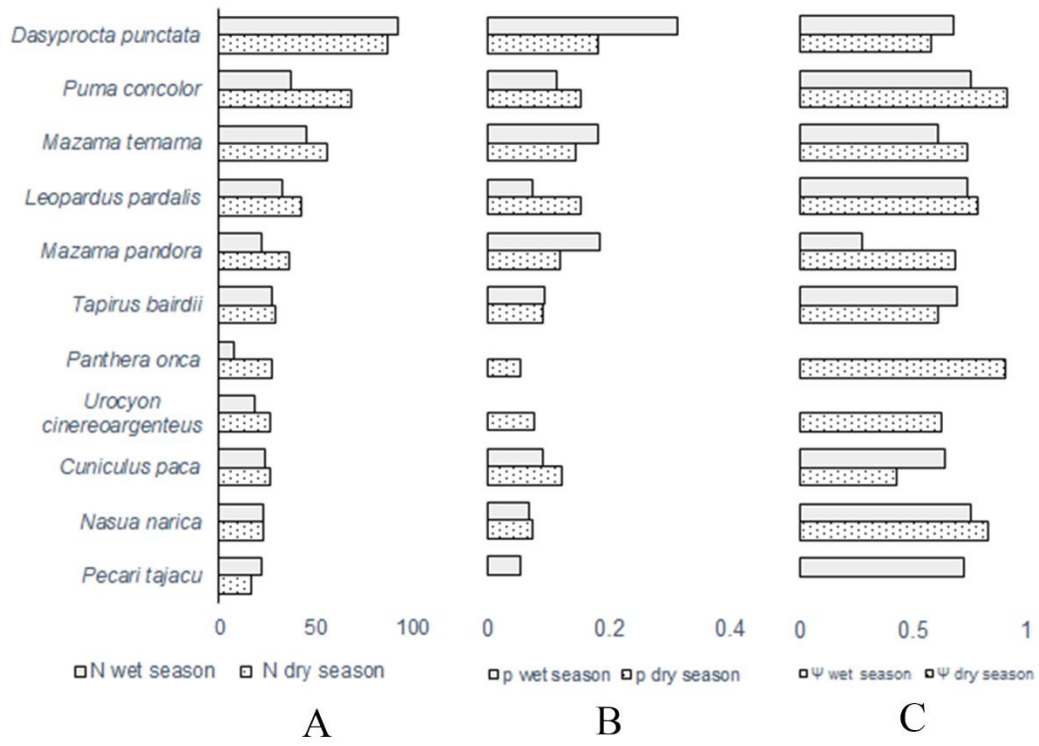
**FIGURE 5.** Predictive covariates for carnivore's occupancy. (A) Artificial cover effect on *P. concolor* during dry season and (B) road effect on *P. concolor* during wet season, (C) water bodies and (D) type of trail effect on *L. pardalis* occupancy during dry season, (E) water bodies and (F) temporary flood areas effects on *N. narica* occupancy during dry season, (G) water bodies effects on *N. narica* occupancy during wet season and (H) water bodies effect on *U. cinereoargenteus* occupancy during dry season, Quintana Roo state, Yucatán Peninsula, Mexico.

**FIGURES**

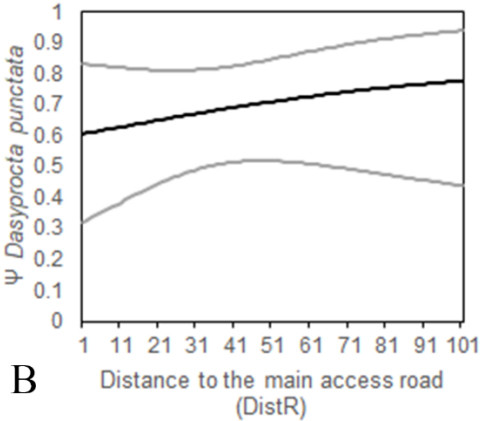
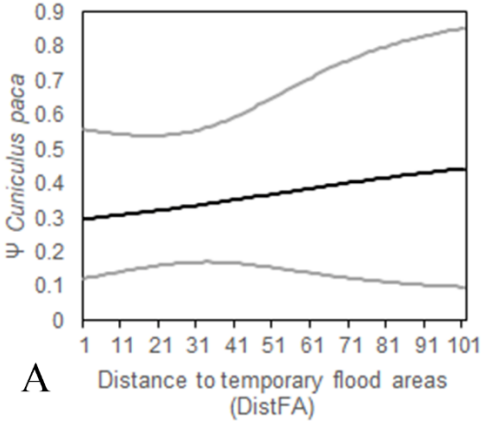
**FIGURE 1**



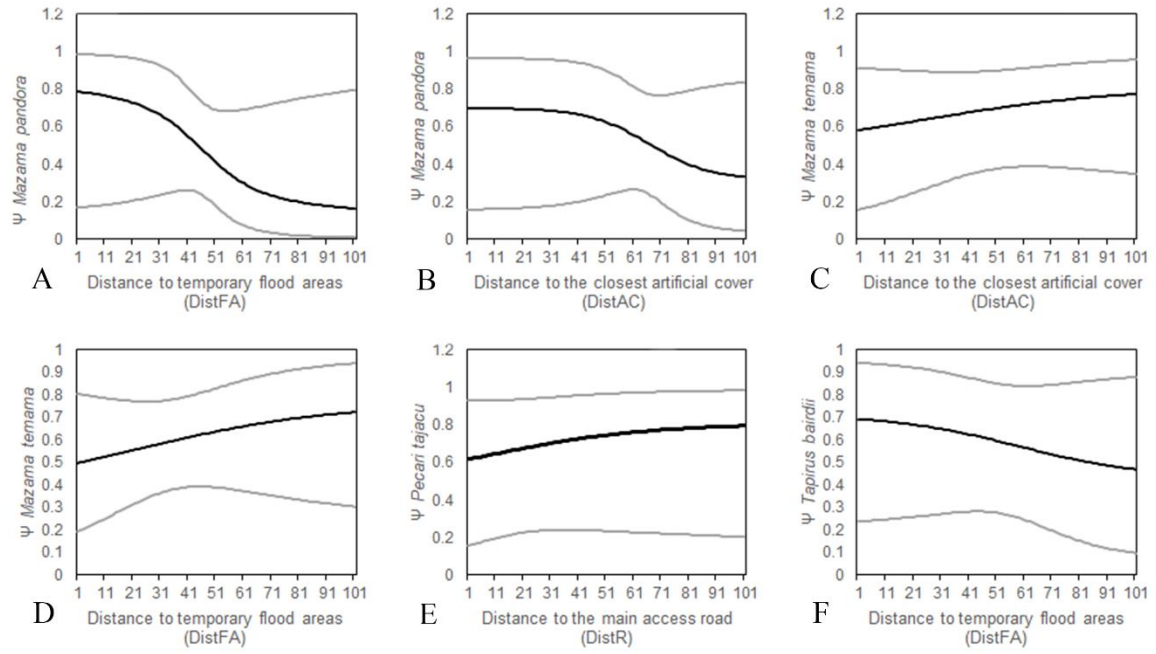
**FIGURE 2**



**FIGURE 3.**

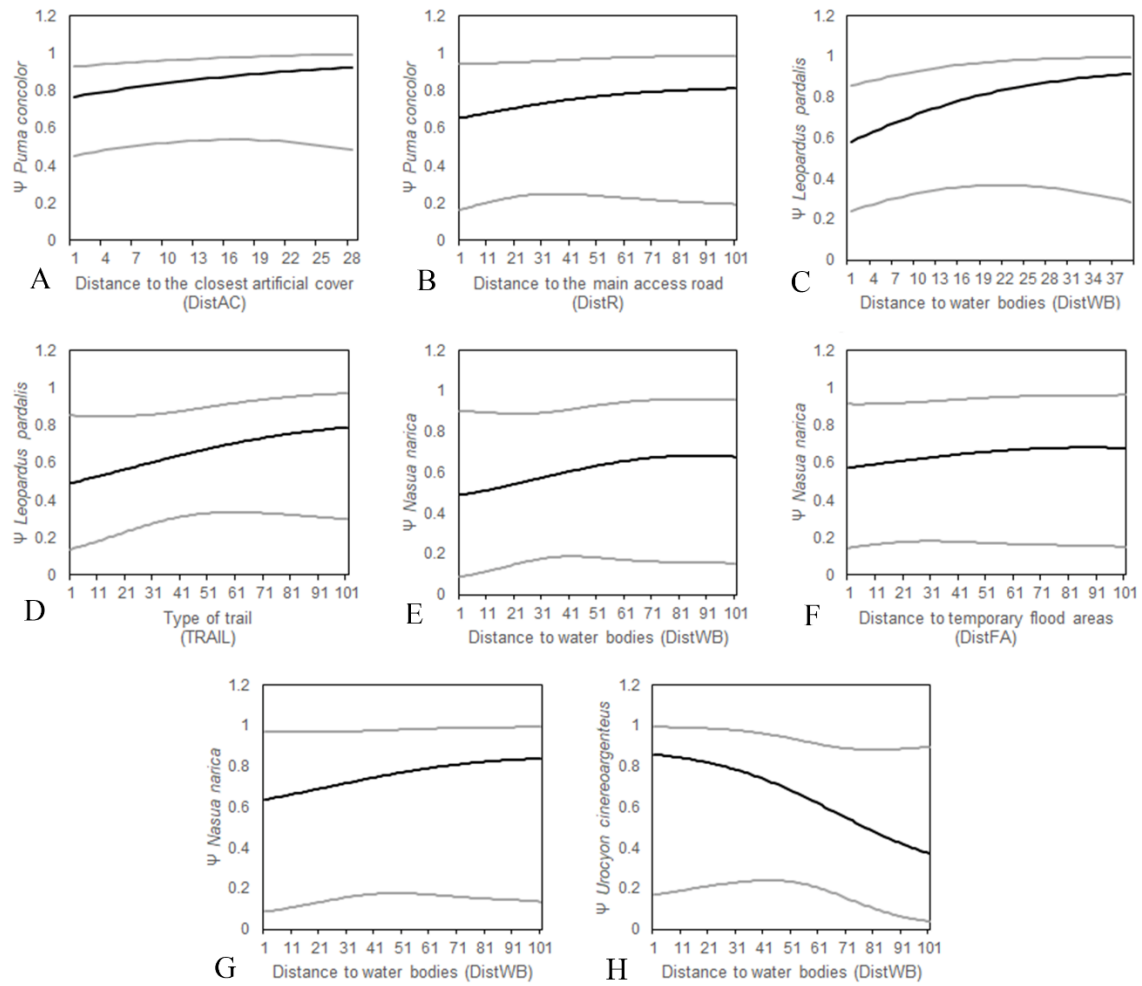


**FIGURE 4.**





**FIGURE 5.**



## **Supplementary Information**

**S1 Table.** Model selection results for single-season occupancy models that tested the effects of landscape covariates on occupancy ( $\psi$ ) and detection ( $p$ ) probabilities of 11 mammal species. For each species and for each season we present the best supported models.

**Landscape influence on medium and large-sized mammal's  
occupancy in a medium rainforest of Southeast Mexico**

Journal:	<i>Biotropica</i>
Manuscript ID	BITR-19-132
Manuscript Type:	Paper
Date Submitted by the Author:	21-May-2019
Complete List of Authors:	Quintero Gil, Gina; Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Instituto de Ecología González-Maya, José F.; The Sierra to Sea Institute - ProCAT Colombia, ; Instituto de Ecología, UNAM, Mexico, Ceballos González, Gerardo; Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Instituto de Ecología
Keywords:	Anthropic covariates, camera trapping, carnivores, detection probability, environmental covariates, occurrence, rodents, ungulates, Calakmul

## Discusión y conclusiones

Los patrones de ocurrencia de las especies dentro de un paisaje están determinados por el arreglo y la proporción de hábitats adecuados, los procesos poblacionales que se han estructurado y el contexto espacial en el que ocurren estos patrones (Moore y Swihart 2005). A nivel regional, Laguna Om se encuentra dentro de una extensión de selva natural que conserva el equilibrio de sus procesos ecológicos, favorece el mantenimiento de la biodiversidad y es clave para la conservación de los mamíferos en Centroamérica (Ramírez-Mejía y Mendoza 2010; Mendoza-Ramírez y Camargo-Sanabria 2014).

Nuestros resultados revelaron que la probabilidad de detección nunca fue igual a uno ni se mantuvo constante en el tiempo para las especies evaluadas. La incorporación de este parámetro en los modelos de ocupación es particularmente importante para acercarse tanto a la riqueza como a la abundancia de las especies, pues se ha reportado una aparente relación entre la detección y la abundancia o densidad local de individuos (MacKenzie y Royle 2005; MacKenzie *et al.* 2006; O'Connell *et al.* 2006). El método de detección/no detección es una herramienta con un buen potencial para el monitoreo de comunidades de mamíferos a largo plazo (O'Connell *et al.* 2006), además puede usarse para definir zonas prioritarias para el desarrollo de futuros muestreos y esfuerzos de investigación a nivel local.

El tipo de camino fue la covariable que mejor explicó la detección, encontrando mayores eventos en caminos de terracería para mamíferos como el venado yucateco, el puma, el jaguar, el tapir y la zorra gris; mientras que el venado temazate y el pecarí de collar tienen mayor movimiento y eventos de detección en los pequeños senderos al interior del

bosque. Estos resultados concuerdan con algunos hallazgos documentados por otros autores, pues se ha descrito que los mamíferos carnívoros y otras especies de gran tamaño prefieren moverse por caminos anchos que les facilita el marcaje de territorios y la búsqueda de alimento (Palomares *et al.* 2018). Un ejemplo de ello es el ocelote, para el cual se ha reportado una especial preferencia por moverse por caminos anchos y elegir rutas despejadas al interior del bosque (Goulart *et al.* 2009). Estas preferencias también han sido documentadas para pumas y jaguares en las selvas tropicales de México, Belice y Brasil (Palomares *et al.* 2018). Para las especies de mamíferos más pequeñas (como el temazate rojo, el serete y el tepezcuintle) ocurre lo contrario, pues el movimiento por senderos en el interior de la vegetación les facilita la evasión de depredadores, pues fuera de los caminos de terracería existe una mayor densidad de cobertura del sotobosque y, por ende, mayores posibilidades de encontrar refugios y rutas de escape (Zhou *et al.* 2013).

Con referencia a la ocupación, encontramos que la extensión forestal del ADVC Laguna Om mantiene una alta ocupación del hábitat para los mamíferos estudiados, en especial para mamíferos grandes como el jaguar, el tapir y el puma que dependen de la presencia del bosque para el desarrollo de sus actividades vitales (INECC 1999). Algunos estudios han documentado importantes efectos de la vegetación sobre la ocurrencia de especies de mamíferos (O'Connell *et al.* 2006; Erb *et al.* 2012; Plata 2013; Jordan *et al.* 2016; Armenta-Mendez *et al.* 2018). En el ADVC Laguna Om, los dos tipos de selva dominantes presentan una cobertura forestal superior al 87% según los mapas disponibles de Hansen *et al.* (Hansen *et al.* 2013), por lo cual podríamos sugerir que el mantenimiento de la

estructura de la vegetación y la cobertura original de dosel pueden ser un atributo del paisaje que favorece la ocupación de las especies de mamíferos (Gallina *et al.* 2008).

Ya que para la zona el porcentaje de cobertura forestal y el estado de conservación de la vegetación era alto en todas las unidades de muestreo, no se incluyó como una covariable para la modelación ya que se consideró un atributo homogéneo en el paisaje. Sin embargo, la revisión de registros fotográficos permitió detectar diferencias en la detección de las especies entre los tipos de vegetación existente, encontrando que los mamíferos más grandes (principalmente los carnívoros) fueron menos detectados en selva baja espinosa con respecto a la selva mediana. Esta selva presenta una alta densidad de la vegetación y no supera los 15 m de alto (Challenger y Soberón 2008), lo que se debe principalmente a la naturaleza rocosa y la ondulación del terreno que impide el crecimiento y desarrollo de árboles grandes (Pennington y Sarukhán 2005). Sumado a esto, la frecuencia de palmas y arbustos espinosos en el estrato inferior y la pérdida de follaje de una cuarta parte de los elementos arbóreos durante la temporada seca (Pennington y Sarukhán 2005) hacen de esta selva un ambiente enmarañado y difícil para el movimiento de algunas especies, en especial del puma y el jaguar que muestran preferencia por los caminos despejados al interior del bosque (Davis *et al.* 2010, Palomares *et al.* 2018).

Aunque el ADVC Laguna Om mantiene una alta ocupación por parte de las especies (con una proporción de área ocupada de más del 50% para todos los mamíferos; Tabla 2 del artículo), se encontraron diferencias importantes entre especies y temporadas, y la ocupación no fue constante en el espacio, lo cual ya ha sido reportado para otros estudios

de ocupación con múltiples especies (Royle y Nichols 2003; Bailey *et al.* 2004; O'Connell *et al.* 2006).

Para este estudio, tanto la probabilidad de detección como de ocupación fueron mayores en la temporada de secas con respecto a la de lluvias (Tabla 2 del artículo) para la mayoría de los mamíferos. Este fenómeno puede deberse a los cambios ambientales y a factores como la densidad de frutos, el porcentaje de cobertura herbácea y la disponibilidad de agua entre temporadas (Pérez-Cortéz *et al.* 2012). En los bosques tropicales con dos estaciones marcadas, ocurren dos picos de floración de árboles y arbustos que coinciden con la mitad de la estación seca y el inicio de las fuertes lluvias (Howe y Westley 1997). Este fenómeno genera una mayor disponibilidad de frutos durante los periodos más húmedos y uno de menor disponibilidad en la época seca donde sólo algunas especies de plantas mantienen a la comunidad de frugívoros (Roldan y Larrea 2003). En respuesta a esto, los mamíferos pueden cambiar sus patrones de dispersión en el paisaje, mostrando una ocupación más agregada hacia las zonas con recursos disponibles durante la temporada seca y una mayor dispersión para la época de lluvias como resultado de la fructificación de otras especies vegetales y la disponibilidad de nuevas fuentes de alimento. Las diferencias temporales en los patrones de dispersión de las especies obedecen a las interacciones que ocurren en este paisaje entre los diferentes niveles tróficos (Carrera-Treviño *et al.* 2018).

Con relación a las covariables del paisaje, los análisis revelaron que cinco de las especies explicaron su ocupación por la presencia o cercanía de elementos antrópicos del paisaje, donde los principales predictores fueron la distancia a la vía y a las zonas antrópicas (Tabla 2 en el artículo). Algunos estudios desarrollados en el trópico (Urquiza-Haas *et al.*

2009; Lyra-Jorge *et al.* 2010; Jordan *et al.* 2016) y zonas templadas (Erb *et al.* 2012; Oberosler *et al.* 2017), coinciden en que la ocupación de los mamíferos está determinada en gran medida por la influencia del hombre en los paisajes.

Para la Península de Yucatán, Urquiza-Haas *et al.* (2009) reportaron que la ocupación de la mayoría de los mamíferos responde negativamente a elementos antrópicos del paisaje como la densidad de poblados y las carreteras pavimentadas, especialmente los carnívoros como el puma, el jaguar y el ocelote. En este estudio, coincidió que el puma mostró ser sensible a la presencia de la vía y de las zonas intervenidas, lo cual era de esperarse dado que la literatura referencia que esta especie prefiere lugares con cobertura vegetal conservada (Chávez-Tovar y Ceballos 2014) aun cuando puede ser tolerante a la intervención (Lyra-Jorge *et al.* 2010). Caso contrario se encontró con el ocelote que no mostró ninguna relación con las covariables antrópicas y con el jaguar que no relacionó su ocupación con ninguna de las covariables del paisaje. Sin embargo, se cree que cuando el jaguar habita paisajes con una amplia cobertura de bosque, será menos sensible a los efectos de la densidad de población humana (Urquiza-Haas *et al.* 2009), por lo cual deben evaluarse otras covariables del hábitat para predecir su ocupación y poder emprender acciones de manejo del paisaje para su conservación.

Al igual que el puma, las especies de venado temazate, el pecarí de collar y el serete, mostraron relaciones, en su mayoría negativas, con la distancia a la vía y a zonas antrópicas. Estos mamíferos son especies más comunes al interior del bosque, por lo cual los cambios en la composición vegetal, las alteraciones en la cobertura de dosel, las fluctuaciones en el microclima y otros efectos ocasionados por las carreteras y la cercanía con los humanos los afectaría directamente (Puc-Sánchez *et al.* 2013). Además de esto,



la presencia de la carretera y de zonas productivas son indicadores de la presencia humana y, por ende, de la presión de cacería que sufren estos mamíferos en la región desde épocas prehispánicas (Weber 2014).

Por otra parte, se encontró que seis especies de mamíferos explicaron su ocupación por la presencia de covariables naturales del paisaje, donde el mejor predictor fue la distancia a las zonas de inundación (Table 2 en el artículo). En estas depresiones del terreno, la acumulación de hojarasca, troncos caídos y detritos en el agua, son fuentes importantes de forrajeo para invertebrados, mamíferos, aves y reptiles (Medellín *et al.* 1998; Monsivais-Huerta *et al.* 2016). Estas zonas también son utilizadas como refugio ante depredadores y parásitos, y como sitios de descanso durante las horas más calurosas del día (Naranjo, 2001). Es por esto, que especies de herbívoros como el tapir y el temazate gris, encuentran oportunidades para el forrajeo y el descanso en estos terrenos en medio del bosque. Resultados similares fueron encontrados por Pérez-Cortéz *et al.* (2012), quienes analizaron la influencia en la disponibilidad de agua en la presencia y abundancia del tapir en la región de Calakmul y encontraron que los cuerpos de agua formados durante las lluvias en las zonas bajas inundables son determinantes para la presencia de este y otros mamíferos en la región.

Por otro lado, De la Torre *et al.* (2017) evaluaron la ocupación para el tapir en la Sierra Madre de Chiapas y encontraron que la elevación del terreno también es un predictor importante de la ocupación de esta especie. A diferencia de nuestros resultados (donde la especie muestra preferencia por las zonas bajas inundables), en esta región los tapires prefieren ocupar los sitios que se encuentran a mayores elevaciones y con terrenos más accidentados, lo cual los autores relacionan con la presión de cacería. Vale la pena

mencionar, que en nuestra zona de estudio la presión de caza es muy baja debido a que existe la gendarmería local que se encarga de la vigilancia y el control de la caza y la tala ilegal, por lo cual la población de tapires no se ve afectada por esta presión.

Debido a la naturaleza cárstica del suelo en la región de Calakmul, el agua de la lluvia se filtra rápidamente en el suelo y, por ende, existen pocos cuerpos de agua permanente en la zona (García-Gil 2003; Reyna-Hurtado *et al.* 2010), por lo cual es probable que la abundancia de algunos mamíferos dependa de la ubicación de las “aguadas” y otros cuerpos de agua perennes e intermitentes (García-Gil 2003). Para especies como la zorra gris se encontró que la distancia a cuerpos de agua es determinante para la ocupación de sitios. Otro estudio desarrollado para esta especie en Sonora demostró que la selección de sitios también puede estar condicionada por la estación climática (teniendo una mayor ocupación durante las lluvias) y la presencia de otras especies de carnívoros simpátricos como el cacomixtle (*Bassariscus astutus*) (Armenta-Méndez *et al.* 2018).

Para otros carnívoros como el ocelote y el coatí ocurrió el efecto contrario, pues estos mamíferos aumentaron su probabilidad de ocupación conforme se alejaron de los cuerpos de agua, lo cual se debe a que los requerimientos de este recurso son menores para los carnívoros comparados con otras especies de herbívoros y omnívoros (Wolff 2001). Para estos mamíferos la ocupación puede estar también condicionada por la presencia de grandes depredadores, como se reportó en Brasil para una población de ocelotes que aumentó su ocupación en ausencia de especies como el puma y el jaguar (Massara *et al.* 2018). Los patrones encontrados para estas especies reiteran la importancia de las aguadas y otros cuerpos de agua formados por las lluvias, como componentes estratégicos para los mamíferos de la región.

Ya que para algunos mamíferos las covariables usadas no fueron buenos predictores ambientales de la ocupación y la detección, se sugiere para futuros estudios aumentar el esfuerzo de muestreo, y usar técnicas alternativas al fototrampeo que permitan aumentar la detectabilidad de las especies. Además, se sugiere incluir otros predictores ambientales relacionados con características de la vegetación, disponibilidad de frutos, refugios potenciales, coberturas de escape y otros aspectos del hábitat, con el fin de hacer análisis más finos y tener un mayor acercamiento a los patrones de ocupación de las especies, en especial para aquellos mamíferos que no encontraron buenos predictores ambientales y antropogénicos. Así mismo, es importante iniciar análisis que permitan comprender cómo las especies interactúan con el medio desde múltiples escalas espaciales, para lo cual los modelos de ocupación ofrecerán información valiosa para guiar las acciones de manejo y conservación (Lyra-Jorge *et al.* 2010).

Finalmente, cabe resaltar que los resultados presentados son importantes al momento de considerar el efecto cruzado de las covariables, pues en algunos casos su poder predictivo pareciera no ser relevante cuando se evalúan individualmente, pero tienen una alta significancia cuando se consideran las interacciones y su efecto acumulativo. Los modelos obtenidos también brindan un panorama optimista para la conservación de la vida silvestre en el paisaje del ADVC Laguna Om dado que las tasas de ocupación de las especies fueron altas y el paisaje todavía mantiene un buen de conservación. Sin embargo, se debe considerar que la infraestructura, la conversión de la tierra y la intensificación agrícola son problemas frecuentes alrededor del área de conservación (Urquiza-Haas *et al.* 2009), por lo cual la figura de protección del ADVC Laguna Om

ofrece una gran oportunidad para seguir manteniendo la cobertura boscosa, los procesos ecológicos y la estructura de las comunidades silvestres.

## Literatura citada

AIDE, T. M., CLARK, M. L., GRAU, H. R., LÓPEZ-CARR, D., LEVY, M. A., REDO, D., BONILLA-MOHENO, M., RINER, G., ANDRADE-NÚÑEZ, M. J. y MUÑIZ, M. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica*, 45: 262-271.

ANTROP, M. 2006. Sustainable landscapes: contradiction, fiction or utopia? *Landscape and Urban Planning*, 75: 187–197.

ARMENTA-MÉNDEZ, L., GALLO-REYNOSO, J. P., MACÍAS-DUARTE, A., MONTIEL-HERRERA, M. AND VILLARRUEL-SAHAGÚN, L. 2018. Ecological niche and occupation by gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*) at Las Barajitas Canyon, Sonora. *THERYA*, Vol. 9 (1): 53-60.

ARROYO-RODRÍGUEZ, V., MORENO, C. E. y GALÁN-ACEDO, C. 2017. La ecología del paisaje en México: logros, desafíos y oportunidades en las ciencias biológicas. *Revista Mexicana De Biodiversidad* 88: 42–51.

BEZAURY-CREEL, J. Y D. GUTIERREZ-CARBONELL. 2009. Áreas Naturales Protegidas y Desarrollo social en México, pp. 385-431. En: *Capital natural de México*. Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio (Dirzo, R., González, R., March, I. J., eds). CONABIO, México D.F., México.

BOEGE, E. 1995. The Calakmul Biosphere Reserve, México. Working Papers No. 13, South-South Cooperation Programme on Environmentally Sound Socio-economic Development in the Humid Tropics, UNESCO. Paris.

CHALLENGER, A., AND J. SOBERÓN. 2008. Los ecosistemas terrestres. *En* CONABIO (Ed). *Capital Natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad, pp. 87-107. México, D. F.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad CONABIO. 2015. 'Áreas Naturales Protegidas Estatales, Municipales, Ejidales y Privadas de México 2015'. Edición 1. Distrito Federal, Tlalpan.

DAVIS, L., KELLY, M. AND STAUFFER, D. F. 2010. Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal conservation*, p: 1-10.

GALLINA, S., A. GONZÁLEZ-ROMERO Y R. MANSON. 2008. Mamíferos pequeños y medianos. In *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Biodiversidad, Manejo y Conservación*. *En* MANSON, R., HERNÁNDEZ-ORTÍZ, V., GALLINA S. y MEHLTRETER, K. (Eds.). Inecol, INE, Semarnat, México, D. F. p. 161-180.

GOULART, F. V. B., CÁCERES, N. C., GRAIPEL, M. E., TORTATO, M. A., GHIZONI-JR, I. R., GUSTAVO, L. AND R. O. LIVEIRA-SANTOS. 2009. Habitat selection by large mammals in a southern Brazilian Atlantic Forest. *Mamm. Biol.* 74: 182–190.

INSTITUTO NACIONAL DE ECOLOGÍA Y CAMBIO CLIMÁTICO (INECC). 1999. Programa de manejo de la Reserva de la Biósfera Calakmul. Tlacopac, México, D.F. 277 p.

JORDAN, C. A., SCHANK, C. J., URQUHART, G. R. AND DANS, A. J. 2016. Terrestrial Mammal Occupancy in the Context of Widespread Forest Loss and a Proposed Interoceanic Canal in Nicaragua's Decreasingly Remote South Caribbean Region. *PLoS ONE* 11(3): e0151372. doi:10.1371/journal.pone.0151372

MENDOZA-RAMÍREZ, E. AND CAMARGO-SANABRIA, A. A. 2014. Interacciones entre plantas y mamíferos: un elemento clave para conservar la diversidad de las selvas. *Biodiversitas*, 115: 1-6.

PALOMARES, F., GONZÁLEZ-BORRAJO, N., CHÁVEZ, C., RUBIO, Y., VERDADE, L. M., MONSA, R., HARMSEN, B., ADRADOS, B. y ZANIN, M. 2018. Scraping marking behaviour of the largest Neotropical felids. *PeerJ*, DOI 10.7717/peerj.4983

PENNINGTON, T.D., Y J. SARUKHÁN. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies, 3a. ed. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica, México.

PLATA V.M. 2013. Ocupación y distribución potencial de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) asociada a variables ambientales en la cuenca del río San Juan, Costa Rica. 'MSc Tesis' CATIE, Turrialba, Costa Rica. 115 p.

RAMÍREZ-MEJÍA, D. AND MENDOZA, E. 2010. El papel funcional de la interacción planta-mamífero en el mantenimiento de la diversidad tropical. *Biológicas*, 12(1): 8–13.

RUMIZ D. 2010. Roles Ecológicos de los Mamíferos Medianos y Grandes. Capítulo 2. En: WALLACE, R. B., GÓMEZ, H., PORCEL, Z. R. AND RUMIZ, D. I. (Ed). Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia, pp. 53-74. Wildlife Conservation Society (WCS) y Centro de Ecología Difusión Simón I.

SCHIPPER J. J., CHANSON S., CHIOZZA F., COX N. A., HOFFMANN M., KATARIYA V., *et al.* 2008. The Status of the World's Land and Marine Mammals: Diversity, Threat, and Knowledge. *Science* 322: 225-230.

ZHOU, Y., BUESCHING, C. D., NEWMAN, C., KANEKO, Y., XIE, Z. y D. W. MACDONALD. 2013. Balancing the benefits of ecotourism and development: The effects of visitor trail-use on mammals in a Protected Area in rapidly developing China. *Biological Conservation*, 165: 18-24.