



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**Evaluación de la importancia relativa de las variables ambientales en explicar los patrones de distribución del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) a través de distintas escalas espaciales**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**Abril Alejandra Vázquez Cadena**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**Dr. Carlos Alberto Yáñez Arenas**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. Enrique Martínez Meyer**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

**Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza**  
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**Evaluación de la importancia relativa de las variables ambientales en explicar los patrones de distribución del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) a través de distintas escalas espaciales**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**Abril Alejandra Vázquez Cadena**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**Dr. Carlos Alberto Yáñez Arenas**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. Enrique Martínez Meyer**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM.

**Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza**  
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO  
OFICIO FCIE/DAIP/0213/2023  
ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **30 de enero de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **VÁZQUEZ CADENA ABRIL ALEJANDRA** con número de cuenta **312328012** con la tesis titulada **“Evaluación de la importancia relativa de las variables ambientales en explicar los patrones de distribución del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) a través de distintas escalas espaciales.”**, realizada bajo la dirección del **DR. CARLOS ALBERTO YAÑEZ ARENAS**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA**  
Vocal: **DR. GERARDO ANTONIO MARTIN MUÑOZ DE COTE**  
Vocal: **DRA. VERÓNICA FARÍAS GONZÁLEZ**  
Vocal: **DR. LUIS ALFREDO OSORIO OLVERA**  
Secretario: **DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER**

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 25 de abril de 2023

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



**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 (UNAM) por permitirme realizar mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado para poder realizar este proyecto.

Al Dr. Carlos Alberto Yáñez Arenas por la dirección y asesoría ofrecida durante la realización de mi tesis y en mi formación profesional.

Al Dr. Enrique Martínez Meyer y al Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza por sus valiosos conocimientos, su asesoría y acompañamiento.

## **Agradecimientos a título personal**

Al M. en C. Eduardo Pacheco por toda su ayuda con los análisis necesarios en la realización de este proyecto.

A los miembros del jurado por sus importantes aportaciones y sugerencias para la mejora de este trabajo:

Dr. Francisco Javier Chiappa Carrara

Dr. Gerardo Antonio Martín Muñoz de Cote

Dra. Verónica Farías González

Dr. Luis Alfredo Osorio Olvera

A mi papá, gracias por creer en mí, por todo tu sacrificio y por enseñarme el valor de la perseverancia y dedicación. Sin ti no hubiera podido conseguir lo que tengo, este logro también es tuyo.

A mis hermanos Hannia y Benjamin por estar conmigo y apoyarme sobre todo en los momentos más difíciles. Los quiero mucho.

A mis abuelos Amelia y Jorge, mis tíos Amelia, Fidel y Jorge por todo el apoyo incondicional, la confianza y el soporte que me han brindado en todo momento. Ustedes son los pilares de mi vida y mi fuente de inspiración.

A mi querido Aldo, desde que te conozco has sido una parte muy importante en mi vida y en mi formación académica. Además, eres mi mejor amigo, mi confidente y mi compañero de chismes. Gracias por toda tu paciencia, tu apoyo, tus palabras de aliento y por ayudarme siempre que te necesito.

A Adriana, mi compañera de aventuras en Mérida. El posgrado y tortugas nos juntaron y en ti, encontré una amiga muy cercana. Muchas gracias por ser parte de todo este proceso, por todas las pláticas, los consejos, la compañía y todas las atenciones que has tenido conmigo. Eres una mujer muy talentosa e increíble, te quiero mucho Agri.

A Leslie, te agradezco por estar a mi lado, aunque fuera a la distancia. Sé que siempre puedo contar contigo, así como tu conmigo.

A mis compañeros del laboratorio de Ecología Geográfica por compartir sus conocimientos, por su ayuda con los análisis, por los consejos, por todas las salidas a campo y el tiempo de esparcimiento.

***Para mi madre, Alejandra***

***"In the gardens of memory, in the palace of dreams, that is where you and I shall meet"***

***-Mad Hatter***



# Índice

RESUMEN.....	1
ABSTRACT .....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
ANTECEDENTES .....	6
Aspectos biológicos de las especies.....	6
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758).....	7
<i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771).....	9
Estudios previos de distribución y densidad poblacional.....	11
<i>Panthera onca</i> .....	12
<i>Puma concolor</i> .....	17
La escala espacial en el análisis ecológico .....	21
Modelado de nicho ecológico y distribución espacial.....	22
Espacio ecológico y espacio geográfico .....	24
Diagrama BAM .....	25
Hipótesis de ruido Eltoniano .....	26
MaxEnt.....	27
Capa de sesgo en Maxent.....	29
Evaluación de los modelos .....	31
OBJETIVOS .....	34
Objetivo General .....	34
Objetivos Particulares.....	34
MÉTODOS.....	35
Área de estudio .....	35

<b>Continente Americano</b> .....	35
<b>Provincia Biótica de la Península de Yucatán</b> .....	36
<b>Datos biológicos</b> .....	38
<b>Variables ambientales</b> .....	38
<b>Generación de la capa de sesgo</b> .....	40
<b>Generación de los modelos</b> .....	41
<b>Importancia relativa de las variables</b> .....	43
<b>RESULTADOS</b> .....	44
<b>Datos biológicos</b> .....	44
<b>Evaluación de los modelos</b> .....	45
<b>Idoneidad ambiental y distribución</b> .....	45
<b>Importancia relativa de las variables</b> .....	48
<b>DISCUSIÓN</b> .....	50
<b>CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES</b> .....	55
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	56
<b>ANEXOS</b> .....	72

## RESUMEN

La hipótesis del ruido Eltoniano establece que las interacciones bióticas operan a escalas finas y rara vez presentan efectos geográficos a escalas gruesas. En este estudio se evaluó la importancia relativa de diferentes variables ambientales para explicar los patrones de distribución del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en dos escalas espaciales: continental y regional. Se encontró que, a escala continental la variable con mayor contribución en explicar la distribución para ambas especies fue la temperatura. Por otra parte, las variables con alta importancia relativa fueron la pendiente y elevación para *P. concolor*, mientras que para *P. onca* fue la variable distancia a cuerpos de agua. En la escala regional la variable con mayor contribución para ambas especies fue la distancia a cuerpos de agua. Adicionalmente, para *P. concolor* las variables con alta importancia relativa fueron la precipitación, distancia a cuerpos de agua y elevación. Por otro lado, para *P. onca* las variables de huella humana, distancia a cuerpos de agua, elevación y biomasa aérea. Por lo tanto, la elección de las variables debería basarse en la escala y el alcance de la pregunta biológica que se aborda, ya que las conclusiones pueden contextualizarse de forma más fiables.

**Palabras clave:** *Puma concolor*, *Panthera onca*, Variables ambientales, Modelado de distribución espacial, Ruido Eltoniano, Escalas espaciales.

## ABSTRACT

The Eltonian noise hypothesis states that biotic interactions operate at fine scales and rarely exhibit geographic effects at coarse scales. This study evaluated the relative importance of different environmental variables in explaining the distribution patterns of the jaguar (*Panthera onca*) and the puma (*Puma concolor*) at two spatial scales: continental and regional. It was found that, on a continental scale, the variable with the greatest contribution in explaining the distribution for both species was temperature. On the other hand, the variables with high relative importance were the slope and elevation for *P. concolor*, while for *P. onca* it was the variable distance to bodies of water. At the regional scale, the variable with the greatest contribution for both species was the distance to bodies of water. Additionally, for *P. concolor* the variables with high relative importance were precipitation, distance to bodies of water, and elevation. On the other hand, for *P. onca* the variables of human footprint, distance to bodies of water, elevation and aerial biomass. Therefore, the choice of variables should be based on the scale and scope of the biological question being addressed, as the findings can be more reliably contextualized.

**Keywords:** *Puma concolor*, *Panthera onca*, Environmental variables, Spatial distribution modelling, Eltonian noise, Spatial scales.

# INTRODUCCIÓN

El jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) son las únicas especies de grandes felinos que se distribuyen en el continente americano (Currier, 1983; Seymour, 1989). La presencia de estos grandes depredadores es un indicador de que los ecosistemas están razonablemente bien conservados ya que, regulan la densidad poblacional de las especies que forman parte de su dieta (Beck *et al.*, 2005) e indirectamente repercuten en el consumo de la vegetación del sitio (Yara-Ortiz *et al.*, 2009). Además, la permanencia de los felinos en su ambiente natural está ligada al bienestar humano puesto que se mantienen los servicios ambientales que estas áreas naturales proveen al ser humano. Es por esto que en las últimas décadas se han generado importantes esfuerzos para asegurar su protección, lo cual al mismo tiempo ayuda a la conservación de otras especies que cohabitan con ellos (Ceballos *et al.*, 2010).

Al igual que otros grandes carnívoros, el puma y jaguar requieren extensiones enormes de territorio para mantener sus poblaciones con suficientes individuos para ser viables a futuro (Ceballos *et al.*, 2010). Actualmente existen múltiples programas de conservación a nivel local y regional para estas dos especies (e. g., Quigley y Crawshaw Jr, 1992; Thorne *et al.*, 2006; Rosas-Rosas y Valdez, 2010; Ceballos *et al.*, 2018; WWF, 2020). Lo anterior pone de manifiesto que las investigaciones científicas que analicen aspectos biológicos y ecológicos clave para generar estrategias adecuadas para su conservación requieren considerar diferentes escalas espaciales. Asimismo, la relación entre la presencia de una especie y las variables ambientales depende de la escala (Rödder y Lötters, 2009).

No obstante, la mayoría de los estudios sobre distribución y/o parámetros demográficos del jaguar (Ortega-Huerta y Medley, 1999; Chávez y Ceballos, 2006; Cinta-Magallón, 2008; Chávez y Zarza, 2009; Arias-Alzate,

2012; Briones-Salas *et al.*, 2012 ; Cuervo-Robayo y Monroy-Vilchis, 2012; Charre-Medellín *et al.*, 2015; Portillo y Elvir, 2015; Arce, 2016; Pérez-Irineo *et al.*, 2019) y el puma (LaRue, 2005; Ceballos *et al.*, 2006; Cinta-Magallón, 2008; González-Saucedo, 2011; Hernandez Santin *et al.*, 2012; Minjarez, 2013; De la Torre y Torres-Knoop, 2014; Charre-Medellín *et al.*, 2015; Walker, 2018; Pérez-Irineo *et al.*, 2019; Torres, 2019; Muzzachiodi *et al.*, 2020) se han enfocado a una sola escala y resolución espacial. Entre los pocos trabajos multiescala que se han llevado a cabo con alguna de éstas especies (o ambas) están: El estudio de Ferraz *et al.*, (2012) quienes utilizaron el algoritmo MaxEnt para modelar en dos escalas (todo Brasil y el bioma del bosque Atlántico) la idoneidad ambiental del jaguar, estimar su distribución e identificar las variables ambientales más importantes en cada escala, y un análisis de selección de hábitat para la conservación de jaguar y puma en una región de Panamá realizado por Craighead (2019).

Por otro lado, varios de los estudios con estas dos especies han utilizado variables ambientales que no necesariamente son las que mejor contribuyen en explicar los patrones de distribución y/o abundancia a esa escala. Por ejemplo, algunos análisis que se han llevado a cabo a escala regional han utilizado como variables explicativas únicamente datos climáticos y topográficos (Cinta-Magallón, 2008; Briones-Salas *et al.* 2012; De la Torre y Torres-Knoop 2014; Walker, 2018 y Muzzachiodi *et al.*, 2020), mientras que otros ejecutados a escalas gruesas han incluido como predictores únicamente variables de cobertura de la vegetación y la presencia de humanos (La Rue, 2005). Esto a pesar de que en general con otros organismos se ha observado que las variables climáticas, como pueden ser la temperatura y humedad, tienen un mayor impacto en escalas gruesas (> 2000 km), mientras que otros aspectos como la disponibilidad de alimento o refugio, así como las interacciones con otras especies son más

determinantes cuando se trabaja en escalas finas (< 2000 km; Soberón y Nakamura 2009; Peterson *et al.*, 2011).

Al ser el puma y el jaguar dos especies con una enorme importancia ecológica y cultural es muy probable que se sigan desarrollando muchos estudios abordando atributos importantes como su distribución y abundancia. Por lo tanto, resulta fundamental comprender mejor las relaciones que tienen las especies con sus hábitats, así como determinar la importancia relativa que tiene cada variable ambiental a través de distintas escalas espaciales. Bajo este contexto, esta investigación tiene como objetivo analizar la contribución relativa que tienen diferentes factores ambientales en explicar los patrones de idoneidad ambiental y distribución del puma y jaguar en dos escalas espaciales: regional (Provincia biótica de la península de Yucatán) y rango geográfico completo (continente americano). Así mismo, se plantea la hipótesis de que a escala regional la idoneidad ambiental y la presencia del jaguar y el puma serán mayormente explicadas por atributos de vegetación, topográficos y de impacto antropogénico; mientras que a escala continental serán determinadas principalmente por factores climáticos.

# ANTECEDENTES

## Aspectos biológicos de las especies

La presencia del jaguar y el puma, como grandes felinos, dentro de los ecosistemas es muy importante ya que representan un componente clave para su funcionamiento debido a que ayudan a regular la densidad poblacional de aquellos animales que son parte importante de su alimentación (Beck *et al.*, 2005). A su vez, el control que ejercen sobre sus presas repercute de manera indirecta en el control del consumo de plantas y semillas e influye en la estructura y regeneración de los ecosistemas (Yara-Ortiz *et al.*, 2009).

Los patrones de movimiento, el área de actividad y el tamaño del área de distribución de estos felinos están determinados por diversos factores (Burt, 1943). Por ejemplo, se han identificado como importantes el tamaño corporal y el sexo ya que se sabe que el área de un macho se sobrepone con el área de varias hembras (Gittleman y Harvey 1982; Lindstedt *et al.*, 1986; Carbone *et al.*, 2007; Ceballos *et al.*, 2010). También son factores determinantes el comportamiento de búsqueda de alimento, la disponibilidad de presas (Herfindal *et al.*, 2005), la idoneidad del hábitat (Conde *et al.*, 2010; Morato *et al.*, 2016), la estacionalidad climática (Logan y Sweanor, 2001), la sociabilidad (Azevedo y Murray, 2007; Cavalcanti y Gese, 2009) y la búsqueda de parejas sexuales (Jedrzejewski *et al.*, 2002).

A pesar de que ambos comparten varias especies como alimento, el puma suele cazar especies de tamaño mediano mientras que el jaguar busca presas más grandes. Esas sutiles diferencias reducen la competencia y permiten su coexistencia, es decir, pueden habitar en las mismas regiones (Ceballos *et al.*, 2010).

Las amenazas principales que sufren los felinos en general, y por ende el jaguar y el puma, son la pérdida y transformación del hábitat causada



por el avance de la frontera agropecuaria, la fragmentación de sus poblaciones por carreteras y poblados y la cacería por represalias después de ataques a animales domésticos (Payán y Soto, 2012). Es por esto por lo que la Norma Oficial Mexicana NOM-059 (SEMARNAT, 2010) incluye al jaguar como especie en peligro de extinción. Mientras que la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2015 y IUCN, 2017) consideran al puma en estatus de preocupación menor y al jaguar como casi amenazado. Por su parte, la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2010) incluye al jaguar dentro del apéndice I considerándolo como especie en peligro de extinción. En este sentido, es fundamental difundir su importancia ecológica (explicar el papel que juegan en el funcionamiento de los ecosistemas), estética, y cultural, así como divulgar su condición actual con la finalidad de realizar acciones concretas para su preservación.

### ***Panthera onca* (Linnaeus, 1758)**

El jaguar recibe nombres diversos a lo largo de su distribución en el continente americano como: “tigre, pantera, onza pintada, barum, bolom, chaluá, chivi-guazú, kiyok, nahuel, otorongo, vutahuenchunu y yaguareté” (Ceballos *et al.*, 2010). Es el felino más grande de América, y el único representante vivo del género *Panthera* que se distribuye en el nuevo mundo (Nowell y Jackson, 1996). Su distribución histórica va desde Arizona y Nuevo México, en el sur de Estados Unidos, hasta Argentina (Seymour, 1989; Brown y López-González, 2000; Brown y López-González, 2001 y McCain y Childs, 2008). Sin embargo, se estima que actualmente sólo ocupa el 46% de su área de distribución histórica ya que su hábitat se encuentra muy fragmentado y reducido (Sanderson *et al.*, 2002). Con respecto a sus preferencias de elevación, el jaguar puede habitar desde el nivel del mar hasta los 1,200 m snm de altitud; aunque se han observado individuos hasta

los 3,800 msnm (Wong *et al.*, 1999). Su hábitat varía desde bosque hasta zonas de pantanos inundados, aunque estacionalmente. También habita en pampas, matorrales espinosos y bosques secos, pero siempre cerca a fuentes de agua (Nowell y Jackson 1996). La especie es de hábitos solitarios y territoriales (Schaller y Crawshaw, 1980). Su ámbito hogareño puede variar entre 10 a 33 km<sup>2</sup> para las hembras y entre 34 a 90 km<sup>2</sup> para los machos. While, (2009) menciona que en ocasiones los machos pueden llegar a permanecer varios días en un área relativamente pequeña (aproximadamente 2.5 km<sup>2</sup>).

El jaguar tiene piel amarilla en el dorso, blanca en el vientre y cuello con rosetas y puntos negros. Esta especie presenta en ocasiones variaciones melánicas: individuos de color negro o café oscuro, que reciben el nombre de pantera negra (Payan-Garrido *et al.*, 2015). Es el depredador más grande y poderoso de los trópicos de América. Es de hábitos solitarios y oportunistas, siendo más activo durante las horas del amanecer y al atardecer. Su dieta es principalmente carnívora (Emmons, 1987). Los jaguares más robustos, de hasta 150 kilogramos, se encuentran en el Amazonas y el Pantanal de Brasil y se considera que su enorme tamaño está relacionado con sus presas principales, que también son grandes, como tapires, capibaras, pecaríes de labios blancos, tortugas, caimanes, perezosos, osos hormigueros y anacondas. En México y Centroamérica los jaguares son más pequeños, pesan hasta 70 kilogramos, y sus presas habituales son animales pequeños como el venado temazate, el pecarí, el coatí, el serete y el armadillo. Sin embargo, también se alimentan de monos, martuchas, hocofaisanes, chachalacas, guajolotes silvestres, iguanas y tortugas. En las regiones donde la selva ha sido transformada en potreros, los jaguares se alimentan (a veces con frecuencia) de vacas, cabras y borregos, lo que genera conflicto con los ganaderos (Ceballos *et al.*, 2010).



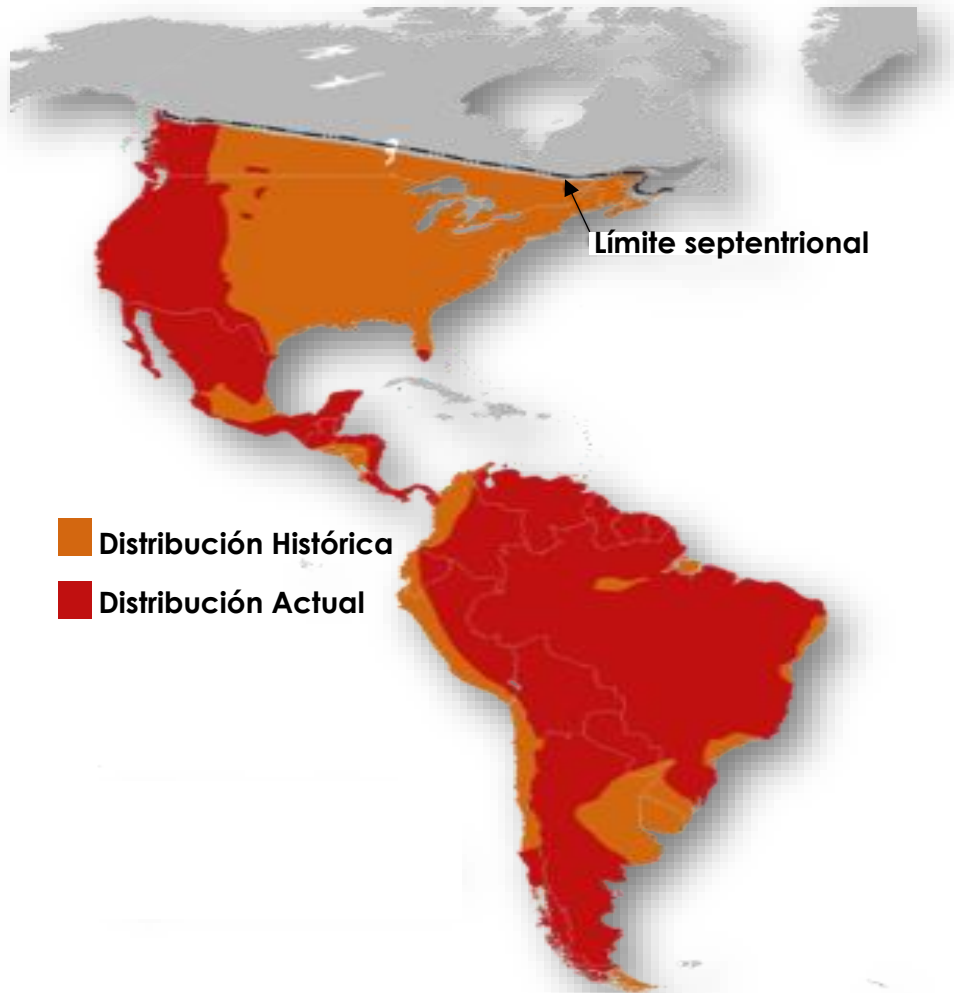
**Figura 1.** Distribución histórica y actual del jaguar (*Panthera onca*). Elaborado por La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2012).

### ***Puma concolor* (Linnaeus, 1771)**

El puma también conocido como “león de montaña” en algunas zonas de América (Payán-Garrido y Soto-Vargas, 2012), es el mamífero terrestre con la distribución más amplia en el continente. Su rango geográfico se extiende desde el centro de Canadá hasta el sur de Argentina y Chile, encontrándose desde el nivel del mar hasta altitudes superiores a los 3,000 m snm (Hall, 1981; Anderson, 1983 y Chávez, 2006). Es el segundo felino más grande en América después del jaguar (Ceballos *et al.*, 2010), y es una especie adaptable y generalista, razón por la cual ocupa una amplia variedad de biomas (Yara-Ortiz, *et al.*, 2009). Puede habitar en bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, matorral xerófilo y bosque mesófilo de

montaña. El área de actividad de las hembras puede variar de 66 a 685 km<sup>2</sup> y la de los machos de 152 a 1 150 km<sup>2</sup> (Ceballos *et al.*, 2010). Durante el día se ha documentado que se pueden desplazar hasta  $13.42 \pm 2.50$  km (Elbroch y Wittmer, 2012). El territorio de los machos se superpone sobre el de varias hembras (Aranda, 2000). Su coloración va de tonos leonado gris, rojo o gradientes de café. La región ventral es de tono más claro que la espalda y va entre las tonalidades blancuzcas a crema. Las puntas de las orejas y de la cola son negras y presenta marcas faciales claras, con una mancha más oscura alrededor del hocico y un parche negro en la base del bigote (Aranda, 2000).

Son carnívoros y son considerados depredadores oportunistas y generalistas ya que su alimentación varía según el hábitat, la temporada y región geográfica (Knight, 1994). Su dieta incluye presas de diversos tamaños, desde cérvidos y camélidos hasta roedores pequeños (Iriarte *et al.*, 1990; Logan y Sweanor, 2001). Su presa principal en el norte de su distribución es el venado, pero debido a que habita sitios muy diversos, el puma caza una gran variedad de animales, con una marcada preferencia por los ungulados en Yellowstone. En este parque natural el venado bura constituye más de la mitad de sus presas, pero caza también berrendos y castores. En el centro de su distribución, en México y América Central se alimenta principalmente de venado cola blanca y de pecarí de collar. En el extremo austral de su distribución el puma es el mayor de todos los depredadores. América del Sur es una región habitada por una fauna distinta. Allí, su alimentación se basa en otros animales. Por ejemplo, en los Andes, donde el puma habita hasta los 5,800 metros de altitud, sus presas principales son la vicuña y la vizcacha (Ceballos *et al.*, 2010).



**Figura 2.** Distribución histórica y actual del puma (*P. concolor*). Elaborado por La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2012).

## Estudios previos de distribución y densidad poblacional

El número de estudios relacionados con la distribución potencial y conectividad funcional de los felinos ha tenido un aumento considerable (Rodríguez, 2007). En los últimos años se está produciendo un desarrollo muy importante en las técnicas aplicadas a la generación de modelos que predicen la distribución potencial de las especies (Scott *et al.*, 2002).

## ***Panthera onca***

Ortega-Huerta y Medley (1999). Evaluaron la influencia de las actividades humanas en la estructura del paisaje del hábitat del jaguar en la Sierra de Tamaulipas. Realizaron una clasificación del hábitat potencial basado en asociaciones entre los atributos ambientales (topografía, arroyos y vegetación), realizaron un ordenamiento de la cobertura vegetal, trazaron un mapa de la estructura del paisaje de un hábitat de alto potencial y compararon el grado de fragmentación de la vegetación natural madura. Encontraron asociaciones significativas en la relación entre los avistamientos en bosques tropicales caducifolios y robles, y laderas bajas. Además, identificaron que aproximadamente el 52% del hábitat de alto potencial se cartografió como vegetación natural madura, distribuido en dos parches grandes (28%) y muchos parches de bosque pequeños (98%).

Chávez y Ceballos (2006). Determinaron la distribución actual del Jaguar en México por medio de modelos predictivos de distribución con el algoritmo genético GARP. Para ello utilizaron diferentes variables ambientales como tipo de vegetación, topografía, clima y precipitación. Encontraron que la distribución probable del jaguar incluye una porción considerable de la distribución histórica, desde Sonora y Tamaulipas hasta la Península de Yucatán y Chiapas.

Cinta-Magallón (2008). Construyó un modelo de nicho ecológico a través de GARP para jaguar (*P. onca*) y puma (*P. concolor*) en la Sierra Madre de Oaxaca. Utilizó diecinueve variables bioclimáticas, cuatro variables topográficas (elevación, pendiente, orientación de las pendientes e índice topográfico). Posteriormente realizó una validación en campo por medio de

entrevistas y transectos. Con la validación se encontró que para jaguar hubo 30 aciertos, 20 errores de omisión y quince errores de comisión.

Chávez y Zarza (2009). Estimaron la distribución potencial del jaguar y áreas de conflicto humano-jaguar en la península de Yucatán mediante el algoritmo Maxent. Para ello utilizaron variables de vegetación, uso de suelo, precipitación y clima. Encontraron que la vegetación resultó ser la variable que mejor explica la distribución potencial del jaguar, y que el mayor número de casos de depredación se encuentran alrededor de asentamientos humanos.

Hatten *et al.* (2009). Caracterizaron el hábitat potencial del jaguar en Arizona a partir de registros de avistamientos históricos y crearon un mapa de idoneidad de hábitat en todo el estado con ayuda de un SIG (Sistema de Información Geográfica) superponiendo avistamientos históricos sobre las características del paisaje y el hábitat que se consideran importantes (biomas y series de vegetación, elevación, terreno, rugosidad, proximidad a fuentes de agua perennes o intermitentes y densidad humana). Como resultados obtuvieron que la cantidad de Arizona identificada como hábitat potencial del jaguar varió de 21% a 30% dependiendo de las variables de entrada. La mayoría de los avistamientos de jaguares estaban en pastizales de matorrales entre 1.220 y 1.829 m de elevación en el sureste de Arizona, en terreno extremadamente accidentado, y dentro de los 10 km de una fuente de agua.

Arias-Alzate (2012). Estimó el rango de distribución potencial actual y futura para la especie en Colombia con base en modelos de nicho ecológico utilizando el algoritmo MaxEnt. Los resultados sugieren que la especie

presenta una distribución potencial actual en un 77% del territorio. Según los escenarios de cambio climático, la especie en el futuro no solo se verá afectada en términos de pérdida de área, sino en la forma como el jaguar se distribuirá en las seis regiones naturales del país, con posibles extinciones a una escala local o regional.

Briones-Salas *et al.* (2012). Generaron un modelo de distribución potencial en el estado de Oaxaca mediante el programa MaxEnt. Encontraron que 38.22% de territorio estatal (eliminando zonas urbanas, caminos y carreteras) cuentan con condiciones propicias para que sobreviva el jaguar. También encontraron sitios potenciales dentro de las Áreas Naturales Protegidas (ANP), como la Reserva de la Biosfera Tehuacán–Cuicatlán y el Parque Nacional Benito Juárez. Utilizaron diecinueve variables bioclimáticas, así como elevación, pendiente, orientación de la pendiente e índice de topografía.

Cuervo-Robayo y Monroy-Vilchis (2012). Estimaron la distribución potencial del jaguar en el estado de Guerrero utilizando MaxEnt. Así mismo realizaron una proyección a futuro para considerar el efecto de un escenario moderado de cambio climático y así poder proponer una zona de conservación que sea estable en un periodo de 24 años. Se determinó que el 29% del estado es hábitat idóneo para el jaguar y será persistente en el futuro. En este estudio se utilizaron 20 variables que comprenden ocho bioclimáticas, derivadas de datos mensuales de precipitación y temperatura, diez variables de cobertura vegetal y dos variables topográficas: altitud y pendiente.



Ferraz *et al.*, (2012). Modelaron la distribución potencial del jaguar en dos extensiones diferentes (Brasil y un bioma del bosque Atlántico). Para ello utilizaron el algoritmo MaxEnt y once predictores entre los que se encuentran variables bioclimáticas, elevación, uso de suelo y estructura del paisaje. Los resultados presentaron valores de AUC ( $>0,70$ ) y errores de omisión bajos ( $<23\%$ ). Así mismo, reportaron que los modelos eran sensibles a la escala. El uso de una extensión reducida implicaba ganancias significativas para el rendimiento del modelo generando mapas de distribución predictivos más restringidos y reales. Los modelos a escala continental tuvieron un desempeño deficiente en la predicción de la distribución potencial actual del jaguar, pero representaron mejor la distribución histórica. La idoneidad aumentó significativamente de modelos de escala gruesa a más fina debido a la reducción de la predicción excesiva.

Charre-Medellín *et al.* (2015). Evaluaron los patrones de distribución de diferentes felinos en el estado de Michoacán con ayuda de un SIG. Encontraron que el jaguar se distribuye principalmente en la ecorregión de la Sierra Madre del Sur donde se encontró el mayor número de registros. Las variables incorporadas fueron mapas de ecorregiones, de vegetación y uso de suelo, así como los polígonos de las ANP de carácter estatal y federal.

Portillo y Elvir (2015). Modelaron la distribución potencial del jaguar para Honduras usando el programa MaxEnt. Identificaron la región de la Moskitia y el Caribe hondureños como sitios de distribución potencial con un área aproximada de 42,192 km<sup>2</sup>. El área de distribución potencial del jaguar abarca dieciocho áreas protegidas. Para este estudio utilizaron diecinueve variables bioclimáticas (temperatura, humedad y precipitación).

Arce (2016). Analizó la distribución potencial del Jaguar en la Amazonía ecuatoriana bajo dos hipótesis. 1) Las áreas con elevaciones menores a 2,000 m snm más conservadas y alejadas de centros poblados y carreteras son un hábitat apropiado para conservar al jaguar y, 2) El desarrollo social y económico de los seres humanos ha propiciado que el jaguar vea reducido su espacio territorial de interacción. Supuestos que se determinaron mediante la aplicación de métodos estadísticos: regresión lineal, regresión logística y MaxEnt. Los procesos se aplicaron a 24 variables independientes que contenían características físicas, bioclimáticas y sociales de la zona. Al final se determinó que el espacio óptimo donde habita el jaguar corresponde a lugares planos. Por otro lado, la presión que ejercen los seres humanos ha reducido gradualmente el espacio territorial que ocupa esta especie.

Pérez-Irineo *et al.* (2019). Evaluaron la relación de la abundancia poblacional con la idoneidad ambiental y el nicho ecológico en cuatro especies de felinos silvestres en América bajo las siguientes hipótesis. 1) Las poblaciones más grandes se ubican en las regiones con mayor idoneidad ambiental y el número de individuos decrece hacia las menos favorables, y 2) El tamaño poblacional está relacionado con la estructura interna del nicho ecológico, en donde las poblaciones más grandes están ubicadas en el centroide del nicho y el tamaño declina conforme aumenta la distancia a éste en América. En el caso del jaguar los resultados no se ajustaron a las predicciones de ninguna de las dos hipótesis. Las áreas con mayor idoneidad ambiental para *P. onca* fueron las costas del Pacífico y Golfo de México y en la Península de Yucatán en México, así como la Selva Maya, el oeste de Ecuador, las tierras bajas del Amazonas, el Pantanal y la selva Atlántica en Brasil. Las regiones con condiciones más cercanas al centroide

de nicho fueron la Selva Maya, tierras bajas del Amazonas, el Paraná, y la Mata Atlántica.

### ***Puma concolor***

LaRue (2005). Realizó un estudio en el medio oeste de Estados Unidos usando datos geoespaciales. Creó un modelo para evaluar el hábitat potencial para el puma y determinó los posibles corredores de dispersión. Obtuvo que aproximadamente del 8% de la región presentaba un hábitat con una alta idoneidad (75%). Seis grandes áreas fueron contiguas y las demás se encontraron en parches separados. Las variables más importantes consideradas para definir la potencialidad del hábitat fueron la cobertura vegetal y la presencia de humanos.

Ceballos *et al.* (2006). Elaboraron un modelo de distribución potencial a través del algoritmo GARP (Genetic Algorithm for Rule Set Production) en México. En este estudio se encontró que la mayoría de los estados presentan un hábitat altamente adecuado para la presencia de pumas.

Cinta-Magallón (2008). Construyó un modelo de nicho ecológico a través de GARP para jaguar (*P. onca*) y puma (*P. concolor*) en la Sierra Madre de Oaxaca. (Véase Cinta-Magallón *et al.*, 2019; sección: antecedentes de *P. onca*). Para *P. concolor* se detectaron 32 aciertos, 26 errores de omisión y diez errores de comisión.

González-Saucedo (2011). Identificaron los corredores biológicos entre las ANP Sierra Fría, Sierra de Laurel y Sierra Morones en el estado de Querétaro a través del análisis de la ruta de menor costo. Para esto, con la ayuda de

un SIG y el programa Corridor Design generaron un modelo de hábitat para identificar los corredores entre sierras. Lograron identificar tres corredores potenciales para la dispersión de los pumas ubicados al sur, sureste y noroeste de la ANP Sierra Fría. Las variables utilizadas en este estudio fueron un modelo digital de elevación, mapas de uso de suelo y vegetación, densidad poblacional humana y distancia a carreteras.

Hernandez Santin *et al.* (2012). Predijeron la distribución potencial del puma en Texas y el norte de México (Chihuahua, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas), utilizando el algoritmo MaxEnt y radiotelemetría. Encontraron que las zonas con mayor idoneidad del hábitat estuvieron relacionadas con la ausencia de actividades humanas y con la baja concentración de desarrollos humanos como carreteras o ciudades. En este estudio las actividades humanas se consideraron como la variable de mayor influencia en la distribución potencial del puma, otras variables que se usaron fueron NDVI (Índices de vegetación de diferencia normalizada), modelos digitales de elevación y capas de caminos, ríos, suelos y vegetación.

Minjarez (2013). Analizó la distribución potencial del puma en Sierra La Giganta, Baja California Sur, generada a partir de modelos de nicho ecológico. Utilizó como variables la elevación, la pendiente, la distribución potencial de sus presas, actividades antrópicas, así como su inclusión en las áreas destinadas para la conservación. Encontró que la superficie que ocupa la distribución potencial equivale al 27% de la superficie de Baja California Sur. Dicha distribución potencial estuvo mejor representada en sitios sin pendientes pronunciadas. En relación con la distribución potencial de sus presas, la especie con la que el puma se encuentra más relacionado

es *Sylvilagus bachmani*, seguido por *Lepus californicus* y *Odocoileus hemionus*.

De la Torre y Torres-Knoop (2014). Modelaron la distribución potencial del puma en el estado de Aguascalientes utilizando el algoritmo MaxEnt. Encontraron que el puma se distribuye principalmente al oeste del estado, la cual corresponde con zonas serranas dominadas por bosques de encino y encino-pino y una topografía accidentada. Las variables que se utilizaron en este estudio fueron diecinueve variables bioclimáticas y tres variables topográficas.

Charre-Medellín *et al.* (2015). Evaluaron los patrones de distribución de diferentes felinos en el estado de Michoacán con ayuda de un SIG. Encontraron que el puma es una especie con una amplia distribución en las ecorregiones de Bajo Balsas, la Sierra Madre del Sur y la costa. Las variables incorporadas fueron mapas de ecorregiones, de vegetación y uso de suelo, así como los polígonos de las ANP de carácter estatal y federal.

Walker (2018). Identificó las causas que determinan la presencia actual del puma en Uruguay y regiones vecinas de Argentina y Brasil modelando su distribución. Utilizó MaxEnt, tres variables bioclimáticas y tres variables topográficas seleccionadas en base a su aporte al modelo. También evaluó el impacto del cambio de uso de suelo con información de los años 2000, 2008 y 2011. Determinó que área es favorable para el puma en su totalidad. Las variables en orden de contribución fueron la pendiente, distancia a cuerpos de agua, orientación de laderas, estacionalidad de la precipitación y temperatura media anual. El análisis de uso de suelo determinó que las características ambientales generan áreas desfavorables

para la especie debido al aumento de la agricultura y la deforestación. Causando una disminución del herbáceo natural.

Pérez-Irlineo *et al.*, (2019). En el caso del *P. concolor* los resultados no se ajustaron a las predicciones de ninguna de las dos hipótesis (véase Pérez-Irlineo *et al.*, 2019; sección: antecedentes de *P. onca*). Por otro lado, encontraron que las regiones idóneas fueron la costa del Pacífico, las montañas Rocallosas, la Península de Florida en Estados Unidos, así como la Selva Maya, tierras bajas del Amazonas, el Paraná y la Patagonia Chilena en el Neotrópico. Para *P. concolor* la región con condiciones ambientales más cercanas al centroide del nicho fue la región central de Norteamérica.

Torres (2019). Estimó la distribución potencial del puma en Colombia bajo un modelo de perturbación antropogénica y bioclimática para años recientes y en el futuro (año 2070). Para la realización del trabajo se utilizaron programas como MaxEnt, QGIS y Phyton. Se usaron diez variables climáticas, algunas antrópicas como uso de la tierra (ganadería y agrosilvicultura), minería, pozos petroleros y poblaciones humanas con el fin de conocer el impacto que causan las actividades humanas y el cambio climático sobre las poblaciones de felinos. Los resultados para años recientes mostraron idoneidades de hábitat por debajo de 0.8 y porcentajes de presencia por debajo de 0.2%. Sin embargo, el puma (1.70%) tuvo pequeñas áreas con hábitats aceptables para su supervivencia, en los escenarios futuros del año 2070 se evidenció una posible extinción de esta especie que se puede dar en el futuro debido a las actividades antrópicas y al cambio climático.

Muzzachiodi *et al.* (2020). Identificaron las zonas potenciales de distribución del puma en la provincia de Entre Ríos, Argentina, con ayuda del programa

MaxEnt. Para ello utilizaron doce variables bioclimáticas y una variable de relieve derivada del modelo de la Misión Topográfica de Radar del Transbordador (SRTM). Encontraron que el área potencial de distribución que representa el 14,6% del territorio provincial concentrada en el sector centro oeste. Así mismo reportaron que los parámetros que mejor explican la distribución son la precipitación del mes más seco y la temperatura media del cuatrimestre del año más cálido.

## **La escala espacial en el análisis ecológico**

En ecología el concepto de escala espacial se define como como la dimensión física de un objeto o proceso ecológico en el espacio (Turner *et al.*, 2001). Para entender su importancia en el análisis de datos espaciales es necesario hablar de ecología espacial (Nogués, 2003). Este campo de la ecología toma en cuenta la distribución espacial de sus componentes para intentar describir los procesos ecológicos (Turner *et al.*, 2001, Fortin y Dale 2005). En cierto sentido, intenta determinar la respuesta que tendrán los organismos según las condiciones y los recursos que se encuentren presentes en el ambiente y que son espacialmente heterogéneos, generando que el funcionamiento ecológico de los organismos dependa en gran medida a dicha heterogeneidad espacial. Así mismo, los factores ambientales que son muy heterogéneos a escalas locales pueden parecer homogéneos a escalas continentales. Este concepto, por tanto, subyace a cualquier implicación en la Ecología Espacial, por el simple hecho de que la naturaleza de la variabilidad ambiental depende de la escala espacial (Nogués, 2003).

Dungan *et al.* (2002) mencionan que para evaluar la importancia de la escala en el análisis espacial de datos ecológicos es necesario descomponer el concepto en tres dimensiones: 1) ecológica, ésta se refiere a la dimensión real de los fenómenos ecológicos y se infiere a través del

muestreo y del análisis. 2) de muestreo, se refiere a la extensión del área de observación y a las características espaciales de las unidades de muestreo y 3) analítica, aquí se plasman las propiedades espaciales de las unidades de muestreo. En este sentido, podemos inferir que la amplitud del área de estudio no debe ser reducida en relación con la escala real del fenómeno ya que, nos mostraría sólo una pequeña parte de la variación, por lo tanto, la superficie deberá ser lo suficientemente amplia como para contener la mayor variabilidad del fenómeno ecológico. La capacidad de transmitir información a través del "scaling" (un proceso realizado partir de observar un mismo fenómeno a distintas resoluciones) o de los gradientes de escala, es un factor importante en nuestra capacidad de predicción ecológica (García, 2006). Esto se debe a que un mismo proceso ecológico puede generar distintos patrones a diferentes escalas, ya que se encuentra regulado por diferentes mecanismos (Wiens, 1989; Levin, 1992), y por lo tanto, también puede interpretarse como una determinación de la escala-dependencia en los patrones y procesos ecológicos (García, 2007).

## **Modelado de nicho ecológico y distribución espacial**

Formalmente, el nicho ecológico (EN) ha sido descrito como un hipervolumen de n-dimensiones, donde cada dimensión corresponde a cada una de las variables bióticas y abióticas requeridas para la supervivencia y reproducción de una especie (Vandemeer, 1972). De esta forma, el nicho involucra a todos los recursos presentes del ambiente, las adaptaciones de los organismos y cómo se relacionan estos dos. Este concepto general puede ser delimitado al tiempo actual en el cual se desarrolla el organismo, y cómo éste interactúa con los factores ambientales que lo rodean (Peterson, 2006).



El modelado de nicho ecológico (ENM) se ha utilizado para una gran variedad de aplicaciones, que incluyen desde la cuantificación del EN de una especie en particular, hasta la evaluación del efecto de los cambios climáticos y la deforestación sobre la biodiversidad (Guisan y Thuiller, 2005).

En la actualidad, el uso más frecuente de estos modelos en biogeografía es como predicciones o modelos del área de distribución geográfica (SDM) de un taxón. Estas predicciones pueden usarse para identificar posteriormente patrones biogeográficos, tales como los que conducen a proponer regionalizaciones biogeográficas (Guisan y Zimmermann, 2000). Este tipo de modelación es probablemente el método más adecuado que actualmente existe para estimar la distribución geográfica real y potencial de las especies (Guisan y Thuiller, 2005).

Los SDM de especies, utilizando el nicho ecológico como base teórica, son herramientas muy útiles para resolver preguntas de ecología aplicada, conservación y biogeografía, debido a las bases ecológicas y evolutivas subyacentes (Guisan y Thuiller 2005).

Los registros de ocurrencia usados en la modelación pueden obtenerse directamente con trabajo de campo o de colecciones, museos y herbarios (Baker *et al.*, 1998; Funk *et al.*, 1999; Soberón, 1999; Ponder *et al.*, 2001; Stockwell y Peterson, 2002) y la mayoría de las capas de información digital de las variables ambientales y ecológicas que pueden ser utilizadas en el modelado y que comúnmente afectan la distribución de las especies se encuentran disponibles de manera gratuita en la red (Brown y Lomolino, 1998).

Una vez que se han generado los modelos, es necesario proyectarlos a lo que se define como el área de distribución geográfica potencial, o simplemente área de distribución potencial, es decir, a inferencia acerca

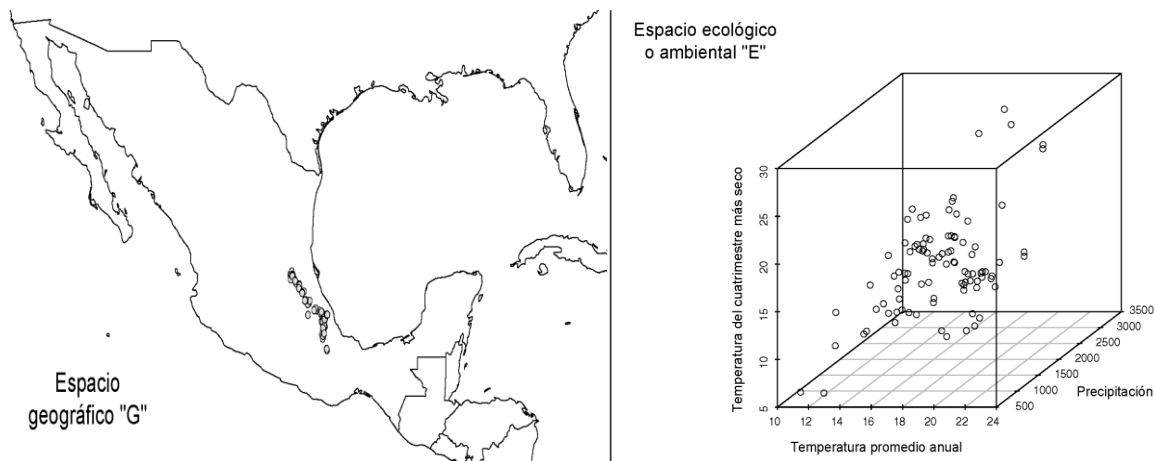
de cuál es el área de mayor probabilidad en la que un taxón esté presente (Espinosa *et al.*, 2001).

## **Espacio ecológico y espacio geográfico**

Para entender el funcionamiento de los modelos de nicho ecológico, es necesario saber que estos modelos se desarrollan en dos espacios. 1) un espacio geográfico (denotado de acá en adelante por la letra “G”, y que es bidimensional) y un espacio ambiental (denotado por la letra “E”, y que es multidimensional). En el primero se determina la posición geográfica dentro del planeta (latitud y longitud) y es en la que se registra la presencia de las especies (i.e., localidades con coordenadas geográficas) así como las coberturas ambientales (i.e., clima, topografía, etc.) existentes en la geografía. En el segundo se representan las variables ambientales de manera abstracta y es en este espacio en el que se establece la correlación con los registros de presencia para la reconstrucción del nicho ecológico (Mota-Vargas *et al.*, 2019; Soberón *et al.*, 2017; Figura 3).

Si bien a cada punto del espacio G corresponde un único punto del espacio E, lo contrario no es verdad necesariamente porque puede haber dos regiones del planeta con valores ambientales iguales o similares. Esta posibilidad en la práctica desaparece cuando se usan suficientes variables, con la precisión adecuada (Aiello-Lammens *et al.*, 2015). En este caso se establece una relación 1:1 entre los puntos del espacio G y los del espacio E (Figura 3).

A la correspondencia existente entre los espacios geográficos y ambientales se conoce como la “dualidad de Hutchinson” (Colwell y Rangel, 2009).

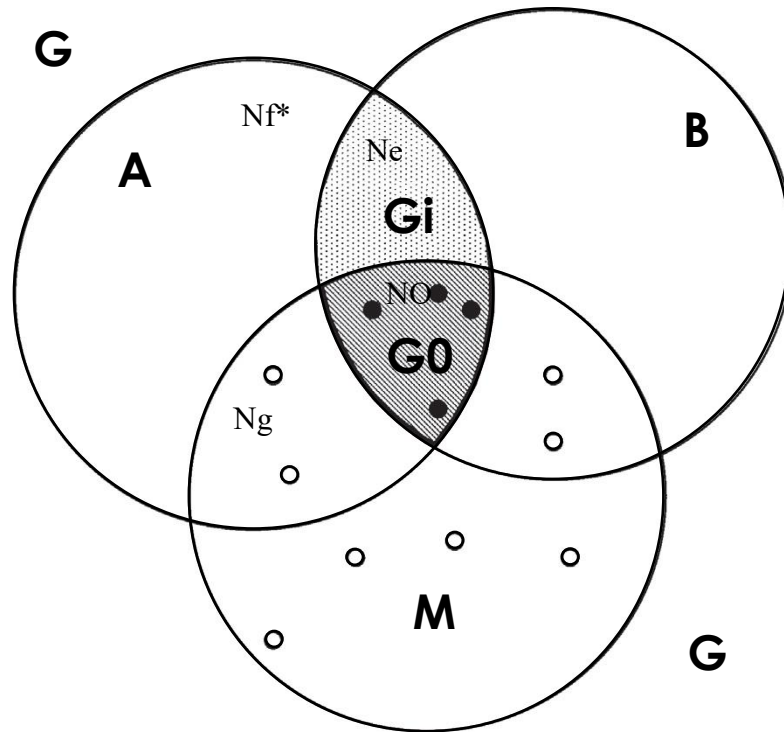


**Figura 3.** Representación de la dualidad de Hutchinson en donde se muestra cómo los puntos de registros de presencia de una especie en la geografía G (espacio bidimensional, panel superior) tienen una correspondencia con en el espacio ambiental E (multidimensional, panel inferior) que en este caso es expresado en tres variables. Los registros corresponden a una perdiz llamada Chivizcoyo (*Dendrortyx barbatulus*). Tomado de Mota-Vargas *et al.*, 2019.

## Diagrama BAM

Soberón y Peterson (2005) desarrollaron una herramienta heurística basada en teoría de conjuntos que denominaron “diagrama BAM”. De acuerdo con estos autores, el nombre hace referencia a los tres factores que determinan la distribución geográfica de las especies (Figura 4). El primer factor se refiere a la presencia de las condiciones bióticas (“B”) necesarias para la especie, por ejemplo, interacciones con otras especies o la disponibilidad de recursos; el segundo factor corresponde con las condiciones abióticas (“A”); es decir, variables como clima, tipo de suelo, topografía; y finalmente, el tercer factor, que representa el área o espacio geográfico que ha sido accesible para la especie (“M”) y sobre el cual ha tenido tiempo de explorar de acuerdo a sus capacidades de dispersión y movilidad en un período de tiempo dado. La intersección de estos tres factores se conoce como nicho ocupado (NO); la región que intersecan A y M corresponde al nicho Grinnelliano (NG); la región compartida entre A y B es el nicho eltoniano (NE) y toda el área de A se conoce como el nicho fundamental de Hutchinson

(NF\*; únicamente si la especie está en equilibrio con su clima). La especie logra sobrevivir en condiciones climáticas favorables, donde pueda propagarse y en donde no hay interacciones bióticas que la excluyan. Las regiones que no cumplan con ninguna de estas condiciones no son aptas para la ocurrencia de la especie (Silero *et al.*, 2010 y Rosas y Padilla, 2016; Figura 4).



**Figura 4.** Diagrama BAM. El círculo B representa las condiciones bióticas, el círculo A las condiciones abióticas y el círculo M el área de accesibilidad geográfica para la especie. La intersección de los tres conjuntos  $G_0$  representa el área ocupada por la especie, mientras que  $G_i$  representa al área de potencial invasión; es decir, las condiciones bióticas y abióticas que son favorables para la especie pero que no son accesibles geográficamente. Tomado de Silero *et al.*, 2010. Modificado de Soberón *et al.*, 2017.

### Hipótesis de ruido Eltoniano

El “nicho Eltoniano” (Elton, 1927) propone una visión en la que se destaca el papel activo de los seres vivos en la comunidad (componente “B” del diagrama BAM), relegando los factores abióticos (A) a un segundo plano (Peterson *et al.*, 2011). Estos procesos operan a muy alta resolución y las

variables consideradas en este concepto (variables tróficas e interacciones ecológicas) como concentración de nutrientes, tamaño y distribución de la comida, presas, depredadores, competidores, densidad de mutualistas, etc; son variables altamente detalladas y dinámicas en el tiempo y el espacio (Thompson, 2005). Esto genera que mapearlos a escala gruesa requiera una alta densidad de muestreo en toda una distribución geográfica, lo cual es sumamente costoso en tiempo y esfuerzo (Soberón y Nakamura, 2009). De esto se resalta que estas interacciones influyen a escala fina y sólo raramente se manifestarán en las variables de grano grueso (A) que, en su mayoría muestran patrones que cambian ligeramente, con efectos obvios de elevación, orientación de pendientes, patrones climáticos, etc. La influencia de estas variables en el espacio se conoce como “Hipótesis de ruido Eltoniano” (Soberón y Nakamura, 2009).

## **MaxEnt**

En los últimos años se han desarrollado múltiples algoritmos y programas computacionales que han permitido la expansión de herramientas que nos permiten predecir la distribución potencial geográfica y el análisis de patrones espaciales de presencia de las especies (Yáñez-Arenas, 2009; Muñoz-Reja, 2018). Estas herramientas extrapolan o interpolan las condiciones ambientales de las localidades donde las especies han sido registradas en campo a áreas geográficas desconocidas donde potencialmente podrían estar presentes. Es decir, muestran en un mapa las áreas donde se encuentran las condiciones ambientales similares a los registros en campo (Stockwell y Noble, 1992; Soberón y Peterson, 2005). Estas relaciones entre las especies y el ambiente pueden ser modeladas bajo diferentes supuestos matemáticos y por ende con diferentes métodos. Entre estos se encuentra el algoritmo de aprendizaje de máquina MaxEnt ([http://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/)).

Este método se basa en la máxima entropía para identificar sitios con ambientes similares a aquellos donde ya se ha encontrado la presencia de una especie (Scheldeman y van Zonneveld, 2010; Muñoz-Reja, 2018). Esto es, MaxEnt trata de encontrar la distribución de probabilidad de máxima entropía (más cercana a la uniforme), sujeta a limitaciones impuestas por la información disponible en torno a la distribución observada de las especies y las condiciones ambientales del área de estudio. Debido a que sólo requiere datos de presencia, MaxEnt utiliza puntos de entorno (*background*) para caracterizar el área de estudio. Además, permite dividir la base de datos de registros de presencia en dos grupos: uno que usualmente se utiliza para construir el modelo y se denomina datos de entrenamiento, mientras que el segundo es para evaluar el modelo y se denomina datos de prueba (Phillips *et al.*, 2006).

Sin embargo, el uso de este método se encuentra aún en estudio y no existe una receta única debido a la enorme variedad de casos de estudio que se pueden presentar. Es importante mencionar que factores como la selección del tipo de método, de las variables, la calibración del modelo (dejándole ajustarse a ecuaciones más o menos complejas) o la validación de este, son temas que continúan abierto. Adicionalmente, los modelos que sean construidos dependerán de nuestra comprensión de los sistemas ecológicos y de la cantidad y calidad de los datos disponibles, independientemente de la escala de trabajo (tanto estudios macroecológicos como estudios a pequeña escala ; Varela *et al.*, 2014). Sin embargo, pese a estas limitaciones, MaxEnt ofrece ciertas ventajas en comparación con otros métodos, por ejemplo: 1) Sólo requiere datos de presencia, 2) puede utilizar variables continuas y categóricas, 3) los algoritmos eficientes que desarrolla garantizan que converge en la óptima (máxima entropía) probabilidad de distribución, 4) se sustenta en un robusto análisis matemático, pero con

interface amigable (Phillips *et al.*, 2004; 2006; Elith *et al.*, 2006; 2011; Morales, 2012; Merow *et al.*, 2013).

## **Capa de sesgo en Maxent**

Los modelos MaxEnt se construyen casi invariablemente con registros de ocurrencia que están sesgados hacia algunas áreas que han sido más intensamente muestreadas (Phillips *et al.*, 2009; Ruiz-Gutiérrez y Zipkin, 2011). Por lo general se usan datos derivados de observaciones oportunistas, sitios que se visitan con más frecuencia que otros debido a su accesibilidad (Kadmon *et al.*, 2004) o al carisma de las especies (Leitão *et al.*, 2011; Bystrakova *et al.*, 2012). Este sesgo en los datos produce que ciertas áreas estén sobrerrepresentadas debido a esfuerzos de muestreo localmente altos (Edwards *et al.*, 2006). Esta cobertura desigual de la distribución de una especie a menudo se denomina sesgo de muestreo y su efecto potencial generalmente se tiene poco en cuenta o no se considera en absoluto (Fourcade *et al.*, 2013).

El sesgo espacial por lo general lleva a un sesgo ambiental que puede afectar fuertemente la calidad del modelo si en el espacio ambiental una especie está ausente, mal representada o sobrerrepresentada en el conjunto de datos (Edwards *et al.*, 2006; Leitão *et al.*, 2011; Bystrakova *et al.*, 2012). Por lo tanto, la diferencia entre los registros de ocurrencia disponibles y el muestreo de fondo (es decir, puntos de datos tomados aleatoriamente del área de estudio) puede conducir a modelos inexactos que a su vez pueden encaminar a decisiones de manejo inapropiadas. Bajo este contexto, los estudios de SDM que no incorporaron este problema son muy dudosos (Reddy y Davalos, 2003; Kadmon *et al.*, 2004; Costa *et al.*, 2009; Phillips *et al.*, 2009; Leitão *et al.*, 2011; Fourcade *et al.*, 2013; Beck *et al.*, 2013; Syfert *et al.*, 2013).

Se han propuesto varios métodos de corrección del sesgo espacial, pero hasta ahora rara vez se han utilizado (Osborne y Suárez-Seoane, 2002; Dudík *et al.*, 2005; Phillips, 2008; Phillips *et al.*, 2009; Rödder y Lötters, 2009; Hijmans y Elith, 2012). Las versiones más recientes de MaxEnt implementan una opción que permite la inclusión de los llamados archivos o capas de sesgo que posibilitan diseñar la selección de datos de fondo para que reflejen el mismo sesgo de selección de muestra que los datos de ocurrencia. Esto tiene como objetivo lograr el mismo sesgo ambiental en ambos conjuntos de datos (Phillips *et al.*, 2009). Para generar este archivo se puede hacer uso de la herramienta Densidad Kernel Gaussiana. El software aumenta la ponderación de los puntos de datos de solo presencia con menos vecinos en el paisaje geográfico para generar una cuadrícula de sesgo (Dudík *et al.*, 2005; Elith *et al.*, 2010) que es una superficie relacionada con la probabilidad de muestreo. Los valores de las celdas reflejan el esfuerzo de muestreo y otorgan un peso a los datos de fondo aleatorios utilizados para el modelado (Phillips *et al.*, 2009).

Una forma ideal de crear archivos de sesgo sería representando la intensidad de muestreo real en el área de estudio. Los datos de presencia que se podrían usar son: 1) solo los puntos de ocurrencia de la especie de interés, o 2) la agregación de ocurrencias de muestreo de todas las especies de la misma clase o estrechamente relacionadas (a esto se le conoce como '*Target group*' – grupo objetivo). El primero se enfoca en los sesgos de muestreo en las especies focales, mientras que el segundo se enfoca en los sesgos de muestreo espacial generalizados y la probabilidad de detección de su especie en cualquier muestreo. Se ha descubierto que este último enfoque mejora el rendimiento del modelo para una variedad de métodos SDM y tipos de datos (Phillips *et al.*, 2009).

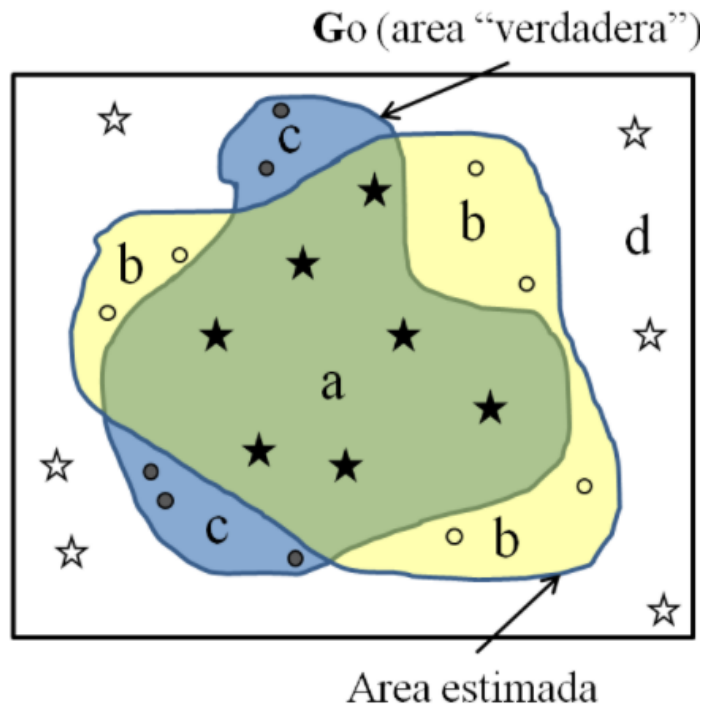


## Evaluación de los modelos

Dentro de los modelos de nicho ecológico la validación de un modelo consiste en contrastar sus predicciones respecto a datos considerados independientes para obtener una medida de su significancia en relación con una cierta hipótesis nula, o su desempeño (capacidad de clasificar correctamente nuevos datos) (Soberón, s/f). En la validación de un modelo hay dos tipos de error: el de comisión, que consiste en clasificar una ausencia como presencia; y el de omisión, consistente en clasificar una presencia como ausencia (Felicísimo *et al.*, 2011). Estos datos se tabulan en una matriz de confusión (Cuadro 2) la cual resume el desempeño del modelo en términos de errores y aciertos. La matriz de confusión registra las frecuencias de cada uno de los cuatro posibles tipos de predicción obtenidos a partir de los datos de entrenamiento: (a) verdaderos positivos (el modelo predice que la especie está presente y los datos de validación comprueban que realmente está), (b) falso positivo (el modelo predice como presencia pero los datos de testeo muestran como ausencia), (c) falso negativo (el modelo predice ausencia pero el test lo muestra como presencia), (d) verdadero negativo (el modelo predice como ausencia y la evaluación lo muestra, en efecto, como ausencia) (Pearson, 2008). Cada elemento de la matriz de confusión puede ser visualizado en el espacio geográfico (Figura 5).

**Cuadro 1.** Matriz de confusión. Tomado de Pearson (2008).

	<b>PRESENCIAS REALES</b>	<b>AUSENCIAS REALES</b>
<b>PRESENCIAS PREDICHAS</b>	<i>a</i> (Verdadero positivo)	<i>b</i> (Falso positivo)
<b>AUSENCIAS PREDICHAS</b>	<i>c</i> (Falso negativo)	<i>d</i> (Verdadero negativo)



**Figura 5.** Matriz de confusión representada en el espacio geográfico Fuente: Pearson (2008)

Una de las principales herramientas utilizadas para validar los modelos es la llamada curva ROC (*Receiver Operating Characteristic*; Felicísimo *et al.*, 2011). Esta se emplea para estimar la precisión predictiva de los modelos de distribución derivados de los datos de especies de presencia-ausencia. Esta prueba inicialmente fue implementada por los operadores de radar durante la Segunda Guerra Mundial, para evaluar el rendimiento de los receptores de radar en la detección de señales (para estimar la compensación entre las tasas de aciertos y las tasas de falsas alarmas). Posteriormente se adoptaron en aplicaciones biomédicas, principalmente para comparar el rendimiento de las pruebas de diagnóstico. En tiempos recientes, esta herramienta ha sido implementada en muchas áreas en donde es necesario caracterizar el rendimiento de un modelo y tomar decisiones (Pepe, 2000; Martínez, 2010).

El eje de vertical (eje y) representa la sensibilidad o el error de omisión correspondiente a casos positivos bien clasificados, y el eje horizontal (eje x) representa el complemento de la especificidad (1-especificidad), por lo

tanto, el error de comisión o falsos positivos. El resultado es el área bajo la curva conocida como ROC o AUC en su acrónimo inglés 'Area Under the Curve', esto es equivalente al estadístico U de Mann-Whitney. Esto corresponde a la probabilidad de que, tomado al azar un par de casos aleatorios, que serían una presencia y una ausencia (o pseudo-ausencia), el modelo asigna un valor mayor de idoneidad o probabilidad a la presencia, y así para todos los pares en la muestra. El valor de AUC varía entre 0 y 1. El valor de 1 nos indica que todos los casos se clasificaron correctamente y un valor de 0.5 nos indica que el modelo no es diferente de una clasificación aleatoria de los casos. Valores por debajo de 0.5 indican que el modelo es verdaderamente malo, ya que clasifica erróneamente más casos como aleatorios (Felicísimo, *et al.*, 2011). Cuanto más cerca están los datos de entrenamiento y de prueba, más preciso resulta el modelo (García, 2008).

La construcción de la curva ROC es un proceso iterativo aplicado al umbral de idoneidad del modelo y se reclasifica en dos categorías para obtener un modelo binario, en el que los valores del modelo original inferiores al umbral indican ausencia y los valores iguales o superiores al mismo, presencia (Phillips *et al.*, s/f).

# OBJETIVOS

## Objetivo General

Evaluar la importancia relativa de variables ambientales para explicar la distribución espacial del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en dos escalas espaciales (regional y continental).

## Objetivos Particulares

- Compilar datos de distribución espacial del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en todo su rango de distribución.
- Delimitar dos escalas espaciales de análisis (regional y continental) en función de los datos obtenidos y la distribución histórica de las especies.
- Modelar la idoneidad ambiental y distribución de cada especie en cada escala espacial.
- Evaluar la importancia relativa de las variables ambientales para explicar la idoneidad ambiental y distribución para cada especie en cada escala espacial.

# MÉTODOS

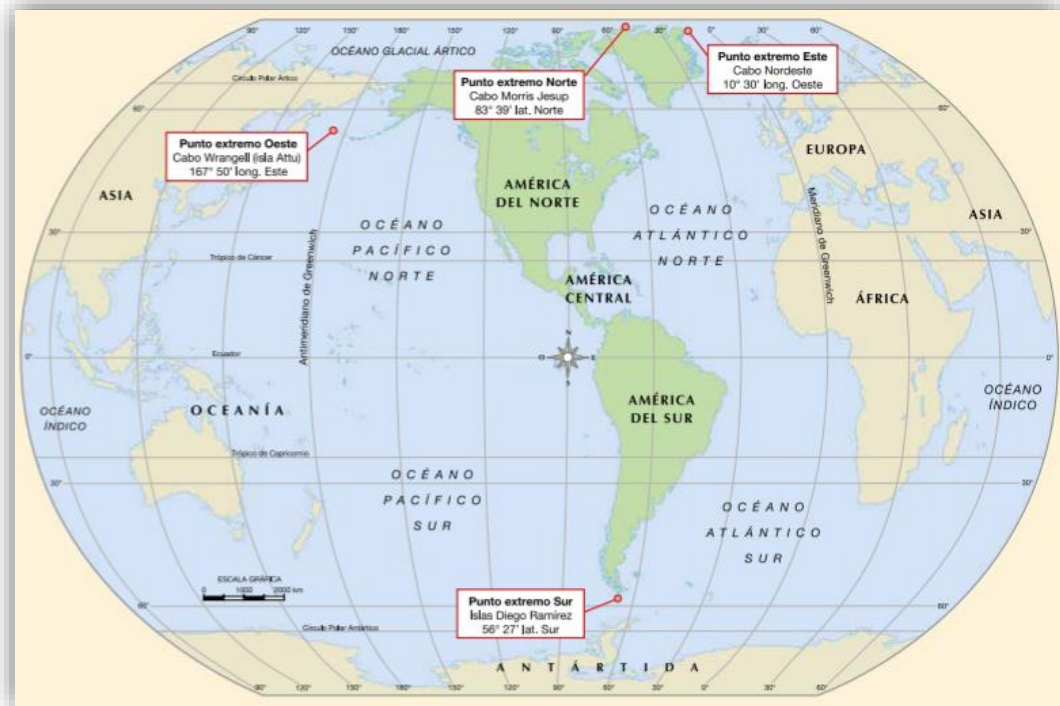
## Área de estudio

### Continente Americano

América es el continente que ocupa la mayor parte del hemisferio occidental del planeta. Se extiende de norte a sur desde el Océano Glacial Ártico hasta el Cabo de Hornos, respectivamente. Al este y oeste delimitan al continente la congregación entre los océanos Atlántico, Pacífico y Antártico (Figura 6). Este continente cuenta con una superficie de 42, 262, 142 millones de km<sup>2</sup> y es la segunda masa terrestre más grande del planeta (Benseny, 2020). Representa el 28% de todas las tierras emergentes y cubre el 8% de la superficie terrestre (Echeverría, 2020).

El continente americano se encuentra situado en una zona de choque de placas donde predomina el relieve montañoso (Lorenzini, 1991; Strahler, 2005 y Benseny, 2020). El desarrollo longitudinal y latitudinal, así como la presencia de diferentes tipos de relieve, que influyen de manera directa en los elementos y procesos que definen los climas de América, tanto en la distribución de las temperaturas y de la humedad, como en la circulación atmosférica (Benseny, 2020). Cuenta con extensas cuencas hidrográficas (Bertoncello *et al.*, 1996). La variada combinación de elementos climáticos, de relieve e hidrografía, genera ambientes naturales variados (Bertoncello *et al.*, 1996).

Se seleccionó esta área de estudio ya que representa el área de accesibilidad y representa la distribución histórica de *P. onca* (Seymour, 1989; Brown y López-González, 2000; Brown y López-González, 2001 y McCain y Childs, 2008) y *P. concolor* (Hall, 1981; Anderson, 1983; Chávez, 2006).



**Figura 6.** Localización geográfica del continente americano. Imagen tomada de Echeverría, 2020.

## Provincia Biótica de la Península de Yucatán

La Provincia Biótica Península de Yucatán (PBPY) está conformada por los estados mexicanos de Campeche, Quintana Roo y Yucatán y los departamentos del norte de Belice (Belice, Corozal y Orange Walk) y el Departamento del Petén de Guatemala (Carnevali *et al.*, 2010). Algunos autores (Barrera, 1962; Rzedowski, 1978; Estrada-Loera, 1991; Ibarra-Manríquez *et al.*, 2002; Morrone, 2005; Carnevali *et al.* 2010 y Vázquez-Domínguez y Arita, 2010) aceptan una versión ligeramente modificada de estos límites propuestos por Miranda (1958), donde se incluyen algunas áreas circunvecinas de Tabasco (municipios de Balancán, Centla, Emiliano Zapata, Jonuta y Tenosique), y de Chiapas (municipios de Acapetahua, Catazajá, La Libertad y Ocosingo). Ubicado en la posición geográfica

18°00'-21°30'N, 86°30'-91°30'W (Pérez, 2016). En este estudio se utilizaron los límites propuestos por Miranda (1958).

Esta área de estudio se seleccionó debido a que tiene gran significado biológico tanto para el puma como para el jaguar. Ha sido evaluada utilizando diversas variables ambientales (clima y fisiografía) y grupos biológicos (plantas, aves, mamíferos, anfibios y reptiles (Lundell, 1934; Goldman y Moore, 1945; Barrera, 1962; Lee, 1980; Ibarra-Manríquez *et al.*, 2002; Espadas Manrique *et al.*, 2003). Así mismo, en esta región se presentan diversas reservas ecológicas en las que se protegen a más de un millón de hectáreas de selvas tropicales relativamente bien conservadas. Afuera de las reservas existen tal vez millones de hectáreas adicionales que son relevantes para la conservación de estos felinos y de la diversidad biológica regional (Chávez y Ceballos, 2006).



**Figura 7.** Provincia Biótica de la Península de Yucatán (límites propuestos por Miranda, 1958) conformada por los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán. La línea A incluye parte de los estados de Chiapas y Tabasco y también la porción norte de Belice y Guatemala.

## Datos biológicos

Los registros de presencia de cada especie se obtuvieron de diversos repositorios en línea como: Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <https://www.gbif.org/>), Enciclovida (<https://enciclovida.mx/>), Vertnet (<http://vertnet.org/>), SpeciesLink de Brasil (<https://splink.cria.org.br/>), y el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (SNIB-CONABIO; <http://www.conabio.gob.mx/remib/>). Se excluyeron aquellos registros que se encontraban repetidos, datos mal georreferenciados y/o que representaban valores atípicos geográficos; es decir aquellos puntos en donde se reportó la especie pero que se encuentran fuera de su distribución natural (Martínez-Mendez *et al.*, 2016); e. g., registros asociados a ciudades, museos y zoológicos (Perez-Irlineo, 2019). Posteriormente, se realizó una base de datos para cada especie que incluyó los siguientes atributos: nombre, latitud, longitud, año, mes y día.

Para este trabajo únicamente se usaron registros de presencia obtenidos entre los años 2010 al 2013, los cuales fueron filtrados de acuerdo con la ventana espacial correspondiente. Se utilizaron estos registros debido a que coincidían en la escala temporal con las cobertura de vegetación y huella humana que se recopilaron. Se generaron las bases de datos que conformarían la escala continental (*Panthera onca*: po\_co y *Puma concolor*: pc\_co) y las bases que conformaron la escala regional (*Panthera onca*: po\_py y *Puma concolor*: pc\_py).

## Variables ambientales

Se obtuvieron 26 capas de información ambiental en formato raster que representan factores biológicamente relevantes para el jaguar y el puma. Diecinueve de estas capas describen condiciones climáticas derivadas de



valores promedios, máximos y mínimos de precipitación y temperatura anuales (período 1981-2010), y fueron descargadas de la base de Climatologías en alta resolución para las superficies terrestres del planeta, (Chelsa; <https://chelsa-climate.org/>) a una resolución espacial de 30" (~1 km<sup>2</sup>). Dos capas son variables topográficas derivadas del modelo de elevación digital (DEM) del SRTM: altitud y la inclinación de la pendiente. Estas se obtuvieron a una resolución espacial de 3" (~90 m<sup>2</sup>). Una capa representa la huella humana y fue adquirida de Venter *et al.*, (2016; <https://www.nature.com/sdata/>). Esta consiste en un índice de impacto antropogénico que considera datos sobre sobre ocho variables (entornos construidos, densidad de población, infraestructura eléctrica, tierras de cultivo, carreteras, ferrocarriles y vías navegables) que miden las presiones humanas directas e indirectas al medio ambiente correspondientes al año 2009 a una resolución de 30" (~1 km<sup>2</sup>). Dos capas fueron variables que representan la biomasa aérea (leñosa, pastizales, tierras de cultivo y tundra) y subterránea (raíces, tallos, cortezas, ramas y ramitas) del año 2010. Estas fueron elaboradas por Spawn-Lee *et al.*, (2020; <https://search.earthdata.nasa.gov/search>) a una resolución espacial de 10" (~300 m<sup>2</sup>). Finalmente, se derivaron dos capas de distancia a cuerpos de agua (ríos y lagos) a partir de la base de datos mundial de humedales y lagos (GLWD, <http://www.wwfus.org/science/data.cfm>). Esta capa está compuesta por tres niveles. El nivel uno comprende los polígonos costeros de los 3 067 lagos más grandes (superficie ≥50 km<sup>2</sup>) y los 654 embalses más grandes (capacidad de almacenamiento ≥0,5 km<sup>3</sup>). El nivel dos contiene los polígonos de la costa de aprox. 250.000 lagos, embalses y ríos más pequeños (área de superficie ≥0,1 km<sup>2</sup>) y el nivel tres representa lagos, embalses, ríos y diferentes tipos de humedales, incluyendo todos los cuerpos de agua de los niveles uno y dos. Esta capa se generó a una resolución espacial de 30" (~1 km<sup>2</sup>). Se usó la capa nivel tres para las variables que se derivaron (Anexo 1).

Inicialmente todas las capas de información se recortaron con base en un polígono que representara el continente americano tomando en cuenta la accesibilidad histórica de las dos especies (área M; *sensu* Soberón y Peterson 2005). Se trabajaron en coordenadas geográficas (Datum WGS-84) y fueron remuestreadas para que todas tuvieran el mismo tamaño de celda en cada escala. Para la escala continental decidimos usar una resolución de 10' (~20 km<sup>2</sup>). Para la escala regional se empleó una resolución de 30" (~1 km<sup>2</sup>). Finalmente, para reducir el efecto de la multicolinealidad entre variables ambientales explicativas se realizó un análisis VIF (Variance inflation factor), a partir del cual excluimos las variables con un VIF >0.9.

## **Generación de la capa de sesgo**

Para crear la capa de sesgo se utilizó la técnica conocida como "Target group" la cual consiste en la recopilación e integración de registros de presencia de muestreo de todas las especies de la misma clase o estrechamente relacionadas (Phillips *et al.*, 2009). Para ello se usó la herramienta "Densidad Kernel Gaussiana de localidades de muestreo" en el software ArcMap 10.8. Esta herramienta aumenta la ponderación de las presencias para generar una cuadrícula de sesgo (Dudík *et al.*, 2005; Elith *et al.*, 2010) que es una superficie relacionada con la probabilidad de muestreo. Los valores de las celdas reflejan el esfuerzo de muestreo y otorgan un peso a los datos de fondo aleatorios utilizados para el modelado (Phillips *et al.*, 2009).

Para la escala continental se recopilaron registros históricos de avistamientos de *P. concolor* y de *P. onca* de repositorios en línea (GBIF, Enciclovida, Vertnet, SpeciesLink y de SNIB-CONABIO) entre los años 1900 al 2011 como una aproximación de las áreas que históricamente han sido mayormente muestreadas para estas especies. De igual manera, se

recopilaron registros del orden carnívora de la base de datos GBIF entre los años 2005 al 2011 que se añadieron al archivo ("car\_co").

Por otro lado, para crear la capa de sesgo de la escala regional se tomó el archivo anteriormente mencionado el cual se recortó al área de interés. Además, se recolectaron datos de los géneros *Odocoileus* y *Pecari* de GBIF entre los años 1978 al 2022. Conocidos por ser pieza importante de su alimentación (Phillips *et al.*, 2009 y Ceballos *et al.*, 2010). Estos datos se reunieron para crear una nueva base de datos ("car\_py"). Todos los registros recolectados se procesaron excluyendo registros repetidos y registros asociados a museos y zoológicos.

A partir de un análisis exploratorio con especies virtuales para las cuáles se generaron mapas de distribución de su abundancia y diferentes escenarios de sesgo espacial, se probaron tres diferentes distancias para la construcción del kernel de densidad (ver detalles sobre la construcción de las especies virtuales en el material suplementario). Las unidades de distancia equivalen a un grado decimal = 111,32 km en el Ecuador. Para la escala continental se probó un grado, tres grados y cinco grados, y para la escala regional se probaron 0.33 grados, 0.66 grados y un grado. Finalmente se seleccionaron las capas de un grado para la escala continental y 0.66 grados para la escala regional, ya que estas demostraron tener el mejor desempeño representando la intensidad de muestreo real en el área de estudio.

## **Generación de los modelos**

Para modelar la idoneidad ambiental de los felinos se utilizó el programa MaxEnt 3.4.4 (Phillips *et al.*, 2006), implementado en la paquetería KUENM (Cobos *et al.*, 2019). En la escala continental se usó el 70% de los registros para el entrenamiento de los modelos y 30% para la validación de estos

(Pérez-Irineo, *et al.*, 2019). Esta partición fue determinada al azar a partir del total de las localidades de presencia de la especie. En la escala regional se utilizó para la modelación y validación el procedimiento de Jackknife para pocos puntos para minimizar el problema de precisión y variabilidad de los modelos (Pearson *et al.*, 2007). En este método, se excluye aleatoriamente un registro de presencia del modelo y el procedimiento se repite tantas veces como datos existen; todos los registros se excluyen una sola vez. En cada iteración, los datos n-1 se usan como información de entrenamiento del modelo y el registro excluido se usa para la evaluación del modelo (Shcheglovitova y Anderson, 2013).

En KUENM se utilizaron tres tipos de respuesta (features): "lq", "lqp" y "lqph", donde "l" es lineal, "q" es cuadrático, "p" es producto y "h" es bisagra; con seis diferentes multiplicadores de regularización (RMs): 0.5, 1, 2, 3, 4 y 8. En cada modelo se incluyó la capa de sesgo según la escala correspondiente. Se construyeron en total 1098 modelos que se subdividieron en 36 continentales (3 tipos de respuesta x 6 RMs x N registros = 18 *P. onca* y 18 *P. concolor*) y 1062 regionales (3 tipos de respuesta x 6 RMs x N registros = 684 *P. onca* y 378 *P. concolor*).

La validación de los modelos se realizó mediante el valor cociente del AUC (area under the curve) del análisis de ROC parcial (receiver operating characteristic, Peterson *et al.*, 2015). Los modelos con valores de AUC por arriba de uno para los puntos de entrenamiento y prueba se catalogaron como muy buenos debido a que proporciona un área más grande y un intervalo amplio de valores de idoneidad ambiental (Peterson *et al.*, 2011; Pérez-Irineo *et al.*, 2019). Se usó un umbral de error esperado de  $E = 5\%$  (Peterson y Soberón, 2008). Se expresaron los resultados como la razón entre la curva ROC observada, contra la esperada al azar, en donde ambas están truncadas al área delimitada por el umbral de error (Garza-López, *et al.*, 2016).

Finalmente, se seleccionó como mejor modelo en cada escala y de cada especie el que tuvo el valor de cociente de AUC más alto. Se generaron 500 réplicas de los mejores modelos con el procedimiento Bootstrap dejando 10% de los registros al azar y se calculó el promedio y la desviación estándar para presentar cuatro mapas finales (un mapa regional y un mapa continental por especie con la estimación de idoneidad ambiental predichas. Los mapas resultantes se umbralizaron con un criterio de error de omisión aceptable del 5%.

## **Importancia relativa de las variables**

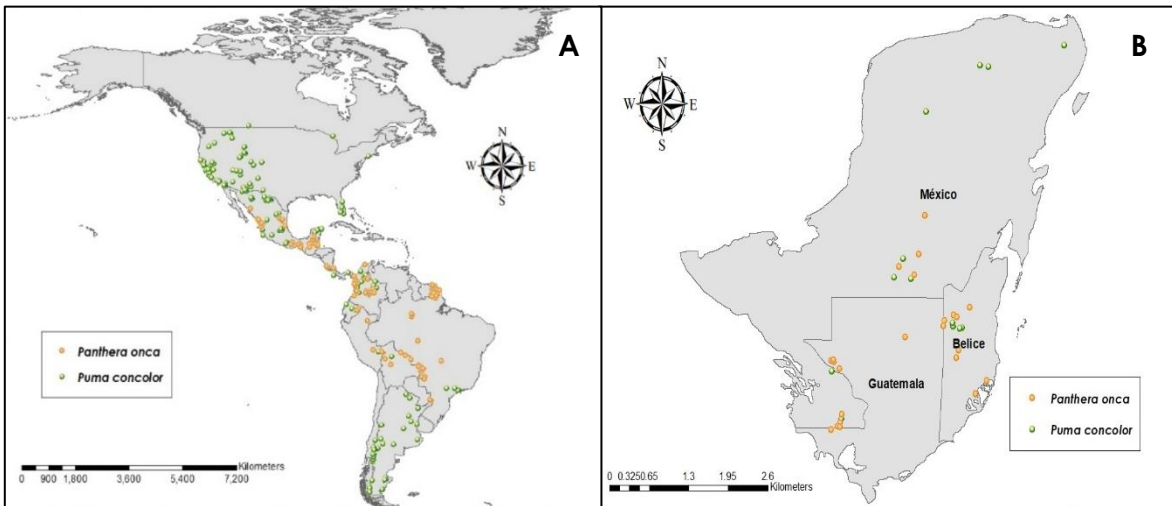
La evaluación de la importancia relativa de las variables para explicar la distribución observada de las especies se realizó mediante el porcentaje de contribución (PC) y la importancia de la permutación (PI) de las réplicas realizadas en MaxEnt.

Primero, las variables se organizaron en siete diferentes grupos de acuerdo con el factor que representan (Anexo 2). Es decir, se agruparon todas las variables de temperatura, variables de precipitación, etc. Posteriormente se obtuvieron las medianas de PC y PI de cada variable para finalmente promediar estos valores y así obtener un valor representativo de la importancia relativa de cada capa de información ambiental (Anadón *et al.*, 2015; Becerra-López *et al.*, 2020). Posteriormente, con ayuda de los umbrales naturales de Jenks calculados con la función 'getJenksBreaks' del paquete "BAMMtools" (Rabosky *et al.*, 2014) las variables se clasificaron en: 1) Variables con alta importancia relativa "A" y 2) Variables con baja importancia relativa "B".

# RESULTADOS

## Datos biológicos

Se obtuvieron 1038 registros de presencia para las dos especies en las dos escalas espaciales los cuales se dividieron en: 977 registros de presencia a escala continental (587 *P. concolor* y 390 *P. onca*; figura 7) y 59 a escala regional (21 *P. concolor* y 38 *P. onca*; figura 8). La mayoría de los registros continentales de *P. onca* se localizaron en México (33%), Brasil (26%) y Colombia (14%). Los registros de *P. concolor* se localizaron principalmente en Estados Unidos (31%), Argentina (25%) y Colombia (22%). En la escala regional los registros de *P. onca* se encontraron principalmente en Belice (42%) y los de *P. concolor* en México (62%).



**Figura 8.** Registros de presencias georreferenciadas de *Panthera onca* y *Puma concolor* en las dos escalas espaciales (A) Continental, (B) Regional. (Ver anexo 3 para más detalles).

## Evaluación de los modelos

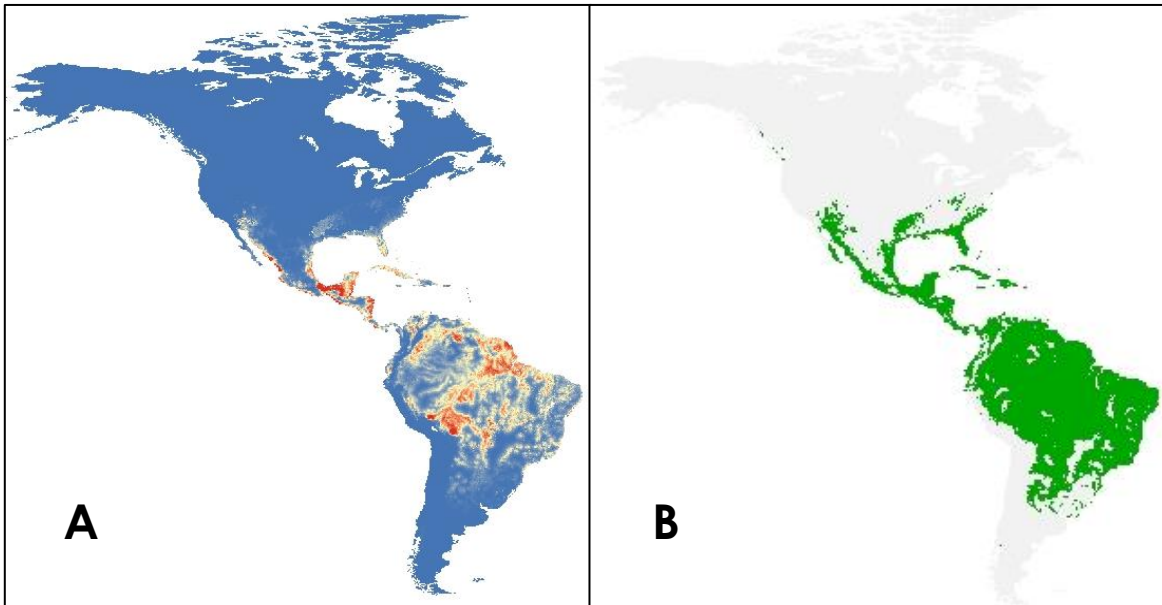
Del total de los modelos generados con las diferentes configuraciones (18), en la escala continental para *P. onca* y *P. concolor* el 100% obtuvieron una mediana de cociente AUC > 1. A escala regional el 88.8% para *P. onca* y el 50% para *P. concolor* obtuvieron este mismo valor, indicando que los modelos fueron mejores a lo esperado por el azar (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Resultados de la evaluación de los modelos. Sp: Especie, Rg: Total de registros, Cf: Configuraciones, mAUCr: Mediana de las réplicas de los mejores modelos pROC, SD: Desviación estándar.

Escala	Sp	Rg	Cf	mAUCr	SD
Continental	<i>P. onca</i>	390	18	1.662	0.05
	<i>P. concolor</i>	587	18	1.418	0.05
Regional	<i>P. onca</i>	38	16	1.889	0.05
	<i>P. concolor</i>	21	9	1.645	0.16

## Idoneidad ambiental y distribución

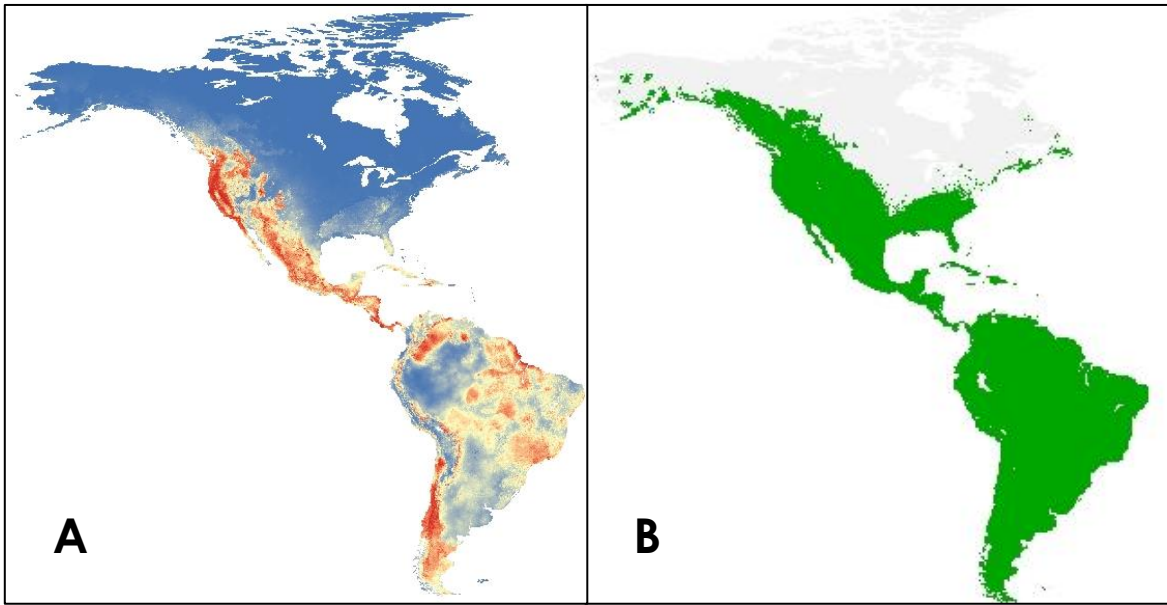
Las áreas con mayor idoneidad ambiental predicha a escala continental para *P. onca* fueron las siguientes. En México, las costas del Pacífico y del Golfo de México, las selvas altas de sur de México, y las selvas estacionales de la península de Yucatán. En Centroamérica, el norte de Guatemala y Belice; la región del Mar Caribe de Nicaragua y de Honduras; y la región costera del Océano Pacífico de Costa Rica. En Sudamérica, en Colombia comparte la parte suroeste de la Región Orinoquia, así como la zona Amazónica (ZA) y la parte norte del Valle de Magdalena y la llanura del Caribe; la región de la ZA que comprende los países de Venezuela, Guyana, Surinam, Guayana Francesa y noroeste de Brasil, en este último también se observa mayor idoneidad en la región central y la zona sur limítrofe que colinda con Bolivia y Perú (fig. 8).



**Figura 8.** Estimación de idoneidad ambiental a escala continental de *P. onca*. (A) Media; (B) Modelo umbralizado.

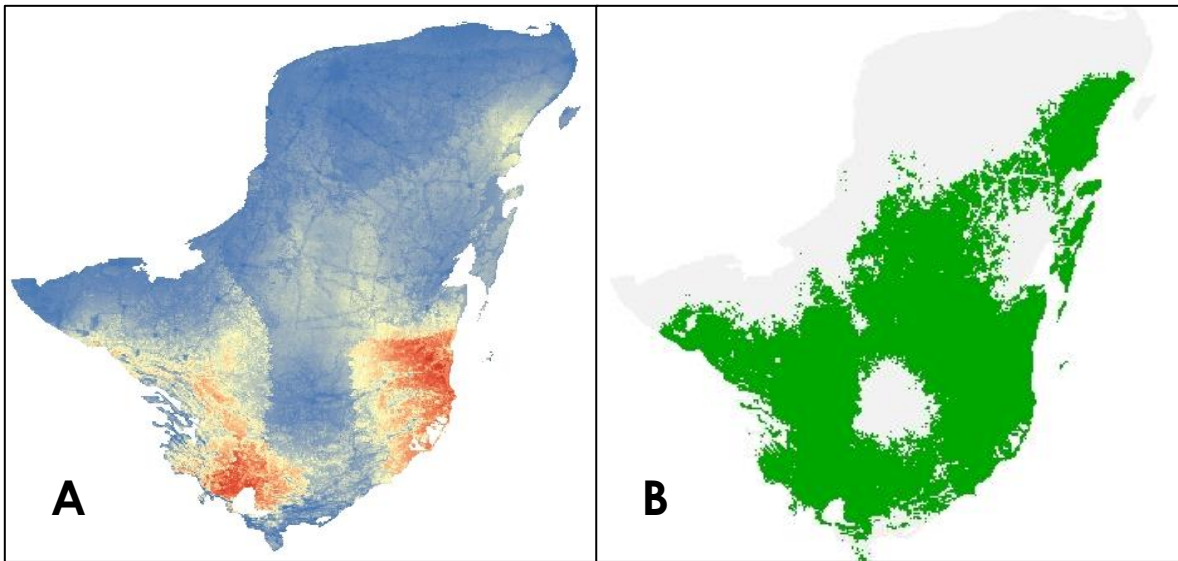
En el caso de *P. concolor* las áreas con mayor idoneidad ambiental predichas fueron. En Norte América desde el sistema montañoso de las Montañas Rocosas, pasando a lo largo de la costa oeste de Estados Unidos hasta la zona norte de la península de Baja California. En México, las zonas de la sierra Madre Occidental, el altiplano central y la Sierra Madre Oriental hasta el sureste del país abarcando la región del Istmo de Tehuantepec. En Centroamérica, se predijo mayor idoneidad en gran parte de Belice, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y en Panamá. Finalmente, en Sudamérica, las áreas con mayor idoneidad predicha estuvieron ubicadas en gran parte de Colombia, la parte de la llanura amazónica, la cordillera oriental y la cordillera occidental; también en la costa de la Guyana Francesa y al norte de Brasil en la ZA, así como en la cordillera Atlántica Brasileña; además, también se predice mayor idoneidad al perímetro de algunos puntos de la cordillera real y la cordillera de los Andes (fig. 9).





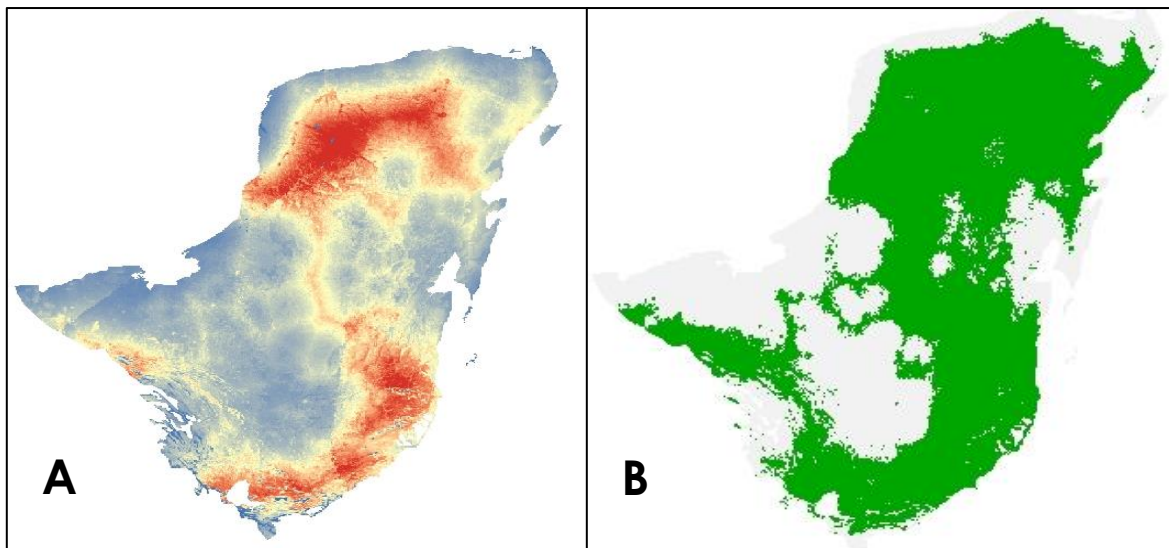
**Figura 9.** Estimación de idoneidad ambiental a escala continental de *P. concolor*. (A) Media; (B) Modelo umbralizado.

Las áreas con mayor idoneidad ambiental predicha a escala regional para *P. onca* se encontraron en Belice, comprendiendo los distritos de Belice, Orange Walk y Stann Creek en la costa del mar caribe, así como la zona norte del departamento de Huehuetenango y Quiché de Guatemala (fig. 10).



**Figura 10.** Estimación de idoneidad ambiental a escala regional de *P. onca*. (A) Media; (B) Modelo umbralizado.

Para *P. concolor* las áreas con mayor idoneidad ambiental en México se encontraron en un área comprendida entre sur de Yucatán, el norte de Campeche y al noroeste de Quintana Roo. También el área de los distritos de Belice, Orange Walk, Stann Creek y Cayo. En Guatemala las áreas más idóneas se encontraron entre los departamentos de Izabal, Zacapa, El progreso, Chimaltenango y Solola (fig. 11).



**Figura 11.** Estimación de idoneidad ambiental a escala regional de *P. concolor*. (A) Media; (B) Modelo umbralizado.

## Importancia relativa de las variables

A escala continental, la variable con mayor contribución para ambas especies fue la temperatura (*P. concolor*;  $\bar{x}$ : 7.1 y *P. onca*;  $\bar{x}$ : 7.3). La variable con menor contribución fue la biomasa aérea y subterránea (*P. concolor*;  $\bar{x}$ : 0.5 y *P. onca*;  $\bar{x}$ : 0.21).

De acuerdo con los umbrales de Jenks, para *P. concolor* las variables temperatura, pendiente y elevación y para *P. onca* las variables temperatura y distancia a cuerpos de agua resultaron con alta importancia relativa (Cuadro 4).

**Cuadro 4.** Importancia relativa de las variables a escala continental. TM: Temperatura, PR: Precipitación, HM: Huella humana, DA: Distancia a cuerpos de agua, EL: Elevación, PN: Pendiente, BM: Biomasa aérea y subterránea, Jenks: Umbral natural de Jenks, A: Variables con alta importancia relativa, B: Variables con baja importancia relativa

<b>Variables</b>	<b><i>P. concolor</i></b>	<b>Jenks</b>	<b><i>P. onca</i></b>	<b>Jenks</b>
<b>TM</b>	7.1	<b>A</b>	7.3	<b>A</b>
<b>PR</b>	1.85	B	2.62	B
<b>HM</b>	1.47	B	0.9	B
<b>DA</b>	1.21	B	2.72	<b>A</b>
<b>EL</b>	2.55	<b>A</b>	1.05	B
<b>PN</b>	4.47	<b>A</b>	0.47	B
<b>BM</b>	0.5	B	0.21	B

A escala regional la variable con mayor contribución para ambas especies fue la distancia a cuerpos de agua (*P. concolor*;  $\bar{x}$ : 12.45 y *P. onca*;  $\bar{x}$ : 5.95) y la variable con menor contribución fue temperatura para *P. concolor*;  $\bar{x}$ : 0.37 y la precipitación para *P. onca*;  $\bar{x}$ : 1.07. De acuerdo con los umbrales de Jenks para *P. concolor* las variables precipitación, distancia a cuerpos de agua y elevación y para *P. onca* las variables de huella humana, distancia a cuerpos de agua, elevación y biomasa aérea resultaron con alta importancia relativa (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Importancia relativa de las variables a escala regional. TM: Temperatura, PR: Precipitación, HM: Huella humana, DA: Distancia a cuerpos de agua, EL: Elevación, BM: Biomasa aérea, Jenks: Umbral natural de Jenks, A: Variables con alta importancia relativa, B: Variables con baja importancia relativa.

<b>Variable</b>	<b><i>P. concolor</i></b>	<b>Jenks</b>	<b><i>P. onca</i></b>	<b>Jenks</b>
<b>TM</b>	0.37	B	3.22	B
<b>PR</b>	3.75	<b>A</b>	1.07	B
<b>HM</b>	0.87	B	4	<b>A</b>
<b>DA</b>	19.03	<b>A</b>	7.8	<b>A</b>
<b>EL</b>	12.45	<b>A</b>	5.95	<b>A</b>
<b>BM</b>	1.65	B	5.6	<b>A</b>

## DISCUSIÓN

En este trabajo se evaluó la importancia relativa de diferentes variables ambientales en explicar los patrones de distribución del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en dos escalas espaciales: continental y regional. La hipótesis que se planteó fue que a escala regional la idoneidad ambiental y la presencia del jaguar y el puma serán mayormente explicadas por atributos de vegetación, topográficos y de impacto antropogénico; mientras que a escala continental serán determinadas principalmente por factores climáticos.

Inicialmente, es importante mencionar que es necesario considerar la selección de las variables ambientales que se van a utilizar al momento de realizar modelos de distribución espacial o de idoneidad ambiental ya que las conclusiones a las que se lleguen podrían deducirse como más confiables. Por ejemplo, en un estudio realizado por Atauchi, (2018) en *Phytotoma raimondii* (una especie de ave endémica de los bosques secos del norte de Perú) se concluyó que la inclusión de las interacciones bióticas mejora los modelos de nicho ecológico. Esto es consistente con la hipótesis del ruido Eltoniano, la cual establece que las interacciones bióticas influyen a escala fina y sólo raramente se manifestarán en efectos geográficos a escala gruesa (Pearson y Dawson, 2003 y Soberón y Nakamura, 2009).

Es por esta razón que la selección de variables debería estar fundamentada dependiendo de la escala y la extensión en la que se plantea la pregunta biológica a resolver (Pearson y Dawson, 2003), la relevancia de la variable para la biología de la especie, el aporte de cada variable al modelo y la correlación espacial que exista entre las variables, tratando de evitar en lo posible la colinealidad y por tanto, el aporte de la misma información al modelo (Mota-Vargas *et al.*, 2019). Ya que, al describir cómo varía la contribución de cada variable ambiental a través de las

escalas se producen modelos más precisos, centrados en el organismo, que son biológicamente más significativos y estadísticamente, a menudo más poderosos que un marco de escala fija (McGarigal *et al.*, 2016; Atzeni *et al.*, 2020).

La propuesta de incluir una capa de sesgo que dirija la distribución de los puntos de fondo ('background data') a regiones que han sido bien muestreadas (Dudik y Phillips, 2005 y Phillips *et al.*, 2009), resultó en modelos más informativos. Esto coincide con las recomendaciones de los autores de Maxent, quienes sugieren que este protocolo mejora el rendimiento de modelos para una variedad de enfoques SDM y tipos de datos (Phillips *et al.*, 2009), así como trabajos donde se ha observado una disminución en los errores de omisión (Kramer-Schadt *et al.*, 2013). La implementación de una covariable que corrija el sesgo espacial es una propuesta que no ha sido utilizada anteriormente en otros estudios con felinos. La generación de modelos a partir de datos que provienen de repositorios en los que no se lleva a cabo algún protocolo de corrección del sesgo espacial, por lo general tienden a representar de manera sesgada las preferencias ambientales de las especies (Edwards *et al.*, 2006; Leitão *et al.*, 2011; Bystrakova *et al.*, 2012). Por lo tanto, sus predicciones deben tomarse con cautela (Reddy y Davalos, 2003; Kadmon *et al.*, 2004; Costa *et al.*, 2009; Phillips *et al.*, 2009; Leitão *et al.*, 2011; Fourcade *et al.*, 2013; Beck *et al.*, 2013; Syfert *et al.*, 2013). Además, es importante mencionar que existen muchos otros componentes que influyen en la distribución de las especies, como los factores bióticos, así como la plasticidad de las especies para adaptarse y/o beneficiarse de cambios derivados de las actividades antropogénicas (López-Sandoval *et al.*, 2015). En el caso de los grandes felinos como depredadores activos, estos dependen altamente de la disponibilidad de presas y en áreas donde esta disponibilidad disminuye, su tamaño

poblacional también decrece, aún en condiciones climáticamente favorables (Bayne *et al.*, 2008; Real *et al.*, 2008).

La predicción de la distribución realizada en esta investigación para el jaguar coincide, en lo general, con el área ocupada que se ha estimado en estudios previos donde se reporta que su distribución abarca desde Arizona y Nuevo México, en el sur de Estados Unidos, hasta Argentina (Seymour, 1989; Brown y López-González, 2000; Brown y López-González, 2001 y McCain y Childs, 2008). La distribución del puma que se obtuvo en este trabajo también presenta un patrón geográfico similar al que se ha reportado previamente; desde el centro de Canadá hasta el sur de Argentina y Chile (Anderson, 1983; Chávez, 2006 y Hall, 1981). El modelo regional de *P. concolor* parece representar adecuadamente la distribución conocida de esta especie en la PBPY (Chávez y Ceballos, 2006; Ávila-Nájera *et al.*, 2015; Ávila-Nájera *et al.*, 2018 y Pérez-Irineo *et al.*, 2019). Por el contrario, el modelo de *P. onca* muestra un sesgo geográfico hacia la base de la PBPY y falla en predecir algunas zonas de la región en las que se sabe que esta especie se encuentra presente (Flores y Gerez 1994; Ceballos y Oliva 2005; Chávez y Ceballos, 2006 y Tovar y Villanueva, 2009). Esto se explica por la distribución geográfica de los registros de presencia utilizados para esta temporalidad, los cuáles estuvieron ubicados principalmente en Guatemala y Belice, y en la zona sur de México. Siendo los ambientes de la base de la península climáticamente muy diferentes a la zona centro y norte (mayor precipitación y menor temperatura) el algoritmo no fue capaz de identificar condiciones adecuadas para la especie en sitios más secos y calientes. No obstante, esto no significa un problema importante para la pregunta de investigación planteada en este estudio, ya que el objetivo no era representar su distribución actual o histórica en la PBPY. La modelación fue utilizada como parte del análisis sobre la contribución que presentan las variables ambientales en explicar sus patrones de distribución.

Por otra parte, en cuanto a la importancia relativa de las variables. Puede decirse que, a escala continental la variable con mayor importancia relativa para *P. concolor* y *P. onca* fue la temperatura. Esto es consistente con otros trabajos realizados anteriormente con esta especie (Rodríguez-Soto *et al.*, 2011 y Torres *et al.*, 2012) y con *P. concolor* (Zanin y Dos Santos, 2019). Incluso se ha podido observar en estudios con otros felinos (Wilting *et al.*, 2010; Marino *et al.*, 2011; Forrest *et al.*, 2012 y Peterson *et al.*, 2014), en donde se ha concluido que las variables climáticas pueden predecir apropiadamente su distribución (Zanin y Dos santos, 2019). Con respecto a la escala regional, la variable con mayor importancia relativa para ambas especies fue la distancia a cuerpos de agua. Posiblemente, esta variable fue identificada debido a que los cuerpos de agua son un factor importante en el hábitat, ya que son utilizados como refugio, sitios de descanso durante las horas más calurosas del día y son la principal fuente de abastecimiento de agua para satisfacer las necesidades fisiológicas de muchas especies (Aranda, 1990; Hernández-Betancourt *et al.*, 1996 y Hernández-Huerta *et al.*, 2000) Además, cabe señalar que los requerimientos de agua son mayores para herbívoros (Wolff, 2001). Por lo que es común encontrar ungulados en zonas cercanas a las aguadas (Owen-Smith, 1996) y los ungulados llegan a constituir hasta el 70% de la dieta de estas especies (Iriarte *et al.*, 1990 y Riley, 1998). Por lo tanto, es de esperarse que los felinos se encuentren cerca tanto para cubrir sus necesidades como para cazar a sus presas.

Particularmente para *P. concolor* en la escala continental. Las variables de características topográficas pendiente y elevación fueron las siguientes determinadas como de mayor importancia relativa por el umbral de Jenks. Asimismo, la variable de elevación se vio destacada en la escala regional. Esto es congruente con otros estudios realizados que reportan una fuerte relación positiva entre la probabilidad de presencia del puma, la elevación y los sitios con pendientes escarpadas (Monroy-Vilchis *et al.*, 2007;

Angelieri *et al.*, 2016). De igual manera la variable de precipitación fue contribuyente para los modelos a escala regional. Rosas-Rosas *et al.*, (2008) estimaron que la biomasa de los artiodáctilos (un grupo importante por ser de las principales presas de los grandes felinos), aumenta en zonas con altas precipitaciones ya que permiten alta productividad primaria (Mandujano y Naranjo, 2010). De la torre y Torres-Knoop, (2014) también encontraron que esta variable fue la de mayor contribución en su estudio. Esto puede atribuirse a que ésta determina la distribución y abundancia de las presas potenciales de los pumas, ya que, a su vez éstas dependen de los diferentes tipos de vegetación. Esta selección de la especie se sabe que se debe a que estos hábitat les ofrecen lugares para refugiarse, acechar a sus presas, descansar, y mayor seguridad para resguardar y proteger a sus crías (Belden *et al.*, 1988; Logan y Sweanor, 2001; Sunquist y Sunquist, 2002 y Navarro-Serment *et al.*, 2005).

Por otro lado, para *P. onca* la variable distancia a cuerpos de agua fue la segunda con mayor contribución a escala continental. Esto coincide con otros estudios que han mostrado que los jaguares están más asociados con características hidrológicas (es decir, ríos y arroyos; Sollmann *et al.*, 2012 y Núñez-Pérez y Miller, 2019). A escala regional las variables de huella humana, elevación y biomasa aérea fueron más relevantes. Otros autores han encontrado que esta especie suele ubicarse en sitios con vegetación densa, alejado de los asentamientos humanos y con pendientes pronunciadas. Posiblemente el jaguar busca este tipo de ambientes porque presenta menos perturbación humana y, por lo tanto, los encuentros son menos frecuentes (Navarro-Serment *et al.*, 2005; Sunquist y Sunquist, 2002 y Monroy-Vilchis *et al.*, 2007) y probablemente debido a que presenta una mayor vulnerabilidad a la perturbación humana y al cambio de uso de tierra en comparación con los pumas (Sunquist y Sunquist, 2002; Scognamillo *et al.*, 2003; Silveira 2004 y Foster, 2008).



## **CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES**

Es relevante que al momento de realizar modelos de distribución de especies se tenga en cuenta la pregunta de investigación que se plantee responder. Cuando se generan modelos a escalas gruesas es importante saber que lo que se obtendrá como resultado serán modelos más relacionados con los límites generales del rango climático de las especies pero si se busca un estudio a una escala fina se recomienda que se tengan en cuenta factores tales como la biología, ecología y en general, incorporar variables de estructura de paisaje como las ya mencionadas en este estudio con el fin de mejorar el poder predictivo de los modelos y contar con mejores resultados.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 🐾 Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B. y Anderson, R. P. (2015). spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38, 541–545.
- 🐾 Anadón, J.D., Graciá, E., Botella, F., Giménez, A., Fahd, S. y Fritz, U. (2015). Individualistic response to past climate changes: niche differentiation promotes diverging Quaternary range dynamics in the subspecies of *Testudo graeca*. *Ecography*, 38, 956-966.
- 🐾 Anderson, A. E. (1983). A critical review of literature on puma (*Felis concolor*). In: Anderson, A. Colorado Division Wildlife Special Report. Colorado Division of Wildlife. EUA. 54:1-91 Pp.
- 🐾 Angelieri, C., Adams-Hosking, C., Ferraz, K., Souza, M. y Mcalpine, C. (2016). Using Species Distribution Models to Predict Potential Landscape Restoration Effects on Puma Conservation. *PloS one*. 11. e0145232. 10.1371/journal.pone.0145232.
- 🐾 Aranda, M. (2000). Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México. 212 p.
- 🐾 Aranda, M. (1990). *El jaguar (Panthera onca) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, México: morfometría, hábitos alimentarios y densidad de población*. Tesis de Maestría, Programa Regional de Manejo de Vida Silvestre para Mesoamérica y el Caribe. Universidad Nacional Costa Rica.
- 🐾 Arce, F.S. (2016). Análisis de la distribución potencial del jaguar en la amazonía ecuatoriana para la identificación de áreas prioritarias de conservación. Tesis de Maestría. Universidad de las Fuerzas Armadas. Sangolqui, Ecuador. 80pp.
- 🐾 Arias-Alzate, A. (2012). Distribución geográfica potencial actual y futura del jaguar (*Panthera onca*) en Colombia: implicaciones para su conservación.
- 🐾 Atauchi, P. (2018). Efecto de las interacciones bióticas y abióticas en los modelos de nicho ecológico y su enfoque bajo el cambio climático. [Tesis de licenciatura, Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco]. Repositorio institucional
- 🐾 Atzeni, P., Bugiotti, F., Cabibbo, L., y Torlone, R. (2020). Data modeling in the NoSQL world. *Computer Standards & Interfaces*, 67, 103149.
- 🐾 Ávila-Nájera, D. M., Chávez, C., Lazcano-Barrero, M. A, Pérez-Elizalde, S., y Alcántara-Carbajal, J. L. (2015). Estimación poblacional y conservación de felinos (Carnívora: Felidae) en el norte de Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical*, 63(3), 799-813. Retrieved

October 18, 2022, from [http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442015000300799&lng=en&tlng=es](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442015000300799&lng=en&tlng=es).

- ☼ Ávila-Nájera, D. M., Chávez, C., Pérez-Elizalde, S., Guzmán-Plazola, R. A., Mendoza, G. D. y Lazcano-Barrero, M. A. (2018). Ecology of Puma concolor (Carnívora: Felidae) in a Mexican tropical forest: adaptation to environmental disturbances. *Revista de Biología Tropical*, 66(1), 78-90. <https://dx.doi.org/10.15517/rbt.v66i1.27862>
- ☼ Azevedo, F.C.C. y Murray, D.L. (2007). Evaluation of potential factors predisposing livestock to predation by jaguars. *J Wildl Manag* 71:2379–2386
- ☼ Baker, R. J., C. J. Phillips, R. D. Bradley, J. M. Burns, D. Cooke, G. F. Edson, D. R. Haragan, C. Jones, R. R. Monk, J. T. Montford, D. J. Schmidly y N. C. Parker. (1998). Bioinformatics, museums, and society: integrating biological data for knowledgebased decisions. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech Univ* 187: 1-4. Funk, V. A., M. F. Zermoglio y N. Nasir. (1999). Testing the use of specimen collection data and GIS in biodiversity exploration and conservation decision making in Guyana. *Biodiversity and Conservation* 8: 727–751.
- ☼ Bayne, E. M., Boutin, S., y Moses, R. A. (2008). Ecological factors influencing the spatial pattern of Canada lynx relative to its southern range edge in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 86, 1189-1197.
- ☼ Barrera, A. (1962). La península de Yucatán como provincia biótica. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 23:71-105.
- ☼ Becerra-López, J.L., Rosales-Serna, R., Ehsan, M., Becerra-López, J.S., Czaja, A., Estrada-Rodríguez, J.L. *et al.*, (2020). Climatic Change and Habitat Availability for Three Sotol Species in México: A Vision towards Their Sustainable Use. *Sustainability*, 12, 1-1.
- ☼ Beck J, Boller M, Erhardt A, Schwanghart W (2013) Spatial bias in the GBIF database and its effect on modelling species' geographic distributions. *Ecol Inform* 19: 10–15.
- ☼ Beck, T., Becham, J., Beier, P., Hofstra, T., Hornocker, M., Lindzey, F., Logan K., Pierce, B., Quigley, H., Ross, I., Shaw H., Sparrowe, R. y Torres, S. (2005). Guía de manejo del puma. Grupo de trabajo de manejo del puma. *Wild Futures*-7
- ☼ Belden, R. C., Frankenberger, W. B., McBride, R. T., y Schwikert, S. T. (1988). Panther Habitat Use in Southern Florida. *The Journal of Wildlife Management*, 52(4), 660–663. <https://doi.org/10.2307/3800927>
- ☼ Benseny, G. (2020). Visión Geográfica del continente americano. Facultad de ciencias económicas y sociales. Universidad del Mar del Plata. Disponible en: <http://nulan.mdp.edu.ar/3331/1/u1-benseny-2020.pdf>

- 🐾 Bertoncello, R., García, P., López, R. S., Castro, H., Minvielle, S. y Zuzman, P. (1996). Geografía. Sociedades y Espacios de América. Editorial Santillana. Argentina.
- 🐾 Briones-Salas, M., Lavariega, M. y Lira-Torres, I. (2012). Distribución actual y potencial del jaguar (*Panthera onca*) en Oaxaca, México. *Revista mexicana de biodiversidad*. 83. 246-257. 10.22201/ib.20078706e.2012.1.1149.
- 🐾 Brown, D.E. y C.A. López González. (2001). *Borderland Jaguars*. University of Utah Press, Salt Lake City, UT.
- 🐾 Brown, J. H. y M. V. Lomolino. (1998). Distribution of single species. Pp. 61-93. *En: Biogeography*. Brown, J. H y M. V. Lomolino (eds.). Segunda edición. Simaver Associates, Incorporation. Massachussets.
- 🐾 Burt, W.H. (1943). Territoriality and home ranges concepts as applied to mammals. *J. Mammal*. 24:236–352
- 🐾 Bystriakova, N., Peregrym, M., Erkens, R.H.J., Bezsmertna, O., Schneider, H. (2012) Sampling bias in geographic and environmental space and its effect on the predictive power of species distribution models. *Syst Biodivers* 10: 1–11.
- 🐾 Carbone, C., Teacher, A., Rowcliffe, J. (2007) The costs of carnivory. *PLoS Biol* 5:1–6
- 🐾 Carnevali, G., Tapia-Muñoz, J.L., Duno de Stefano, R. y Ramírez, I.M. (2010). Flora ilustrada de la Península de Yucatán: Listado Florístico. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Mérida.
- 🐾 Cavalcanti, S.M. y Gese, E.M. (2009). Spatial ecology and social interactions of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil. *J Mammal* 90:935–945
- 🐾 Ceballos, G y Oliva, G. (Coords.). (2005). Los mamíferos silvestres de México. CONABIO/Fondo de Cultura Económica. México. 986 p
- 🐾 Ceballos, G., List, R., Medellín, R., Bonacic, C. y Pacheco, J. (2010). Los felinos de América. *Cazadores sorprendentes*.
- 🐾 Ceballos, G., H. Zarza, G. Cerecedo-Palacios, M. A. Lazcano Barrero, M. Huerta, A. de la Torre, Y. Rubio & J. Job. (2018). Corredores biológicos y áreas prioritarias para la conservación del jaguar en México. Alianza Nacional para la Conservación del Jaguar, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). México, 28 pp.
- 🐾 Charre-Medellín, J. F., Monterrubio-Rico, T. C., Guido-Lemus, D., y Mendoza, E. (2015). Patrones de distribución de felinos silvestres (Carnívora: Felidae) en el trópico seco del Centro-Occidente de México. *Revista de Biología Tropical*, 63(3), 783-797.
- 🐾 Chávez, C. (2006). *Puma concolor*. 364-367 Pp, en: Los mamíferos silvestres de México. (Ceballos G. y G. Oliva, eds.) Comisión para el

Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica. México.

- 🐾 Chávez, C. y Ceballos, G. (2006). Memorias del Primer Simposio. El Jaguar Mexicano en el Siglo XXI: Situación Actual y Manejo. CONABIO-Alianza WWF Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- 🐾 Chávez, C. y Zarza, H. (2009). Distribución potencial del hábitat del jaguar y áreas de conflicto humano-jaguar en la Península de Yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología*. 13. 46-62.
- 🐾 Chávez-Tovar, C. (2010). Ecología y conservación del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la región de Calakmul y sus implicaciones para la conservación de la península yucatán. [Tesis de doctorado, Universidad de Granada] digibug, Universidad de Granada.
- 🐾 Chavez-Tovar, J.C. (2009). Puma (*Puma concolor*). En: Ceballos G. y Oliva G. (eds.) Los mamíferos silvestres de México. CONABIO-UNAM-Fondo de Cultura Económica México, D.F. 364-367 p.
- 🐾 Cinta-Magallón, C. C. (2008). Construcción y validación de un modelo de nicho ecológico para jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la Sierra Madre de Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, 67 pp.
- 🐾 CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especie Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres). (2010). Apéndices I, II y III en vigor a partir del 24 de julio de 2010. <http://www.cites.org/>. Consultado el 28 de agosto del 2021.
- 🐾 Cobos, M.E., Peterson, A.T., Barve, N. y Osorio-Olvera, L. (2019). KUENM: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* 7:e6281, 15.
- 🐾 Colwell, R. K. y Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106, 19644–19650.
- 🐾 Conde, D.A.; Colchero, F.; Zarza, H.; Christensen, N.L.; Sexton, J.O.; Manterola, C. (2010). Sex matters: modeling male and female habitat differences for jaguar conservation. *Biol Conserv.* 143:1980–1988.
- 🐾 Costa, G.C., Nogueira, C., Machado, R.B., Colli, G.R. (2009). Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: a field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodivers Conserv* 19: 883–899.
- 🐾 Craighead, K. A. (2019). "A Multi-Scale Analysis of Jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) Habitat Selection and Conservation in the Narrowest Section of Panama." *Dissertations & Theses*. 474.

- ☯ Cuervo-Robayo, A. y Monroy-vilchis, O. (2012). Distribución potencial del jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) en Guerrero, México: persistencia de zonas para su conservación. *Revista de Biología Tropical*. 60. 1357-1367. 10.15517/rbt.v60i3.1813.
- ☯ Currier, M. J. P. (1983). *Felis concolor*. *Mammalian Species* 200:1-7.
- ☯ De la Torre, J. A., y Torres-Knoop, L. (2014). Distribución potencial del puma (*Puma concolor*) en el estado de Aguascalientes, México. *Revista Mexicana De Mastozoología (Nueva Época)*, 4(2), 45–56.
- ☯ Dudik, M., Schapire, R.E., Phillips, S.J. (2005). Correcting sample selection bias in maximum entropy density estimation. Appearing in *Advances in Neural Information Processing Systems*. Vol. 18.
- ☯ Dungan, J. L., Perry, J. N., Dale, M. R. T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M.-J., Jakomulska, A., Miriti, M. y Rosenberg, M. S. (2002). A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25: 626-640.
- ☯ Echeverría, M. J. y Capuz S. M., (2020), *Geografía 2: Sociedades y espacios de América*. Editorial AZ. ISBN 978-987-35-0444-0
- ☯ Edwards, T.C., Cutler, D.R., Zimmermann, N.E., Geiser, L. y Moisen, G.G. (2006). Effects of sample survey design on the accuracy of classification tree models in species distribution models. *Ecol Modell* 199: 132–141.
- ☯ Elbroch, L. M., y Wittmer, H. U. (2012). Puma spatial ecology of in open habitats with aggregate prey. *Mammalian Biology* 77:377–384.
- ☯ Elith, J., Kearney, M., Phillips, S.J. (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods Ecol Evol* 1: 330–342.
- ☯ Elith, J., Graham, C., Anderson, R., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmas, R., Huettmann, F., Leathwick, J., Lehman, A. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29:129-151.
- ☯ Emmons, L. (1987). Comparative Feeding Ecology of Felids in a Neotropical Rain-Forest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 20. 271-283. 10.1007/BF00292180.
- ☯ Espadas, M. C., Durán, R. y Argáez, J. (2003). Phytogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatán Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic method and parsimony analysis of endemism. *Diversity and Distributions*. 9. 313 - 330. 10.1046/j.1472-4642.2003.00034.x.
- ☯ Espinosa, D., Aguilar, C. y Escalante, T. (2001). Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. In *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*, J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 31-37.

- ☼ Estrada-Loera, E. (1991). Phytogeographic Relationships of the Yucatán Península. *Journal of Biogeography* 19:687-697.
- ☼ Felícimo, A.M., Muñoz, J., Villalva, C. y Mateo, R.G. (2011). Análisis de impactos y vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. Oficina Española de Cambio Climático, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- ☼ Ferraz, M., Paschoaletto, K., Ferraz, S., Cunha, P., Beisiegel, B. y Breitenmoser, C. (2012). Species Distribution Modeling for Conservation Purposes. *NATUREZA & CONSERVACAO*. 10. 214. 10.4322/natcon.2012.032.
- ☼ Flores V. y Gerez, P. (1994). Biodiversidad y Conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. 2 edición. CONABIO-UNAM. México. 439 pp.
- ☼ Forrest, J.L., Wikramanayake, E., Shrestha, R., Areendran, G., Gyeltshen, K., Maheshwari, A., Mazumdar, S., Naidoo, R., Thapa, G.J. y Thapa, K., (2012). Conservation and climate change: assessing the vulnerability of snow leopard habitat to treeline shift in the Himalaya. *Biol. Conserv.* 150, 129–135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.001>.
- ☼ Fortin, M.J. y Dale, M.R.T. (2005). *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge
- ☼ Foster, R.J., Harmsen, B.J., Doncaster, C.P. (2008) The ecology of jaguars (*Panthera onca*) in a human-influenced landscape. Dissertation, University of Southampton
- ☼ Fourcade, Y., Engler, J.O., Besnard, A.G., Rodder, D. y Secondi, J. (2013) Confronting expert-based and modelled distributions for species with uncertain conservation status: a case study from the Corncrake (*Crex crex*). *Biol Conserv* 167: 161–171.
- ☼ Funk, V. A., Zermoglio, M. F. y Nasir, N. (1999). Testing the use of specimen collection data and GIS in biodiversity exploration and conservation decision making in Guyana. *Biodiversity and Conservation* 8: 727–751.
- ☼ García, M. (2008). Modelos predictivos de riqueza de diversidad vegetal. Comparación y optimización de métodos de modelado ecológico. Memoria de Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Ciencias Biológicas. Departamento de Biología Vegetal I. Madrid, España. 188 p.
- ☼ García, D. (2006). Capítulo 2. El concepto de escala y su importancia en el análisis espacial. En *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones* (eds. Maestre, F. T., Escudero, A. y Bonet, A.), pp 000-000. AEET-URJ-CAM. Madrid.
- ☼ Garza-Lopez, M., Ortega-Rodriguez, J., Zamudio, F., López-Toledo, J., Domínguez-Álvarez, F. y Saenz-Romero, C. (2016). Calakmul como

- refugio de *Swietenia macrophylla* King ante el cambio climático. *Botanical Sciences*. 94. 10.17129/botsci.500.
- 🐾 Gittleman, J.L. y Harvey, P.H. (1982). Carnivore home range size, metabolic needs and ecology. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10:57–63
- 🐾 Goldman, E. A. y Moore, R. T. (1945). The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammology* 26:347-361. Goloboff, P. A. 1993. NONA, versión 2.0. Publicado por el autor. Tucumán
- 🐾 González-Saucedo, Z.Y. (2011). Conectividad funcional para el puma (*Puma concolor*) en el centro de México. Universidad Autónoma de Querétaro. Tesis de Maestría.
- 🐾 Guisan, A. y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, v. 8, n. 9, p. 993-1009. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- 🐾 Guisan, A. y Zimmermann, N. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling*. Ecological Modelling. 135. 147-186. 10.1016/S0304-3800(00)00354-9.
- 🐾 Hall, E.R. (1981). *The Mammals of North America*. Volume I. John Wiley and Sons. New York. EUA
- 🐾 Hatten, J., Averill-Murray, A. y Pelt, W. (2009). A Spatial Model of Potential Jaguar Habitat in Arizona. *Journal of Wildlife Management*. 69. 1024-1033.
- 🐾 Herfindal, I., Linnell, J., Odden, J., Nilsen, E., Andersen, R. (2005). Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *J. of Zool. Lond.* 265:63–71.
- 🐾 Hernández-Betancourt, S.F., Sánchez-Cordero, V., Sosa-Escalante, J. y A. Segovia. (1996). Lista anotada de los mamíferos terrestres de la Reserva de Dzilam, Yucatán, México. *Listados faunísticos de México*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 7:1-39.
- 🐾 Hernández-Huerta, A., Sosa, V. J., Aranda, J. M., y Bello, J. (2000). Records of Small Mammals in the Calakmul Biosphere Reserve, Yucatán Peninsula. *The Southwestern Naturalist*, 45(3), 340–344. <https://doi.org/10.2307/3672840>
- 🐾 Hernandez-Santin, L., Harveson, P.M. y Harveson, L.A. (2012). Suitable habitat for cougars (*Puma concolor*) in Texas and Northern Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 57(3):314–318.
- 🐾 Hijmans, R.J. y Elith, J. (2012). Species distribution modeling with R. <http://cran.rproject.org/web/packages/dismo/vignettes/dm.pdf>.
- 🐾 Ibarra-Manríquez, G., Villaseñor, J. L. Durán, R. y Meave, J. (2002). Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatán Peninsula. *Journal of Biogeography* 29:17-29.
- 🐾 Iriarte, J. A., Franklin, W. L., Johnson, W. E. y Redford, K. H. (1990). Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia*, 85(2), 185-190 Pp.



- 🐾 Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Okarma, H. y Kowalczyk, R. (2002). Movement pattern and home range use by the Eurasian lynx in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ann Zool Fenn* 39:29–41
- 🐾 Kadmon, R., Farber, O., Danin, A. (2004). Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecol. Appl.* 14: 401–413.
- 🐾 Knight, J. E. (1994). Mountain lions (*Felis concolor*). University of Nebraska- Lincoln. Extension Wildlife Specialist, Animal and Range Sciences, Montana State University Bozeman.
- 🐾 Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., Stillfried, M., Heckmann, I., Scharf, A., Augeri, D., Cheyne, S., Hearn, A., Ross, J., Macdonald, D., Mathai, J., Eaton, J., Marshall, A., Semadi, G., Rustam, R. y Wilting, A. (2013). The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions*. 19. 1366-1379. 10.1111/ddi.12096.
- 🐾 LaRue, M.A. (2005). Predicting potential habitat and dispersal corridors for cougars in midwestern North America using least-cost path methods. *Ecological Modelling*. 212(212):372-381.
- 🐾 Lee, J. C. (1980). An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula. Miscellaneous publication Museum of Natural History, University of Kansas 67:1-75.
- 🐾 Leitao, P.J., Moreira, F., Osborne, P.E. (2011). Effects of geographical data sampling bias on habitat models of species distributions: a case study with steppe birds in southern Portugal. *Int. J. Geogr. Inf. Sci.* 25: 439–454.
- 🐾 Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1976.
- 🐾 Lindstedt, S.L.; Miller, B.J.; Buskirk, S.W. (1986). Home range, time, and body size in mammals. *Ecol* 67(2):413–418
- 🐾 Logan, K. y Swenar, L. (2001). Desert Puma Evolutionary Ecology and Conservation of an Enduring Carnivore. Island Press. Washington. EE. UU.
- 🐾 Lopez-Sandoval, J. A., Lopez-Mata, L., Cruz-Cardenas, G., Vibrans, H., Vargas, O. y Martinez, M. (2015). Modelado de los factores ambientales que determinan la distribución de especies sinantrópicas de *Physalis*. *Botanical Sciences*, 93(4), 755–764. <https://doi.org/10.17129/botsci.192>
- 🐾 Lundell, C. L. (1934). Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatán Peninsula. *Contributions to American Archaeology* 12:257-321.
- 🐾 Mandujano, S, y Naranjo, E. (2010). Ungulate biomass across a rainfall gradient: A comparison of data from neotropical and palaeotropical forests and local analyses in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 26. 13 - 23. 10.1017/S0266467409990411.

- ☞ Marino, J., Bennett, M., Cossios, D., Iriarte, A., Lucherini, M., Pliscoff, P., Sillero-Zubiri, C., Villalba, L. y Walker, S. (2011). Bioclimatic constraints to Andean cat distribution: a modelling application for rare species. *Divers. Distrib.* 17, 311–322. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00744.x>.
- ☞ Martínez, N. (2010). *Apuntes sobre modelación de nichos ecológicos*. México D.F: Laboratorio de ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México.
- ☞ Martínez-Méndez, N., Aguirre-Planter, E., Eguiarte, L. E., & Jaramillo-Correa, J. P. (2016). Ecological niche modeling of species of the genus *Abies* (Pinaceae) in Mexico: Some taxonomic and conservation implications. *Botanical Sciences*, 94(1), 5-24. <https://doi.org/10.17129/botsci.508>.
- ☞ McCain, J.L. y Childs, J. (2008). Evidence of resident jaguars (*Panthera onca*) in the Southwestern United States and the implications for conservation. *Journal of Mammalogy*, 89 pp. 1-10.
- ☞ McGarigal, K., Wan, H. Y., Zeller, K., Timm, B. y Cushman, S. (2016). Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology*. 31. [10.1007/s10980-016-0374-x](https://doi.org/10.1007/s10980-016-0374-x).
- ☞ Merow, C., Smith, M. y Silander, J. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species distributions: What it does, and why inputs and setting matter. *Ecography*, 36:1058- 1069.
- ☞ Minjarez, V.L. (2013). Análisis de la distribución del puma (*Puma concolor*) en la Sierra la Giganta, Baja California Sur. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Baja California Sur. 88 pp.
- ☞ Miranda, F. (1958). Estudios acerca de la vegetación. En: (E. Beltran, ed.). Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. Tomo II: 215-271. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables México.
- ☞ Monroy-vilchis, O., Rodríguez-Soto, C. y Zarco-González, M. (2007). Distribución, uso de hábitat y patrones de actividad del puma y jaguar en el Estado de México.
- ☞ Monroy-Vilchis, O.; Gómez, Y. y Urios, V. (2009). Food niche of *Puma concolor* in Central Mexico. *Wildlife Biology*. 15:97-105 Pp.
- ☞ Morales, N. (2012). Modelos de distribución de especies: Software Maxent y sus aplicaciones en conservación. *Revista de Conservación Ambiental*, 2(1):1-5
- ☞ Morato, R.G., Stabach, J.A., Fleming, C.H., Calabrese, J.M., de Paula R.C., Ferraz, K.M.P.M., Kantek, D.L.Z., Miyazaki, S.S., Pereira, T.D.C., Araujo, G.R., Paviolo, A., De Angelo, C., Di Bitetti, M.S., Cruz, M. P., Lima, F., Cullen, L., Sana, D.A., Ramalho, E.E., Carvalho, M.M., Soares, F.H.S., Zimbres, B., Silva, M.X. Moraes, M.D.F., Vogliotti, A., May, J.A., Haberfeld, M., Rampim, L., Sartorello, L., Ribeiro, M.C. y Leimgruber, P.

- (2016). Space use and movement of a neotropical top predator: the endangered jaguar. *PLoS One* 11(12):1–17
- ☞ Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:207-252.
- ☞ Mota-Vargas, C., Encarnación-Luévano, A., Ortega-Andrade, H.M., Prieto-Torres, D.A., Peña-Peniche, A., Rojas-Soto, O.R. (2019). Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, pp. 39-63.
- ☞ Muñoz-Reja, L.M. (2018). Elaboración de un modelo predictivo de distribución potencial del cultivo *Chenopodium quinon wild*. Basado en necesidades edafoclimáticas con objeto de determinar las zonas de correcta adaptación en Extremadura. Tesis. Universidad de Extremadura.  
[https://dehesa.unex.es/bitstream/10662/7606/1/TFMUEX\\_2018\\_Mu%C3%B1oz-Reja\\_Mora.pdf](https://dehesa.unex.es/bitstream/10662/7606/1/TFMUEX_2018_Mu%C3%B1oz-Reja_Mora.pdf)
- ☞ Muzzachiodi, N., Sabattini, J., Chimento, N. y Sabattini, R. A. (2020). Historia natural *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) en la provincia de entre ríos: modelando su distribución actual y las áreas prioritarias para su conservación.
- ☞ Navarro-Serment, C.J., López-González, C.A. y Gallo-Reynoso, J.P. (2005). Occurrence of jaguar (*Panthera onca*) in Sinaloa, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 50: 102–106.
- ☞ Nogués, B.D. (2003). El estudio de la distribución espacial en la biodiversidad: Concepto y métodos. *Cuadernos de investigación geográfica*, 29,
- ☞ Nowell, K. y Jackson, P. (1996). *Wild Cats: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC. Gland, Switzerland.
- ☞ Nuñez, R. y Miller, B. (2019). Movements and Home Range of Jaguars (*Panthera onca*) and Mountain Lions (*Puma concolor*) in a Tropical Dry Forest of Western Mexico: Focus on Social Animals. 10.1007/978-3-030-03463-4\_14.
- ☞ Ortega-Huerta, M.A. y K.E. Medley. (1999). Landscape analysis of jaguar (*Panthera onca*) habitat using sighting records in the Sierra de Tamaulipas, Mexico. *Environmental Conservation*, 26:257-269
- ☞ Osborne, P.E., Suárez-Seoane, S. (2002). Should data be partitioned spatially before building large-scale distribution models? *Ecol. Modell.* 157: 249–259.
- ☞ Owen-Smith, N. (1996). Ecological guidelines for waterpoints in extensive protected areas. *South African Journal of Wildlife Research* 26:107-112.
- ☞ Payán Garrido, E. y Soto Vargas, C. (2012). *Los Felinos de Colombia*. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Instituto de

- Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt y Panthera Colombia. 48 pp.
- ☛ Payán Garrido, E., Moreno, O., Mejía, A., Fonseca, M. y Valderrama, C. (2015). I. Plan de Manejo para el jaguar (*Panthera onca*) en el Valle del Cauca, Colombia. Panthera Colombia y Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, Cali, Colombia. 56 pp.
  - ☛ Pearson, R. (2008). *Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners*. American Museum of Natural History: Center for Biodiversity and Conservation & Department of Herpetology.
  - ☛ Pearson, R.G. y Dawson, T.P. (2003) Predicting the Impacts of Climate Change on the Distribution of Species: Are Bioclimate Envelope Models Useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361-371. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
  - ☛ Pepe, M.S. (2000). Metodología de las características operativas del receptor. *Revista de la Asociación Estadounidense de Estadística*, 95, 308– 311.
  - ☛ Pérez-Irineo, G., Barrera, C., y Santos-Moreno, A. (2019). Densidad, idoneidad ambiental y nicho ecológico de cuatro especies de felinos americanos (Carnivora: Felidae). *Revista de biología tropical*. 67. 667-678.
  - ☛ Peterson, A. (2006). Uses and Requirements of Ecological Niche Models and Related Distributional Models. *Biodiversity Informatics*. 3. 10.17161/bi.v3i0.29.
  - ☛ Peterson, A. T., Papeş, M. y Soberón, J. (2015). Mechanistic and correlative models of ecological niches. *European Journal of Ecology*, 1, 28-38.
  - ☛ Peterson, A., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Mayer, E., Nakamura, M., y Bastos Araújo, M. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions (Monographs in population biology No. 49)*. New Jersey: Princeton University Press.
  - ☛ Peterson, A.T., Radoc, T., Hall, E., Kerbis Peterhans, J.C., Celesia, G.G., (2014). The potential distribution of the Vulnerable African lion *Panthera leo* in the face of changing global climate. *Oryx* 48, 555–564. <https://doi.org/10.1017/S0030605312000919>.
  - ☛ Phillips, S.J. (2008). Transferability, sample selection bias and background data in presence-only modelling: a response to Peterson, et al. (2007). *Ecography* 31:272–278.
  - ☛ Dudík, M., Elith, J., Graham, C., Lehmann, A., Leathwick, J. y Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecological applications: a publication of the Ecological Society of America*. 19. 181-97. 10.1890/07-2153.1.

- ☼ Phillips, S. J., Dudik, M., Schapire, R. E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. En: Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, Banff, Canada, 655-662 pp.
- ☼ Phillips, S. J., Dudik, M., Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231-259
- ☼ Phillips, S. J., Dudík, M. y Schapire E. R. (s/f.). Una breve guía didáctica sobre MaxEnt. AT&T, Princeton University y el Centro para la Biodiversidad y Conservación del Museo Americano de Historia Natural. <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/tutorial/tutorial-in-spanish.doc>. (2 de noviembre de 2021).
- ☼ Ponder W., Carter, F., Flemons, G. A. y Chapman, P.R.R. (2001). Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biology* 15: 648–657.
- ☼ Portillo-Reyes, H. O., y Elvir, F. (2015). Registros y distribución potencial del jaguar (*Panthera onca*) en Honduras. *Revista Mexicana De Mastozoología (Nueva Época)*, 5(2), 55–65.
- ☼ Quigley, H. B., y Crawshaw Jr, P. G. (1992). A conservation plan for the jaguar *Panthera onca* in the Pantanal region of Brazil. *Biological Conservation*, 61(3), 149-157.
- ☼ Rabosky, D.L., Grudler, M., Anderson, C., Title, P., Shi, J.J., Brown, J.W. et al., (2014). BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 701-707.
- ☼ Real, R., Barbosa, A. M., Rodríguez, A., García, F. J., Vargas, J. M., Palomo, L. J., y Delibes, M. (2008). Conservation biogeography of ecologically interacting species: the case of the Iberian lynx and the European rabbit. *Diversity and Distributions*, 15, 390-400.
- ☼ Reddy, S. y Davalos, L.M. (2003). Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *J. Biogeogr.* 30: 1719–1727.
- ☼ Riley, S. (1998). Integration of environmental, biological, and human dimensions for management of mountain lions (*Puma concolor*) in Montana.
- ☼ Rödder, D. y Lötters, S. (2009). Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18: 674–687.
- ☼ Rodríguez, S. C. (2007). Distribución y uso de hábitat de Felinos en la Sierra Nanchititla, Estado de México. Universidad Autónoma del Estado de México. Tesis de Licenciatura.

- ☞ Rodríguez-Soto, C., Monroy-vilchis, O., Maiorano, L., Boitani, L., Faller, J., Briones, M., Nuñez, R., Rosas Rosas, O., Ceballos, G. y Falcucci, A. (2011). Predicting potential distribution of the jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: Identification of priority areas for conservation. *Diversity and Distributions*, 17, 350-361. 10.2307/41058183.
- ☞ Rosas, M. P. F. y Padilla, O. (2016). Modelamiento del nicho ecológico de ANOPHELES SPP. En el Ecuador mediante herramientas Geo-informáticas. Universidad de las Fuerzas Armadas ESPE. Carrera de Ingeniería Geográfica y del Medio Ambiente.
- ☞ Rosas - Rosas, O. C., y Valdez, R. (2010). The role of landowners in jaguar conservation in Sonora, Mexico. *Conservation Biology*, 24(2), 366-371.
- ☞ Rosas-Rosas, O.; Bender, L. y Valdez, R. (2008). Jaguar and Puma Predation on Cattle Calves in Northeastern Sonora, Mexico. *Rangeland Ecology & Management*, 61(5), 554-560 Pp.
- ☞ Ruiz-Gutiérrez, V., Zipkin, y E. F. (2011). Detection biases yield misleading patterns of species persistence and colonization in fragmented landscapes. *Ecosphere* 2(5): art61. doi:10.1890/ES10-00207.1
- ☞ Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F. 432 p.
- ☞ Sanderson, E.W., Redford, K.H., Chetkiewicz, C.L.B., Medellín, R.A., Rabinowitz, A.R., Robinson J.G. y Taber, A.B. (2002). Planning to Save a Species: The Jaguar as a Model. *Conservation Biology* 16: 58–72
- ☞ Schaller, G. B., y Crawshaw, P. G. (1980). Movement Patterns of Jaguar. *Biotropica*, 12(3), 161–168. <https://doi.org/10.2307/2387967>
- ☞ Scheldeman, X. y Van Zonneveld, M. (2010). Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution. Bioversity International, Rome, Italy. 179 p.
- ☞ Scognamillo, D., Maxit, I.E., Sunquist, M. y Polisar, J., (2003). Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *J. Zool.* 259, 269–279.
- ☞ Scott, J. M., Heglund, P. J., Morrison, M. L., Hafler, J. B., Raphael, M. G., Wall, W. A., y Samson, F. B. (2002). Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale. Island Press, Washington, EE.UU.
- ☞ SEMARNAT (Secretaría de medio ambiente y recursos naturales). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental–especies nativas de México de flora y fauna silvestres–categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio–lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 30 de diciembre del 2010:1-78.
- ☞ Seymour, K. L. (1989). *Panthera onca*. *Mammalian Species* 340: 1-9.
- ☞ Shcheglovitova, M., y Anderson, R. P. (2013). Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 269, 9-17.

- 🐾 Sillero, N., Barbosa, A.M., Martínez-Freiría, F. y Real, R. (2010). Los modelos de nicho ecológico en la herpetología ibérica: pasado, presente y futuro. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 21.
- 🐾 Silveira, L., (2004). Ecologia comparada e conservação da onça-pintada (*Panthera onca*) e onça-parda (*Puma concolor*), no Cerrado e Pantanal. Ph.D. thesis. University of Brasília, Brasília.
- 🐾 Soberón, J., Osorio-Olvera, L., Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:437–441.
- 🐾 Soberón, J. y Peterson, A.T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1–10.
- 🐾 Soberón, J. (08 de Octubre de 2021). *Nichos y Áreas de Distribución*. Obtenido de CONABIO: <https://sites.google.com/site/nichesandareasofdistribution/>
- 🐾 Soberón, J. (1999). Linking biodiversity information sources. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 291-298.
- 🐾 Soberón, J. y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10.
- 🐾 Soberón, J. y Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 106 Suppl 2. 19644-50. 10.1073/pnas.0901637106.
- 🐾 Sollmann, R., Furtado, M., Hofer, H., Jácomo, A., Torres, N., y Silveira, L. (2012). Using occupancy models to investigate space partitioning between two sympatric large predators, the jaguar and puma in central Brazil. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*. 77. 41-46. 10.1016/j.mambio.2011.06.011.
- 🐾 Spawn-Lee, S., Sullivan, C., Lark, T., y Gibbs, H. (2020). Harmonized global maps of above and belowground biomass carbon density in the year 2010. *Scientific Data*. 7. 112. 10.1038/s41597-020-0444-4.
- 🐾 Stockwell, D. R. B. y Noble, I. R. (1992). Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*, 33, 385–390.
- 🐾 Stockwell, D. y Peterson A. T. (2002). Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological modeling* 148: 1-13.
- 🐾 Strahler, A. N. y Strahler, A. H. (2005), *Geografía Física*. Ediciones Omega. España.
- 🐾 Sunquist, M. y Sunquist, F. (2002). *Wild Cats of the World*. University of Chicago Press, Chicago and London. 452 pp. ISBN 0-226-77999-8 (hardbound), *Journal of Mammalogy*, Volume 85, Issue 2, 12 April 2004, Pages 365–366, [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2004\)085<0365:WCOTW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2004)085<0365:WCOTW>2.0.CO;2)

- ☼ Syfert M.M., Smith, M.J., Coomes, D.A. (2013). The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models. *PLoS One* 8: e55158
- ☼ Thompson, J. N. (2005). The geographic mosaic of coevolution. The University of Chicago Press. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 65(3-4), 10. 439 pp.
- ☼ Thorne, J. H., Cameron, D., y Quinn, J. F. (2006). A conservation design for the central coast of California and the evaluation of mountain lion as an umbrella species. *Natural Areas Journal*, 26(2), 137-148.
- ☼ Torres, G.P.A. (2019). Distribución Potencial de Tres Géneros de Felinos Puma (Jardine, 1834), Leopardus (Gray, 1842) y Herpailurus (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803) bajo un Modelo de Alteración Antrópica y Bioclimática en Colombia. Tesis de Licenciatura. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia.
- ☼ Torres, N.M., De Marco, P., Santos, T., Silveira, L., de Almeida Jácomo, A.T., Diniz-Filho, J.A.F. (2012). Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Divers. Distrib.* 18, 615–627. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00892.x>.
- ☼ Tovar, C.C. y Villanueva, H.Z. (2009). Distribución potencial del hábitat del jaguar y áreas de conflicto humano–jaguar en la Península de Yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Época)*. 46–62. DOI: <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2009.13.1.35>.
- ☼ Turner, M.G.M., Gardner, R.H.R., O'Neill, R.R.V. (2001). Landscape ecology in theory and practice. Pattern and process. New York: Springer Verlag; 401p.
- ☼ Vandermeer, J. H. (1972). Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3, 107–132. <http://www.jstor.org/stable/2096844>
- ☼ Vázquez-Domínguez, E. y Arita, H. T. (2010). The Yucatán Peninsula: biogeographical history 65 million years in the making. *Ecography* 33:212-219.
- ☼ Varela, S., Mateo, R. G., García-Valdés, R., & Fernández González, F. (2014). Macroecología y ecoinformática: sesgos, errores y predicciones en el modelado de distribuciones. *Ecosistemas*, 23(1), 46-53.
- ☼ Venter, O., Sanderson, E., Magrath, A., Allan, J., Beher, J., Jones, K., Possingham, H., Laurance, W., Wood, P., Fekete, B., Levy, M., y Watson, J. (2016). Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009. Scientific data. 3. 160067. 10.1038/sdata.2016.67.
- ☼ Walker, E. (2018). Presencia potencial de puma (*Puma concolor*) en Uruguay en un contexto regional. Tesina de Licenciatura. Universidad de la Republica Uruguay. 54pp.
- ☼ While, M. (2009). El paseo del jaguar. National Geographic Society. 24(4): 52-61



- 🐾 Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- 🐾 Wilting, A., Cord, A., Hearn, A.J., Hesse, D., Mohamed, A., Traeholdt, C., Cheyne, S.M., Sunarto, S., Jayasilan, M.A., Ross, J., Shapiro, A.C., Sebastian, A., Dech, S., Breitenmoser, C., Sanderson, J., Duckworth, J.W. y Hofer, H., (2010). Modelling the species distribution of flat-headed cats (*Prionailurus planiceps*), an endangered South-East Asian small felid. *PLoS One* 5, e9612. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009612>.
- 🐾 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. Tesis de Maestría, Missouri–St. Louis University.
- 🐾 Wong, G., Sáenz, J.C., Carrillo, E., Suárez, C. A., Tucker, J. y Feeny, C. (1999). Mamíferos del Parque Nacional Corcovado Costa Rica. Primera Ed. Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- 🐾 World Wildlife Fundation (WWF).(2020).Jaguar 2030: Una hoja de ruta para la conservación en las Consultado en 25 de marzo de 2023.Disponible en: [https://static1.squarespace.com/static/5bf3393f5b409be1f882f5d4/t/613b675b9128cd565699a396/1631283042119/Hoja\\_de\\_Ruta\\_Jaguar\\_fi nal%5B1%5D.pdf](https://static1.squarespace.com/static/5bf3393f5b409be1f882f5d4/t/613b675b9128cd565699a396/1631283042119/Hoja_de_Ruta_Jaguar_fi nal%5B1%5D.pdf)
- 🐾 Yañez-Arenas, C. A. (2009). Distribución y densidad poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en el bajío balsas, Michoacan, México. Tesis de maestría. Instituto de ecología.
- 🐾 Yara-Ortiz, D. C., Galindo-Espinosa, E. Y., Gutiérrez-Díaz, K. A., Reinoso, G., Bejarano-Delgado, M. y García-Melo, J. E. (2009). Plan de Manejo Regional para la Conservación del puma o león de montaña (*Puma concolor*) en el departamento del Tolima. Ibagué, diciembre de 2009.
- 🐾 Zanin, M. y Dos Santos B.N. (2019). Current felid (Carnivora: Felidae) distribution, spatial bias, and occurrence predictability: testing the reliability of a global dataset for macroecological studies, *Acta Oecologica*, Volume 101, 103488, ISSN 1146-609X, <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103488>.

## ANEXOS

### Anexo 1. Descripción de las variables ambientales y sus códigos.

Código	Descripción	Unidad
c_ch_01	Temperatura media anual	°C
c_ch_02	Promedio del rango diario (Promedio mensual (max temp - min temp))	°C
c_ch_03	Isotermalidad (bio2/bio7) (* 100)	°C
c_ch_04	Temperatura estacional (Desviación estándar *100)	°C
c_ch_05	Max Temperatura del mes más caliente	°C
c_ch_06	Min Temperatura del mes más frío	°C
c_ch_07	Rango de Temperatura Anual (bio5-bio6)	°C
c_ch_08	Promedio de temperatura del trimestre más húmedo	°C
c_ch_09	Promedio de temperatura del trimestre más seco	°C
c_ch_10	Promedio de temperatura del trimestre más caliente	°C
c_ch_11	Promedio de temperatura del trimestre más frío	°C
c_ch_12	Precipitación anual	mm
c_ch_13	Precipitación del mes más húmedo	mm
c_ch_14	Precipitación del mes más seco	mm
c_ch_15	Precipitación estacional (Coeficiente de variación)	mm
c_ch_16	Precipitación del trimestre más húmedo	mm
c_ch_17	Precipitación del trimestre más seco	mm
c_ch_18	Precipitación del trimestre más caliente	mm
c_ch_19	Precipitación del trimestre más frío	mm
a_hfp2009	Huella humana (Presion humana directa e indirecta)	1km <sup>2</sup>
h_glwd1	Distancia a cuerpos de agua (ríos)	m
h_glwd2	Distancia a cuerpos de agua (lagos)	m
t_dem	Altitud (Altura referida al nivel medio del mar)	Msnm
t_slope	Inclinación de la pendiente	m
v_bwbiomass	Biomasa subterránea	1km <sup>2</sup>

v_abbiomass	Biomasa aérea	1km <sup>2</sup>
-------------	---------------	------------------

**Anexo 2. Grupos de variables formados con sus códigos y la descripción de las variables individuales que los integran.**

<b>Variable</b>	<b>Código</b>	<b>Variables individuales</b>
<b>Temperatura</b>	<b>TM</b>	c_ch_02 c_ch_03 c_ch_05 c_ch_08 c_ch_09
<b>Precipitación</b>	<b>PR</b>	c_ch_13 c_ch_14 c_ch_15 c_ch_18 c_ch_19
<b>Huella humana</b>	<b>HM</b>	a_hfp2009
<b>Distancia a cuerpos de agua</b>	<b>DA</b>	h_glw1 h_glw2
<b>Altitud</b>	<b>EL</b>	t_dem
<b>Pendiente</b>	<b>PN</b>	t_slope
<b>Biomasa</b>	<b>BM</b>	v_bwbiomass v_abbiomass

**Anexo 3. Registros de presencias georreferenciadas de *Panthera onca* y *Puma concolor* en las dos escalas espaciales (A) Continental, (B) Regional.**

