



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**

**ANÁLISIS DE LA CONECTIVIDAD FUNCIONAL DE LOS  
PAISAJES DE LA SIERRA NORTE DE PUEBLA, MÉXICO**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGO**

**PRESENTA:**

**GUERRERO BERNAL HANZ MIGUEL**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**DR. EZEQUIEL HERNÁNDEZ PÉREZ**

**PROYECTO APOYADO POR DGAPA-PAPIIT CONVENIO  
AI2026221**



**Ciudad de México, mayo 2022**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

# Agradecimientos

En primer lugar, a mis papás, que confiaron y apoyaron la idea de moverme a otro estado para realizar tanto mi servicio social como esta tesis, siempre con la idea de “haz lo que te gusta, pero hazlo bien”, los amo,

Al Dr. Ezequiel que desde que lo conocí en 4to semestre siempre ha estado a disposición de cualquier duda y me dio la confianza para desarrollar este trabajo, entrar en el proyecto PAPIIT y animarme a participar en congresos y eventos académicos con el fin de obtener experiencia,

Al estado de Tlaxcala y al Campus III de la FES Zaragoza por recibirme y permitirme desarrollar mi trabajo y conocer increíbles personas,

A mi hermano Axel, mis tías y tíos, primas, primos, a toda mi extensa familia, que el estar lejos a pesar de regresar frecuentemente nunca fue fácil,

A Ivett por no dejarnos caer a pesar de las dificultades, estar en los momentos más difíciles, y seguir y seguir un paso a la vez (¡lo hicimos!),

A mis amigos de Prepa 9, en especial Oliver y Rod que estuvieron al pendiente cuando se presentaron dificultades durante el trayecto, y el Doctore Mesac por siempre preguntar por esta tesis,

A la bandita de la FES, principalmente Luis, Mariana, Benji y Ricardo, que me acompañaron en el camino y después de este, mejores personas no me pude haber cruzado,

A todas y todos quienes de alguna forma pudieron aportar algo en mi desarrollo tanto profesional como personal, muchas gracias.

## Dedicatoria

Dedicado a mi abuelita Teté, Esther Muñoz, que gracias a ella soy en gran parte la persona que soy y la que aspiro a ser, no pudiste ver concluido este trabajo, pero sé que estás en cada logro y objetivo que consiga, te extraño cada día y te mando un beso donde estés, te amo.

# **Análisis de la conectividad funcional de los paisajes de la Sierra Norte de Puebla, México**

Contenido	
<b>RESUMEN</b> .....	6
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	7
<b>MARCO CONCEPTUAL</b> .....	8
Paisaje.....	8
Teoría ecológica del paisaje.....	10
Fragmentación del paisaje.....	10
Conectividad del paisaje.....	12
Fragmentos puente.....	13
Aptitud de hábitat.....	14
Teoría de grafos.....	15
Teoría de circuitos.....	16
Especies focales.....	17
Antecedentes.....	19
<b>PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA</b> .....	21
<b>OBJETIVOS</b> .....	22
Objetivo general.....	22
Objetivos particulares.....	22
<b>HIPÓTESIS</b> .....	22
<b>ZONA DE ESTUDIO</b> .....	23
Clima.....	24
Geomorfología.....	25
Hidrología.....	26
Tipos de cobertura.....	27
<b>MÉTODO</b> .....	28
Clasificación de la imagen de satélite.....	28
Modelo de idoneidad del hábitat.....	29
Valoración del grado de resistencia del paisaje.....	30
Selección de los fragmentos de hábitat.....	30
Clasificación morfológica de los patrones espaciales de los parches de hábitat.....	32
Rutas de mínimo costo.....	33
<b>RESULTADOS</b> .....	33

Distribución potencial.....	36
Selección de fragmentos de hábitat .....	39
<b>Reclasificación de los mapas de cobertura</b> .....	39
<b>Estimación de la aptitud de hábitat</b> .....	42
<b>Valoración del grado de resistencia del paisaje</b> .....	45
<b>Selección final de los fragmentos de hábitat</b> .....	50
Clasificación morfológica de los patrones espaciales de fragmentación del hábitat óptimo.....	53
Corredores potenciales .....	55
<b>DISCUSIÓN</b> .....	59
Selección de fragmentos de hábitat .....	60
Clasificación morfológica de los patrones espaciales de los parches de hábitat.....	61
Resistencia del paisaje.....	63
Conectividad funcional.....	66
<b>CONCLUSIONES</b> .....	67
Implicaciones para la conservación.....	68
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	69

## RESUMEN

El análisis de la conectividad funcional constituye un marco apropiado para analizar la alteración de los procesos ambientales generados por el manejo de los recursos y sus efectos en diferentes grupos de organismos. La Sierra Norte de Puebla destaca por su alta diversidad biótica, los bosques tropicales y templados que contiene son complejos desde un punto de vista florístico y biogeográfico. Sin embargo, la pérdida y fragmentación de estos ecosistemas es alta, por lo que se reconoce que el paisaje de esta región es un mosaico de vegetación rodeados por una matriz de uso antrópico. El objetivo de este estudio fue analizar la conectividad funcional de los paisajes de la Sierra Norte de Puebla, en dos especies con capacidades de dispersión y requerimientos de hábitat contrastantes *Bassariscus astutus* y *Leopardus pardalis*. Se determinó la disponibilidad e idoneidad de hábitat en ambas especies, mediante modelos de distribución potencial y mapas de vegetación y uso de suelo. Se estableció la resistencia del paisaje que incluyó variables como el tipo de vegetación y uso de suelo, pendiente del terreno, altitud, densidad poblacional, distancia a poblados, densidad y tipo de carreteras. En el análisis de la conectividad funcional se empleó la capa de resistencia y otra con los fragmentos de hábitat previamente seleccionados, en el cual se estimaron las distancias efectivas entre fragmentos de hábitat mediante rutas de mínimo costo en Linkage Mapper. A partir del modelo de conectividad funcional se obtuvieron 189 enlaces que conectan 50 fragmentos de hábitat (190 ha) de *B. astutus*, con un total de 937 km de rutas de mínimo costo, que varían desde 30 m hasta 27 km. Referente a *L. pardalis*, se obtuvieron 95 enlaces para conectar los 54 fragmentos de hábitat (160 ha), con longitudes de 42 m hasta 50.8 km, con un total de 602.7 km de rutas de mínimo costo. La porción de hábitat menos conectada se presenta en un mosaico de remanentes de vegetación, inmersos en cultivos de temporal, pastizal inducido y asentamientos humanos. La fragmentación del hábitat remanente, mediante el cambio de uso de suelo y la incorporación de carreteras, incrementa el riesgo de pérdida de conectividad funcional en la región de estudio. Mantener la conectividad del paisaje podría mejorar la capacidad de las especies para responder a las perturbaciones causadas por el cambio de uso de suelo y la fragmentación.

## INTRODUCCIÓN

El cambio de uso de suelo es la actividad humana que genera más impacto sobre los ecosistemas forestales. Esta actividad se refleja en dos procesos, deforestación y fragmentación, que modifican los paisajes naturales con diversos efectos sobre la estructura, función y dinámica de los sistemas ecológicos a diferentes escalas espaciales y temporales (Armenteras *et al.*, 2003; Gardener *et al.*, 2009). Se reconoce que la deforestación influye en la estabilidad microclimática, la erosión y degradación del suelo, y aumenta los gases de efecto invernadero (Heistermann *et al.*, 2006; Rudel *et al.*, 2005); mientras que la fragmentación, involucra la división progresiva de la superficie del hábitat, incrementa los efectos de borde, aumenta el aislamiento de las poblaciones al interrumpir la migración y la dispersión de especies, e influye en la disminución o pérdida de la conectividad (Fahrig, 2003; Murcia, 1995).

El concepto de conectividad se relaciona con el grado en el cual el paisaje impide o facilita el movimiento entre los fragmentos del paisaje, resultado de la interacción entre procesos de comportamiento como movimiento, reproducción y forrajeo, con la estructura del paisaje (Taylor *et al.*, 1993). Se reconocen dos componentes que influyen en la conectividad potencial para una especie, comunidad o proceso ecológico: uno estructural y otro funcional. El estructural lo determina la conexión espacial de los elementos del paisaje (fragmentos, corredor y matriz), y el funcional considera la respuesta en la conducta de los individuos y especies ante la estructura del paisaje; en este último influyen los requerimientos de hábitat de la especie, la tolerancia a la alteración del hábitat y su historia de vida (Adriensen *et al.*, 2003).

Los cambios en la conectividad del paisaje tienen consecuencias en la conservación de los servicios ecosistémicos, en la estabilidad de los procesos ecológicos que se encuentran espacialmente relacionados entre sí, como la dispersión, el flujo genético entre poblaciones aisladas y la migración (Mitchell *et al.*, 2013). En este sentido, mantener la conectividad del paisaje podría mejorar la capacidad de las especies para responder a las perturbaciones causadas por el



cambio de uso de suelo y la fragmentación, ya que permite la dispersión de organismos y mantiene su migración potencial hacia las áreas más adecuadas para su supervivencia (Schloss *et al.*, 2011). El mantenimiento de la conectividad es determinante para la persistencia de la biodiversidad y requisito ecológico indispensable en las prácticas adecuadas de conservación y planificación del territorio (Laitha *et al.*, 2011).

El estudio de la conectividad integra las características estructurales de los paisajes con la capacidad de dispersión de las especies dentro de estos paisajes. La conectividad funcional, evaluada por la teoría de grafos, permite analizar la complejidad de las interacciones funcionales entre la estructura del paisaje, las áreas de hábitat y la disgregación que se produce en ellas (Saura y Pascual-Hortal, 2007; Urban *et al.*, 2009). Además, permite interpretar la influencia de la matriz del paisaje o el tipo de cobertura dominante en términos de área, grado de conectividad y control que se ejerce sobre la dinámica del paisaje (Forman, 1995). Otros estudios incorporan la teoría de circuitos para modelar la distribución de las probabilidades de dispersión de especies focales (McRae y Beier, 2007), en éstos se consideran las posibles rutas entre fragmentos de hábitat, mediante un parámetro de conectividad básico denominado distancia de resistencia (McRae *et al.*, 2008).

## **MARCO CONCEPTUAL**

### **Paisaje**

En ecología se define al paisaje como una porción heterogénea y relativamente extensa del territorio compuesta por un mosaico de teselas (parches) con diferentes tipos de cobertura (hábitats, ecosistemas) que interaccionan entre sí, resultado de complejas interacciones de los factores bióticos, abióticos y sociales, que se distingue de otros por fronteras geográficas y naturales (Forman y Godron, 1986; Hulshoff, 1995; Saura y Rubio, 2010).

Uno de los modelos más aplicados en ecología del paisaje es el de parche-corredor-matriz propuesto por Forman y Godron (1986). En este modelo se identifican tres tipos de elementos que componen un paisaje (Forman, 1995):

1. Los parches: son áreas no lineales relativamente homogéneas que difieren de sus alrededores.
2. Los corredores: son elementos lineales que difieren del terreno adyacente en ambos lados.
3. La matriz: sería el elemento dominante y conectado en un paisaje y/o con mayor control sobre la dinámica del paisaje.

En este sentido el concepto de mosaico también es importante en un paisaje como un área determinada del territorio donde se encuentra un patrón de parches, corredores y matriz. Algunos autores diferencian el mosaico como el conjunto de parches y la red como el conjunto de corredores en un paisaje (Burel y Baudry, 2001). En este sentido, la ecología del paisaje se enfoca en tres características del paisaje (Forman y Godron, 1986):

1. Composición: es la identidad, distribución, riqueza, proporciones de tipos de fragmentos, conjuntos de paisajes, patrones colectivos de la distribución de especies (riqueza, endemismos) entre otros (O'Neill *et al.*, 1994).
2. Estructura: se refiere a la relación espacial entre distintos paisajes, es decir, la distribución de la energía, los materiales y las especies con relación al tamaño, formas, números de clases y configuraciones de los componentes del paisaje. Comprende la heterogeneidad, conectividad, enlaces espaciales, porosidad, contraste, tamaño del grano, fragmentación, configuración, yuxtaposición, distribución de frecuencias del tamaño del fragmento, proporción de perímetro y área.
3. Función: comprende los procesos ecológicos y evolutivos de los paisajes (p.e. flujo genético, perturbaciones e interacciones). Abarca los procesos de perturbación, hidrológicos, geomorfológicos y tendencias en el uso de la tierra. Además, contempla la biomasa, productividad de los recursos y tasas de ciclos de nutrientes.

## **Teoría ecológica del paisaje**

Zonneveld (1989) considera el paisaje como un sistema que presenta todas las propiedades de un cuerpo holístico (desde una visión en conjunto, como un todo compuesto de factores bióticos, abióticos y antrópicos). Es por esto que La “Teoría Ecológica del Paisaje” (TEP) considera a las actividades humanas como una parte fundamental de los ecosistemas ya que estas afectan y transforman los componentes, estructura espacial y procesos que en ellos ocurren, por lo cual la TEP reconoce que para abordar esta realidad se requiere necesariamente incluir los análisis ecosistémicos, además de los procesos biofísicos, los procesos económicos, sociales y políticos que se dan en un territorio dado. Esto permite una mejor comprensión de las características y de la dinámica de su estructura espacial, y de los procesos que sustentan la territorialidad (Etter, 1991).

Se han aplicado métodos cuantitativos para caracterizar las condiciones y procesos del paisaje, los cuales son extraídos comúnmente de productos de sensores remotos (fotografías aéreas e imágenes de satélite). Las métricas de la estructura del paisaje (proximidad, agregación, aislamiento entre parches que conforman un tipo de cobertura en particular, entre otras) proveen descripciones cuantitativas de composición espacial y configuración de los tipos de coberturas. Estos pueden ser aplicados para proveer buenos indicadores de la calidad de hábitat, funciones del ecosistema y la conectividad dentro de un paisaje. Las métricas del paisaje han sido usadas para encontrar cambios en la estructura del paisaje a través del tiempo que pueden ser comparadas aportando al análisis cuantitativo del estado del paisaje y necesarias para entender las relaciones entre los patrones y procesos (Brown *et al.*, 2004).

## **Fragmentación del paisaje**

Según Gurrutxaga (2004), la fragmentación es un proceso de reducción y división que sufren los hábitats de tipo natural y seminatural, este fenómeno se debe a la generación de hábitats artificiales, asentados sobre espacios que históricamente poseían hábitats naturales o seminaturales. Este concepto no aplica exclusivamente

al paisaje, también puede referirse a las poblaciones de organismos silvestres denominándolas como “poblaciones fragmentadas”, cuando éstas habitan varios fragmentos originados por la división de un hábitat preexistente en el que se encontraba una población única. Asimismo, diversos autores coinciden en que la principal consecuencia de este fenómeno es la alteración de la integridad funcional de los hábitats la cual modifica los diversos flujos ecológicos que ocurren en éstos, como ocurre con el impedimento en el movimiento de los individuos entre parches lo que interrumpe un proceso crítico para la preservación de la diversidad genética. Sin embargo, al mismo tiempo que algunas especies son perjudicadas, algunos taxones asociados a hábitats alterados son favorecidos en su expansión territorial en detrimento de las especies dependientes de hábitats naturales.

En general, se derivan ciertas tendencias en cuanto a la composición de las comunidades biológicas en paisajes fragmentados. Por un lado, la reducción de los hábitats naturales o seminaturales, favorece el incremento demográfico de especies generalistas y el descenso de las especialistas (Gascon, 1999). Además, diversos autores describen que la homogeneización y fragmentación del paisaje provoca un mayor incremento de las especies invasoras (Rivard, 2000; With, 2002; Bakker y Wilson, 2004). En el extremo opuesto, en las grandes reservas naturales, cada vez más escasas a nivel mundial, las especies asociadas a los hábitats de interior bien conservados representan la mayor parte de los organismos de la comunidad biológica. En este sentido, la problemática ambiental relacionada con la fragmentación del hábitat es una de las principales causas de la extinción de las especies en los últimos tiempos (Bierregaard *et al.*, 1992; Moilanen y Hanski, 1998, Fahrig, 2003).

En la mayoría de los casos, la evolución en la fragmentación de un hábitat se produce de acuerdo a un cambio progresivo en la configuración del paisaje y, de acuerdo a diversos autores, puede evaluarse mediante el análisis de cinco variables paisajísticas: cantidad de borde, número de fragmentos, distancia entre fragmentos, cantidad de hábitat, y tamaño medio de fragmento (Saunders *et al.*, 1991; Andrén, 1994; Fahrig, 2003):

- Una pérdida regional en la cantidad de hábitat, con la consiguiente reducción del tamaño de las poblaciones de los organismos afectados. Como consecuencia, disminuye la densidad regional de las especies (número de individuos por unidad de superficie en toda la región considerada), un buen índice de su capacidad para contener extinciones puntuales mediante el aporte de individuos desde sectores menos alterados.
- Una disminución del tamaño medio y un aumento del número de fragmentos de hábitat resultantes. Esta tendencia reduce progresivamente el tamaño de las poblaciones mantenidas por cada uno de los fragmentos, aumentando así el riesgo de que alcancen un umbral por debajo del cual son inviables.
- Un aumento de la distancia entre fragmentos, con la consiguiente dificultad para el intercambio de individuos entre las poblaciones aisladas, así como para reponerse, por recolonización, de una eventual extinción.
- Por último, se produce un aumento de la relación perímetro/superficie y, por consiguiente, una mayor exposición del hábitat fragmentado a múltiples interferencias procedentes de los hábitats periféricos, conocidos genéricamente como “matriz de hábitat”. Se da así un creciente efecto de borde que origina un deterioro de la calidad del hábitat en regresión, afectando a la supervivencia de las poblaciones acantonadas en los fragmentos.

### **Conectividad del paisaje**

La integración y funcionalidad de los ecosistemas y el mantenimiento de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos son posibles gracias al flujo de organismos, materiales, energía e información a través de paisajes (Crooks y Sanjayan, 2006). La conectividad es un factor clave para conocer los efectos del cambio climático, las áreas protegidas no pueden cumplir con sus objetivos de conservación si en ellas no existen vínculos funcionales entre los que se permitan dichos procesos ecológicos y, lo más importante, la posibilidad por parte de individuos y poblaciones de adaptarse al cambio climático (Rudnick *et al.*, 2012). La

mejora de la funcionalidad de la conservación de áreas en riesgo (o cualquier otra área) dependerá en gran medida de la conectividad con otras zonas. Es por esto que los estudios de conectividad se centran en elementos del paisaje y probables rutas de dispersión, que son intrínsecas en la priorización de áreas de conservación (Correa-Ayram *et al.*, 2016). La comprensión y el análisis de dichos estudios permite crear programas y acciones orientadas a la conservación de los ecosistemas a un menor costo, ya que la preservación de la conectividad permite la conservación de especies durante periodos prolongados manteniendo los procesos e interacciones ecológicas antes mencionadas (Leija y Mendoza, 2021).

Una de las estrategias utilizadas para conservar la diversidad biológica en paisajes fragmentados, se relaciona con el análisis de los corredores biológicos, los cuales están basados en el supuesto de que los fragmentos conectados por un corredor de hábitat, disminuyen la tasa de extinción y contribuyen a un mayor valor para la conservación que los hábitats aislados (Noss, 1992; Primack *et al.*, 2001). Se les puede definir como territorios cuyo fin es proporcionar conectividad entre paisajes, ecosistemas y hábitat (naturales o modificados) para asegurar el mantenimiento de la biodiversidad y de los procesos ecológicos y evolutivos los cuales están integrados por áreas naturales bajo regímenes de administración especial, zonas núcleo, de amortiguamiento, o de usos múltiples (MINAE, 2008).

La importancia de este tipo de área de manejo radica en que permite reestablecer y mantener la conectividad entre hábitats modificados. Los corredores biológicos son generalmente una franja de territorio que por sus características ambientales, vegetación y presencia de fauna permiten poner en contacto dos áreas naturales que de otro modo permanecerían desvinculadas. La vinculación contribuye a la viabilidad de los ecosistemas, ya que cuando se encuentran aislados unos de otros se degradan a un ritmo constante (Feoli, 2013).

### **Fragmentos puente**

Frecuentemente llamados como “*stepping stones*” o “trampolines”, este tipo de corredores biológicos tienen la particularidad de ser discontinuos, al estar

constituidos de fragmentos se espera que estos tengan una función de escala intermedia que las especies puedan utilizar para descanso, alimentación y/o reproducción. Dadas las características de este tipo de corredores principalmente están formados por parches con un tamaño pequeño. Las especies potencialmente beneficiarias de estas configuraciones de hábitat como corredores ecológicos son aquellas capaces de atravesar la matriz que separa los puntos de escala. Por lo tanto, deberían contar con una capacidad de desplazamiento lo suficientemente amplia como para no depender de un hábitat continuo o discreto y/o que sus requerimientos de hábitat le permiten un área de dispersión de tamaños pequeños. La mayor parte de las distintas tipologías basadas en estos trampolines se relacionan con el movimiento de especies con capacidad de vuelo (Gurrutxaga y Lozano, 2009).

En función de la escala espacial de análisis y de los requerimientos de las especies beneficiarias, se pueden diferenciar diversos tipos de elementos que pueden configurar corredores ecológicos sustentados en puntos de paso. Por ejemplo, zonas altas de las elevaciones del relieve para aves subalpinas, o fragmentos de bosque dispersos para aves forestales, son algunos de los elementos que pueden conformar corredores de este tipo. Asimismo, zonas húmedas y puntos de agua pueden ser utilizados como puntos de escala por diversos organismos acuáticos o semi acuáticos (Gurrutxaga y Lozano, 2009). Comparando las especies a utilizar en este estudio y de acuerdo a la bibliografía, *Bassariscus astutus* (cacomixtle) sería la especie que mostraría una mejor adaptación a este tipo de fragmentos pudiendo utilizarlos como hábitats de paso y para poder establecerse en ellos de acuerdo al tamaño que presenten, en contraste con *Leopardus pardalis* (ocelote), el cual requiere extensiones mínimas de una mayor amplitud para su dispersión y en su caso estos fragmentos los utilizaría como escala (Arita y Ceballos, 1997; Aranda, 2005; Aranda, 2015; Martínez-Calderas *et al.*, 2011).

### **Aptitud de hábitat**

También conocida como idoneidad de hábitat, se define como la probabilidad de que las especies usen un área en particular basado en las condiciones ideales que

ésta provee. Un área con altos valores de aptitud de hábitat facilita una alta probabilidad de que las especies sobrevivan (Wang *et al.*, 2008). En términos generales, se espera que la reproducción y la sobrevivencia sean altas en localidades ubicadas al interior del nicho de una especie y, por ende, se alcancen abundancias poblacionales relativamente altas, y lo contrario en localidades periféricas (Osorio-Olvera *et al.*, 2016). Cada población de organismos va a responder de manera específica a la conectividad de un mismo paisaje, ya que estas van a percibir el territorio a diferentes escalas y de acuerdo con requerimientos únicos de hábitat, alimentación y dispersión, entre otros, por lo que se asume que la aptitud potencial del hábitat es función de la conjunción entre la estructura del paisaje y los requerimientos ecológicos de la fauna. Su evaluación y análisis se facilita con el uso de herramientas de Sistemas de Información Geográfica (SIG) (McGarigal y Marks, 1994; Schivo *et al.*, 2010).

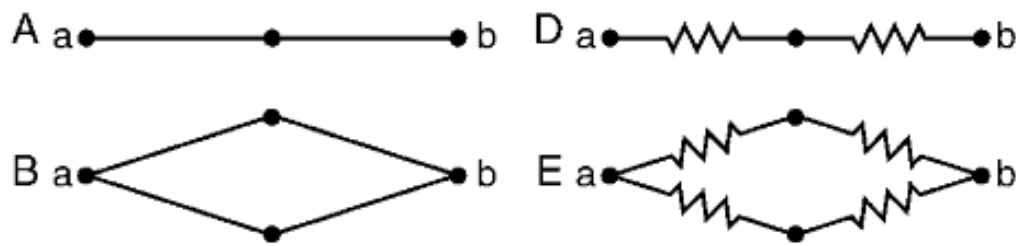
### **Teoría de grafos**

La teoría de grafos es una rama de las matemáticas y de las ciencias de la computación que utiliza “gráficas” para representar y resolver problemas, en la que una gráfica se define como un conjunto de puntos (vértices) unidos por líneas (aristas). Dentro de la Ecología de Paisajes se ha venido aplicando esta rama con el fin de facilitar el análisis de la conectividad, donde una gráfica representa un paisaje con un grupo de nodos (parches) conectados por alguna línea que puede expresarse como la adyacencia entre estos. Así mismo esta teoría facilita el entendimiento de la conectividad estructural del paisaje, donde un nodo puede representar un parche y al mismo representar el centroide de un polígono en un mapa, la gráfica (paisaje) también se formaría por líneas que describirían a la distancia estructural o funcional. En este estudio dicha teoría puede dar a entender la complejidad de las interacciones estructurales y funcionales entre los parches “objetivo” ofreciendo también un acercamiento al papel de la matriz dentro de la conectividad del paisaje (Bunn *et al.*, 2000).



## Teoría de circuitos

Según McRae *et al.* (2008) esta teoría se puede aplicar para predecir el movimiento y los patrones de dispersión a través de paisajes complejos. En este sentido, puede ser aplicada para generar medidas de conectividad o de aislamiento de los parches de hábitat, también para identificar elementos conectores como corredores de vida silvestre y en la planificación de la conservación. Los circuitos son entendidos como redes de nodos conectados por componentes eléctricos que conducen flujos de corriente y son usados para analizar y representar gráficas. En este sentido, una medida básica de conectividad proveniente de la teoría de circuitos es la “distancia por resistencia” definida como la “resistencia efectiva” entre un par de nodos que es similar al concepto ecológico de distancia efectiva, pero incorporando múltiples vías (Fig. 1).



**Fig. 1.** Ejemplo de ruta mínima de costo entre dos nodos (A y B) siendo idéntica en los dos casos ( $d=2$ ) y resistencia efectiva (D y E) en donde parte de la ruta es reemplazada por componentes que conducen los flujos de corriente para crear un circuito, refleja la contribución adicional incorporando múltiples vías (En D,  $d=2$  y en E,  $d=1$ ) (Correa-Ayram, 2012).

La distancia por resistencia resulta conceptualmente complementaria a la distancia efectiva, comúnmente utilizada en ecología del paisaje y aplicada en teoría de grafos, ya que integra todas las posibles vías dentro de los cálculos de las distancias; mientras que, en las distancias de mínimo costo solo se calculan a través de una sola ruta óptima. Así mismo, representa una medida de aislamiento asumiendo que el organismo “tipo” se puede movilizar al azar; en cambio, las distancias de mínimo costo asumen que el organismo elige movilizarse o dispersarse entre dos parches específicos, cosa que no es muy común en las especies focales (McRae *et al.*, 2008). Cuantitativamente la teoría de circuitos también puede ser complementaria a las distancias de mínimo costo. Si solo una

vía existe entre dos nodos la “distancia por resistencia” será igual a la de mínimo costo. Sin embargo, cuando dos rutas idénticas e independientes conectan dos nodos en paralelo la “distancia por resistencia” será la mitad de la distancia de mínimo costo (Fig. 1). Al predecir las posibilidades de movimientos a través de los nodos, las densidades de flujos de corriente se pueden utilizar para identificar los corredores o puntos de engranaje (*Pinch-points*); es decir, los corredores donde las especies focales presentan una alta probabilidad de moverse entre los parches de hábitat (McRae *et al.*, 2008; Correa-Ayram, 2012).

### **Especies focales**

Las especies responden de diferente manera a la conectividad de un mismo paisaje, esto de acuerdo a la forma en la que se desenvuelven en éste y los requerimientos específicos de hábitat, alimentación y dispersión, a lo cual se le denomina como aptitud de hábitat. De acuerdo a Watts *et al.* (2007) se pueden utilizar especies para modelar la conexión estructural y funcional de un paisaje, a las cuales se les denomina “especies focales”, generalmente se seleccionan aquellas que ofrecen un mayor interés para la conservación, usualmente pueden elegirse dos o tres especies las cuales indispensablemente deben presentar características contrastantes en sus requerimientos ecológicos, buena disponibilidad de datos, sobre todo de registros en la zona a evaluar, o por tener un rango geográfico restringido (Watts *et al.*, 2010). En el caso de las especies pertenecientes al orden Carnivora, presentan ciertas características, que desde el punto de vista de la conservación las vuelven una pieza clave por dos razones principales: son altamente susceptibles a la alteración del hábitat; y uno de sus principales requerimientos se relaciona con la disponibilidad de áreas en las cuales cumple sus funciones. Distintos estudios señalan que la protección de estas áreas afecta directamente a otras especies que comparten el mismo hábitat (especies paraguas), es por esto que se les puede considerar como especies bioindicadoras y generalmente se utilizan como especies focales (Hernández, 1992; Hermoso de Mendoza *et al.*, 2008; Martínez, 2010; Restrepo y Botero, 2012).

En este estudio fueron consideradas como especies focales dos mamíferos terrestres con capacidades de dispersión y requerimientos de hábitat contrastantes: *Bassariscus astutus* (cacomixtle) y *Leopardus pardalis* (ocelote). A continuación, se describen las principales características ecológicas de estas especies:

*Bassariscus astutus*, mejor conocido como cacomixtle, es un mamífero de tamaño pequeño a mediano, perteneciente a la familia Procyonidae, considerado como una especie generalista, cuenta con un amplio intervalo de distribución que abarca desde el sudoeste de Estados Unidos hasta el sur de México en el estado de Guerrero. Su dieta es omnívora e incluye frutos, invertebrados y pequeños vertebrados. Presenta hábitos nocturnos, puede estar activo tanto en tierra como en los árboles, siendo estos sus sitios preferidos. Su ámbito hogareño es de 9.2 ha en ambientes urbanos (Castellanos, 2006); sin embargo, Timm *et al.* (2008) indican ámbitos hogareños desde 5 ha hasta 136 ha en ambientes poco perturbados. No presentan un hábitat o tipo de cobertura específica, por lo que pueden encontrarse en una amplia gama de ambientes que incluyen matorrales xerófilos, bosque tropical caducifolio, bosques de encinos y de coníferas, incluyendo zonas urbanas, donde suele ser frecuente su presencia dependiendo la disponibilidad de alimento (Arita y Ceballos, 1997; Aranda, 2015; Castillo y García, 2019).

*Leopardus pardalis* es un mamífero de talla mediana que pertenece a la familia Felidae, presenta un pelaje grisáceo con un característico patrón de motas negras que en los costados toman la forma de rosetas alargadas con el interior de color café; su dieta se considera principalmente especialista ya que se alimenta de pequeños y medianos roedores, sin embargo, su espectro alimentario puede incluir otro tipo de vertebrados e invertebrados. Es un cazador solitario que abarca áreas de actividad que varían entre 3.5 17.7 km<sup>2</sup> para los machos y entre 0.7 y 14.6 km<sup>2</sup> para las hembras. Los ocelotes suelen encontrarse en una gran variedad de hábitats, desde bosques tropicales húmedos hasta matorrales secos, siempre y cuando exista vegetación densa. De acuerdo a diversos autores, su rango de distribución varía desde el nivel del mar hasta alturas de más de 3500 msnm,

aunque principalmente se encuentra en elevaciones menores a los 1500 msnm (Aranda, 2005 y 2015; Martínez-Calderas *et al.*, 2011).

## **Antecedentes**

El estudio de la conectividad del paisaje en la conservación se ha incrementado considerablemente desde principios del siglo XXI. Las implicaciones de la conectividad del paisaje son evidentes para la conservación, además permite una comprensión adecuada de los patrones y procesos del paisaje que involucran mejores prácticas de gestión del paisaje. En este sentido, Correa-Ayram *et al.* (2016) realizaron un estudio basado en la revisión de 162 publicaciones de 2000 a 2013, evaluaron el estado actual y avances en la integración de la conectividad del paisaje en la identificación y planificación de áreas de conservación. En esta revisión observaron un aumento sustancial en el número de publicaciones relacionadas con la conectividad y la conservación, observaron que el análisis de rutas de menor costo fue el método más aplicado. Además, identificaron cuatro temas potenciales que se pueden integrar a proyectos de investigación: a) conectividad y cambio climático, b) contribución de la conectividad estudios para la planificación de la restauración, c) conectividad y cobertura del suelo en la planificación del cambio de uso del suelo y d) contribución del análisis de conectividad en la provisión de servicios ecosistémicos a través de paisajes.

En México destacan algunos estudios de conectividad estructural y funcional; por ejemplo, Ramírez-Reyes *et al.* (2016), evaluaron la conectividad funcional de jaguares en la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda, Querétaro, donde observaron que las áreas de hábitat mejor conectadas se localizan en la parte central-oriental de la Reserva. Borda-Niño *et al.* (2017), analizaron posibles escenarios de restauración en un paisaje modificado en la región La Montaña en el suroeste de México, para identificar áreas que permitieran mejorar la conectividad. Concluyeron que es necesario restaurar áreas productivas y bosques abiertos, de esta manera se podría recuperar hasta el 47% de la conectividad del paisaje. Salazar *et al.* (2017), evaluaron el grado de conectividad de paisaje en la región de Puuc-Chenes ubicada en el centro de la Península de Yucatán, mediante el uso de SIG, con base

en los requerimientos de hábitat de *Panthera onca*, observaron que esta región presenta una conectividad estructural intermedia e identificaron corredores adecuados para la dispersión de la especie. Correa-Ayram *et al.* (2014), analizaron los cambios de conectividad multitemporal del paisaje, para identificar posibles áreas de conservación en la cuenca del Lago Cuitzeo, Michoacán, y modelaron la distribución de dos especies focales de mamíferos terrestres con capacidades de dispersión contrastantes. Observaron que combinar el enfoque basado en gráficos y el mapeo de flujo de corriente, es útil y complementario tanto en términos para estimar corredores potenciales de dispersión, como en identificar áreas de dispersión de alta probabilidad. Resaltan que el análisis de conectividad del paisaje es una herramienta útil para la identificación de posibles áreas de conservación y para la planificación del paisaje local.

En el contexto de la zona de estudio no se han realizado investigaciones específicas sobre el tema de conectividad del paisaje. Sin embargo, se encontraron estudios sobre ecología, ocurrencia y distribución geográfica de mamíferos terrestres. Por ejemplo, Silverio-Polo y Ramírez-Bravo (2014), realizaron una recopilación de información de la presencia de mamíferos medianos en dos zonas con diferente grado de perturbación en Rancho el Paraíso de vocación ganadera y en la Reserva Privada Tecomateno, que está destinada a la conservación de hábitat en el municipio de Cuetzalan, Puebla. Ramírez-Pulido *et al.* (2005), recopilaron información que abarca la descripción, distribución geográfica, localidades de registro, hábitos alimentarios, reproducción y estatus de las poblaciones de las especies de mamíferos carnívoros que se presentan en el estado de Puebla. Ramírez-Bravo y Hernández-Santín (2016), evaluaron la distribución y estatus de conservación de los mamíferos medianos del estado de Puebla; registraron que los carnívoros en esta región son vulnerables a la presión de la caza, los conflictos entre humanos, y a una acelerada pérdida de hábitat.

## PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En este estudio se analizó la conectividad funcional de los paisajes de la Sierra Norte de Puebla. Esta región destaca por su alta diversidad biótica, los bosques húmedos que contiene son complejos desde un punto de vista florístico y biogeográfico, ya que, por su ubicación en la zona intertropical y altitudes elevadas, contienen elementos de origen neártico y neotropical, lo que permite la existencia una gran variedad de ecosistemas y a una alta diversidad de mamíferos (Silverio-Polo y Ramírez-Bravo, 2014).

La problemática ambiental relacionada con el cambio de uso de suelo y fragmentación, es una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad (Foley *et al.*, 2005). En este sentido, desarrollar un estudio que integre el análisis de conectividad estructural y fragmentación, con el análisis de la conectividad funcional, permitirá comprender y predecir la disponibilidad de hábitats en distintas especies focales, en relación con la permeabilidad de la matriz del paisaje y proponer estrategias de manejo y conservación adecuadas. Además, la conectividad cuidadosamente diseñada o restaurada, aumenta la biodiversidad en paisajes fragmentados (Beckmann *et al.*, 2010).

Aunque son abundantes los estudios sobre degradación forestal en el ámbito nacional (Velázquez *et al.*, 2002, Rey-Benayas *et al.*, 2007), no es el caso para la Sierra Norte de Puebla (Evangelista-Oliva *et al.*, 2010; Cruz-Huerta *et al.*, 2015; Guevara-Romero y Montalvo-Vargas, 2015), lo cual es relevante, debido a que los ecosistemas que se localizan en esta región, contienen una alta riqueza de plantas vasculares y no vasculares, así como una alta diversidad de fauna (Conabio, 2011). Sin embargo, destaca la enorme pérdida y fragmentación de estos ecosistemas (disminución del 53% a nivel nacional), por lo que se reconoce que el paisaje de esta región es un mosaico de vegetación secundaria con pequeños remanentes de vegetación primaria (Challenger *et al.*, 2009). Estos factores hacen de estos ecosistemas modelos adecuados para estudiar la conectividad funcional, debido a que están sometidos a un constante cambio de uso de suelo, su patrón de distribución es discontinuo y están rodeados por una matriz de otras formaciones

vegetales o de fragmentos de uso antrópico. En este sentido, este estudio constituye un aporte al conocimiento de la ecología del paisaje de un área ecológica importante, que presenta una fuerte presión sobre sus recursos naturales.

## OBJETIVOS

### Objetivo general

Analizar la conectividad funcional de los paisajes de la Sierra Norte de Puebla con base a dos especies focales.

### Objetivos particulares

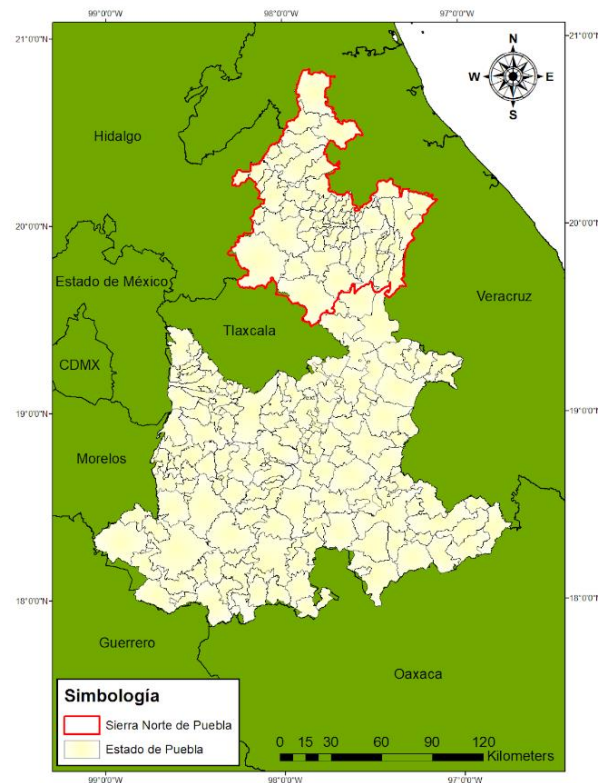
- Estudiar la distribución espacial de la resistencia de la matriz del paisaje para dos especies focales *Bassariscus astutus* y *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.
- Analizar la idoneidad del hábitat de las especies focales en la zona de estudio.
- Identificar y clasificar los tipos morfológicos de fragmentación del hábitat de *Bassariscus astutus* y *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.
- Conocer la distribución espacial de la conectividad funcional desde el enfoque de rutas de mínimo costo en *Bassariscus astutus* y *Leopardus pardalis*.

## HIPÓTESIS

Debido al cambio de uso de suelo hacia zonas antropizadas al que ha sido sometida la zona de estudio, la matriz del paisaje ejerce un alto grado de resistencia que afecta la conectividad funcional de ésta. Además, los fragmentos de hábitat natural remanente contribuyen poco al mantenimiento de la conectividad general del paisaje.

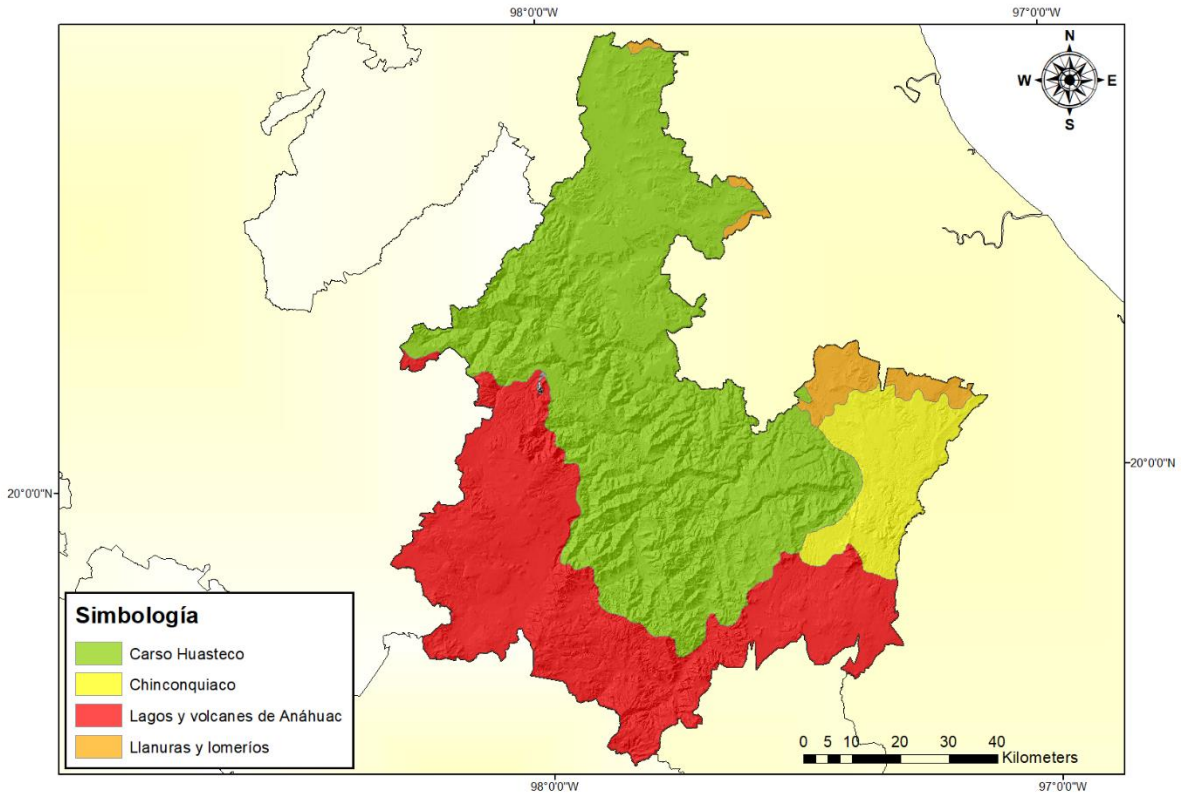
## ZONA DE ESTUDIO

La zona de estudio corresponde a la región denominada Sierra Norte de Puebla (SNP), abarca un total de 64 municipios, se ubica geográficamente entre los 20°51' y 19°27' latitud norte y 98°20' y 97°06' longitud oeste (Fig. 2). Forma parte de la Sierra Madre Oriental, limita al norte con la región del declive del Golfo, al sur con la región de los llanos de San Juan, al este con el estado de Veracruz y al oeste con el estado de Hidalgo. Es una zona que presenta gran diversidad ambiental, biológica y cultural, comprende un intervalo altitudinal entre los 100 y 2300 m. Cuenta con una superficie mayor a 840,000 hectáreas. Pertenece a las provincias fisiográficas de la Sierra Madre Oriental, Eje Neovolcánico y una pequeña parte a la Llanura Costera del Golfo Norte (INEGI, 2005), además de las subprovincias fisiográficas de Carso Huasteco, Chiconquiaco, Lagos y volcanes de Anáhuac y Llanuras y lomeríos (INEGI, 2001) (Fig. 3).



**Fig. 2.** Localización de la Sierra Norte de Puebla. El polígono rojo delimita la zona de estudio.

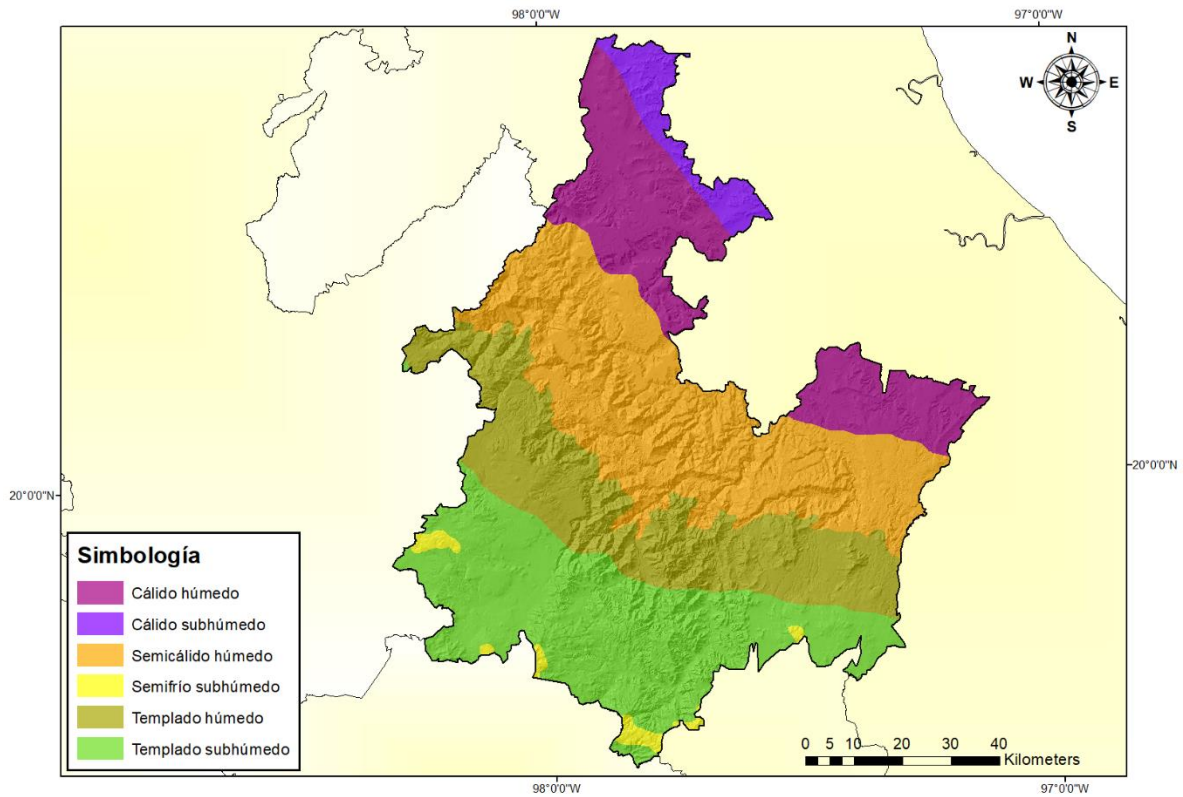




**Fig. 3.** Subprovincias fisiográficas de la Sierra Norte de Puebla.

### Clima

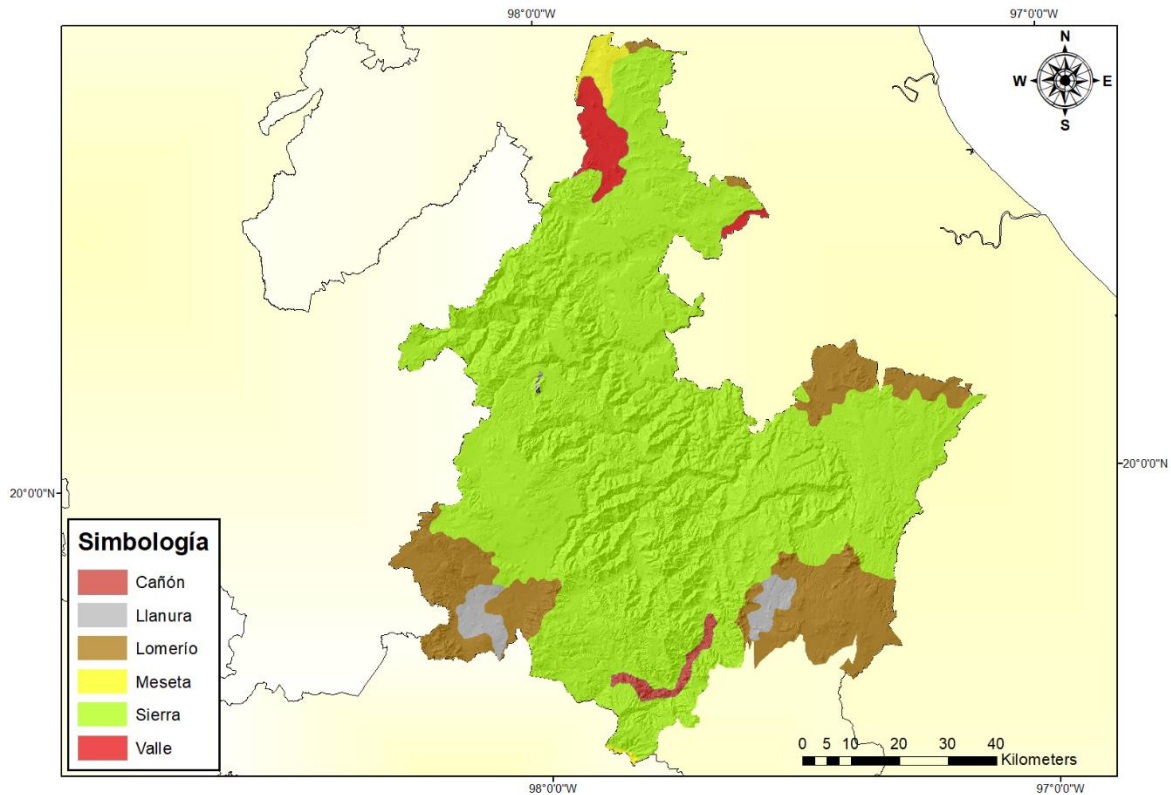
De acuerdo a la Carta Climatológica: Conjunto de datos vectoriales, escala 1:1,000,000. Unidades Climáticas de INEGI (2008) se observa un descenso gradual de la humedad y temperatura de norte a sur, se identifican seis tipos de clima, los cuales son cálido húmedo, cálido subhúmedo, semicálido húmedo, templado húmedo, templado subhúmedo y semifrío subhúmedo (Fig. 4.).



**Fig. 4.** Distribución de los tipos de clima en la Sierra Norte de Puebla (INEGI, 2008).

### **Geomorfología**

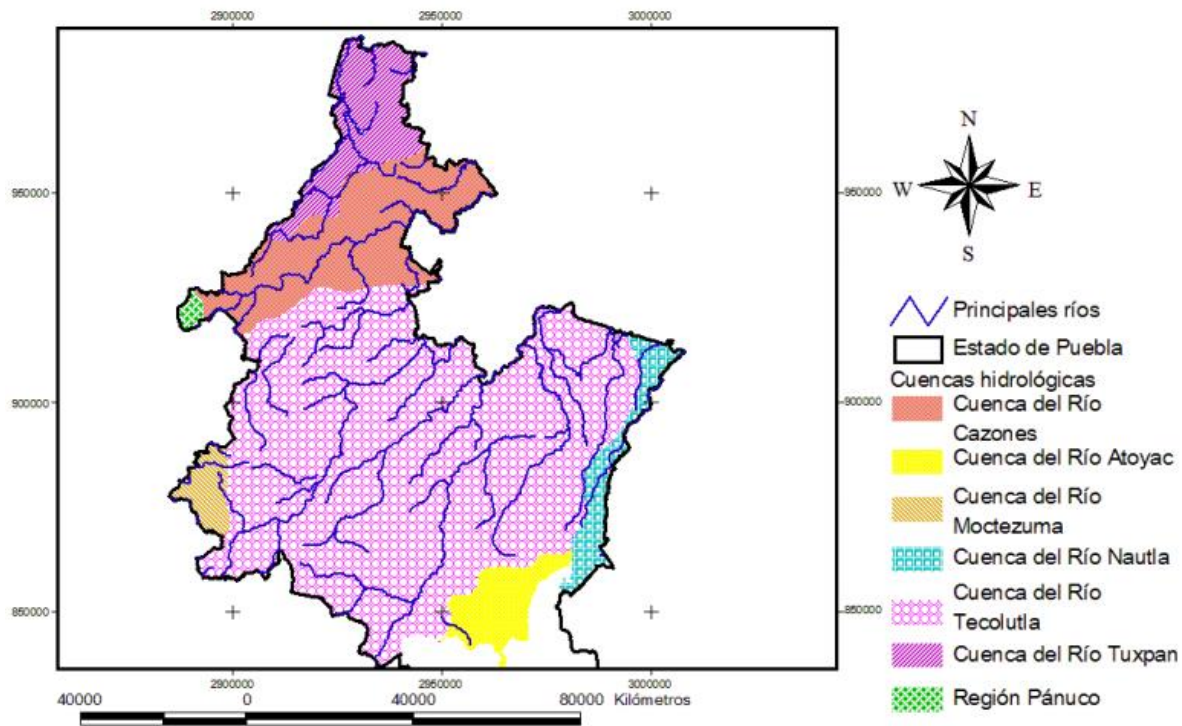
Los tipos de relieve que predominan en la zona corresponden a las sierras, aunque también se encuentran algunas otras formas de relieve como cañón, llanuras, lomeríos, meseta y valles (Fig. 5) (INEGI, 2004). Además, se distribuyen diversos tipos de suelos como los leptosoles, regosoles, phaeozems, calcisoles, luvisoles, entre otros.



**Fig. 5.** Tipos de relieve en la Sierra Norte de Puebla (INEGI, 2004).

## Hidrología

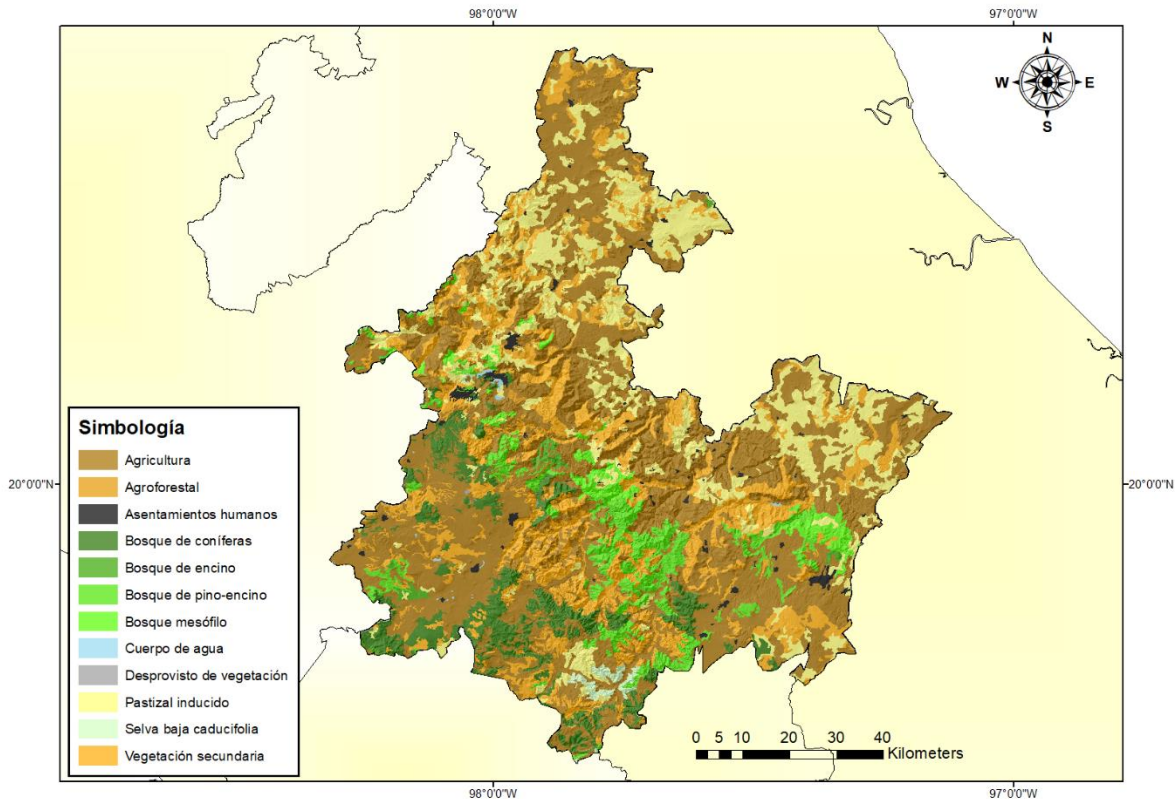
La zona de estudio pertenece casi en su totalidad a la región hidrológica denominada como Tuxpan-Nautla, la cual forma parte de la cuenca del río Tuxpan (INEGI, 2007). Los principales ríos que desembocan en el Golfo de México, son afluentes de los ríos Pantepec, Cazonces, Tecolutla y Nautla. Los ríos Pantepec y Vinazco que riegan la región de Huauchinango. El río San Marcos, el cual recibe numerosos afluentes que aumentan su caudal y penetra hasta Veracruz para desembocar en el Golfo de México. El río Necaxa, que nace al sur de Huauchinango y recorre en medio de abruptas montañas y se precipita al fondo de las cañadas (Fig. 6). En referencia a los cuerpos de agua, en la región se encuentran algunas de las presas más importantes del estado como son las presas Necaxa, Tenango, Nexapa y La Soledad, asimismo se encuentra la laguna Ajolotla y el río Pantepec (Fuentes, 1972; Peralta, 2011).



**Fig. 6.** Hidrología de la Sierra Norte de Puebla (Peralta, 2011).

### **Tipos de cobertura**

De acuerdo al mapa de uso de suelo y vegetación de INEGI serie VI (2016), en la zona de estudio se presentan 42 tipos de cobertura, de los cuales para este estudio se realizó una síntesis de datos agrupándolos con base en sus características generales. Se consideraron 12 tipos de vegetación y usos de suelo: agricultura, agroforestal, asentamientos humanos, bosque de coníferas, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque mesófilo, cuerpo de agua, desprovisto de vegetación, pastizal inducido, selva baja caducifolia y vegetación secundaria. La superficie de la zona de estudio se encuentra dominada por coberturas de origen antrópico, principalmente con áreas destinadas a la agricultura, en conjunto este tipo de coberturas abarcan 64.75% (543,785.97 ha) (Fig. 7).



**Fig. 7.** Distribución de los tipos de cobertura en la Sierra Norte de Puebla (INEGI, 2016).

## MÉTODO

### Clasificación de la imagen de satélite

Los datos de vegetación y uso de suelo se integraron y analizaron mediante imágenes Landsat 8 (OLI TIRS, enero de 2021), obtenidas de Global Land Cover Facility. La información de apoyo consistió en un modelo de elevación digital, generado a partir de curvas de nivel cada 20 metros, obtenidas del Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI] (2016). Además, se utilizaron mapas de uso del suelo y vegetación escala 1: 250 000, serie VI, (INEGI, 2016).

Se realizó una clasificación supervisada de la imagen de satélite, con la finalidad de obtener la información espectral. En la clasificación supervisada se utilizó la estimación de máxima verosimilitud, para ayudar en la clasificación de firmas superpuestas. En la clasificación de las coberturas, la evaluación consistió en 300 puntos de verificación obtenidos en campo de manera aleatoria por medio

de un GPS. Se emplearon los sistemas de clasificación de INEGI (1993) para la conformación de la leyenda de las coberturas de uso de suelo y vegetación. El procesamiento digital se realizó en el software QGIS (2017).

### **Modelo de idoneidad del hábitat**

La idoneidad de hábitat de las especies focales se determinó mediante modelos de distribución potencial, debido a que éstos permiten identificar áreas o fragmentos con alta probabilidad de presencia de la especie (Pascual-Hortal y Saura, 2008). En la elaboración de estos modelos se consideraron los requerimientos bióticos y abióticos mínimos de las especies focales consideradas. Los modelos espaciales se basaron en un mínimo de 15 registros para cada especie focal en la zona de estudio (Wisn *et al.*, 2007). Los registros de las especies focales se obtuvieron tanto del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de CONABIO, de Global Biodiversity Information Facility (GBIF) y de la base de datos "Neotropical Carnivores: A data set on carnivore distribution in the Neotropics", en su primera versión (Nagy-Reis *et al.*, 2020).

La información obtenida de las bases de datos (registros de ocurrencia de cada especie focal) fue procesada en el software Wallace 1.0.6.1 (plataforma basada en R; Kass *et al.*, 2018). Los datos de presencia de la especie focal fueron depurados, para ello, se eliminaron los datos de distribución ubicados fuera del rango de distribución conocido para la especie o dentro de 1 km. La región geográfica utilizada en el modelo fue definida por un polígono convexo mínimo, con un búfer de 0.5 ° y una muestra de 1000 puntos de fondo. Para evaluar la consistencia de los modelos (predictive performance), en cuanto a su capacidad de discriminar entre los datos de entrada (presencias y ausencias o pseudoausencias) y datos independientes de contraste, se implementó un análisis de validación cruzada de K iteraciones, con un bloque  $k = 4$  (Cruz *et al.*, 2021).

La validación de los modelos de distribución potencial de cada una de las especies focales, se realizó mediante una curva operacional que describe la tasa de identificación correcta de presencias (curvas ROC, por sus siglas en inglés),

éstas se cuantificaron tanto para los datos de entrenamiento (75%) como de prueba (25%) (Phillips *et al.*, 2006). Los mapas de salida fueron normalizados (valor de 0 a 1), los valores más altos indican una mayor probabilidad de ocurrencia de las especies focales (Peterson *et al.*, 2008). Los mapas finales fueron exportados a ArcView 3.2 y delimitados al área de estudio.

### **Valoración del grado de resistencia del paisaje**

Se elaboraron mapas de resistencia del paisaje para las especies focales, siguiendo el método propuesto por Adriansen *et al.* (2003). En este modelo se integró información de las características del paisaje que podrían afectar el movimiento de las especies focales. Las variables consideradas fueron tipo de cobertura, elevación (msnm), pendiente (grados), distancia a carreteras, densidad de carreteras, densidad de poblaciones y distancia a poblados (Jiang *et al.*, 2019), de los cuales los valores de resistencia asignados a las especies focales se basaron en los presentados por Correa-Ayram (2012) (Cuadro 5). El valor de resistencia de cada pixel se basó en la resistencia de la cobertura de las variables en formato raster, en el cual cada variable fue reclasificada en función del grado de aptitud en un intervalo de 0 a 100. En este estudio se consideró que un valor próximo a 100 correspondió a mayor dificultad de movilidad de la especie en paisaje (alta resistencia) y un valor cercano a cero, menor dificultad de movimiento (baja resistencia) (Adriansen *et al.*, 2003, Correa-Ayram *et al.*, 2014). Se sumaron todas las capas resultantes con la finalidad de obtener mapas de resistencia del paisaje para cada especie focal en el programa ArcMap 10.8.

### **Selección de los fragmentos de hábitat**

Se elaboraron mapas de fragmentos de hábitat de las especies focales, mediante la información obtenida de los modelos de idoneidad del hábitat, reclasificado de 0 a 100, y los mapas de coberturas, reclasificado en tres categorías de acuerdo a la calidad de hábitat: Hábitat, Matriz Hospitalaria, Matriz Inhospita, según el método propuesto por Tischendorf *et al.* (2003), Rayfield *et al.* (2010) y Correa-Ayram *et al.* (2014). Además, se integraron las capas de pendiente, elevación, distancia de las

carreteras, distancia de asentamientos humanos y densidad de carreteras. A cada variable se le asignó un valor de 0 a 100 con base en la información disponible para cada especie focal, derivado del método propuesto por Correa-Ayram *et al.* (2014). En este sentido, valores cercanos a 100 significan que son áreas más adecuadas en cuanto a calidad de hábitat para la especie focal y viceversa. Para la cobertura de vegetación, valores altos significan mayor probabilidad de supervivencia, para el hábitat potencial mayor probabilidad de ocurrencia de la especie y mayor calidad de hábitat (Pascual Hortal y Saura, 2008). En cuanto a la elevación, rangos de aptitud en los que la especie puede estar o no estar y para la pendiente, dificultad al movimiento. Así mismo, para el grupo de variables catalogadas como disturbios valores altos corresponden a una mayor capacidad de la especie focal de adaptación y tolerancia a las características antrópicas.

Las capas de distribución potencial, las coberturas reclasificadas, la pendiente y las capas de disturbio, se sobrepusieron mediante álgebra de mapas en el programa ArcMap 10.8 con la siguiente fórmula:

$$2 (HabP + HabA) + (DC + DensC + DAH + Elev + Pend)$$

- HabP: Hábitat potencial
- HabA: Hábitat actual
- DC: Distancia a carreteras
- DensC: Densidad de carreteras
- DAH: Distancia a asentamientos humanos
- Elev: Aptitud de elevación
- Pend: Aptitud de pendiente

Los valores de los mapas resultantes se dividieron en cuartiles, el intervalo inferior se clasificó como hábitat deficiente, el intervalo siguiente como subóptimo y el intervalo superior como hábitat óptimo (López, 2010). Para la definición de los



fragmentos de hábitat finales se seleccionaron solo los de categoría óptima y se generó un nuevo mapa de tipo binario (Óptimo-No óptimo), con ayuda del software GUIDOS (Vogt *et al.*, 2007) con la finalidad de extraer solo los parches de hábitat óptimo mayores a 100 ha para *Bassariscus astutus* y 2000 ha para *Leopardus pardalis*.

### **Clasificación morfológica de los patrones espaciales de los parches de hábitat**

Con el fin de identificar y clasificar los tipos morfológicos de la fragmentación en los parches de hábitat de las especies focales, se llevó a cabo la clasificación morfológica de éstos por medio del software GUIDOS, el cual permitió reconocer en los mapas binarios obtenidos anteriormente, seis categorías morfológicas propuestas por Vogt *et al.* (2007) y definidas por Soille y Vogt (2009) y Saura *et al.* (2011):

- Área interior: Son áreas de interior del fragmento de hábitat que se encuentran relativamente lejos de los límites entre las coberturas clasificadas como hábitat y las de no hábitat. En este sentido, las áreas de interior no han sido degradadas por el efecto de borde y la fragmentación.
- Borde: Áreas de hábitat que abarcan el ancho de los límites entre las coberturas forestales y no forestales con perforaciones relativamente grandes.
- Lazo: Áreas que conectan el mismo fragmento de interior en algún extremo.
- Perforación: Áreas que están definidas por los límites entre las áreas de interior y perforaciones relativamente pequeñas dentro del hábitat. La “perforación” ocurre dentro de la zona con efecto de borde a lo largo del límite de la perforación y el área no fragmentada.
- Puente: Fragmentos que conectan un par o más áreas de interior.
- Rama: Conecta a puente, lazo, perforación o relicto pero no áreas de interior.
- Relicto: Fragmentos pequeños y aislados que están degradados por el efecto de borde, por su menor tamaño no pueden contener áreas de interior.

## Rutas de mínimo costo

Se determinaron las rutas de mínimo costo que enlazan los parches de hábitat previamente seleccionados. Las rutas de mínimo costo corresponden a un método utilizado para medir distancias efectivas entre parches de hábitat teniendo en cuenta la capacidad de dispersión entre ellos. Este modelo requiere dos tipos de información: una capa de resistencia o fricción que indica el grado de facilidad o dificultad para que un organismo se movilice a través de un área y una capa con fragmentos de hábitat entre los cuales se mide la conectividad (Theobald, 2005). Para el cálculo de los corredores potenciales con base en las rutas de mínimo costo y su posterior normalización se utilizó la herramienta *Linkage Mapper* (McRae y Kavanagh, 2011)

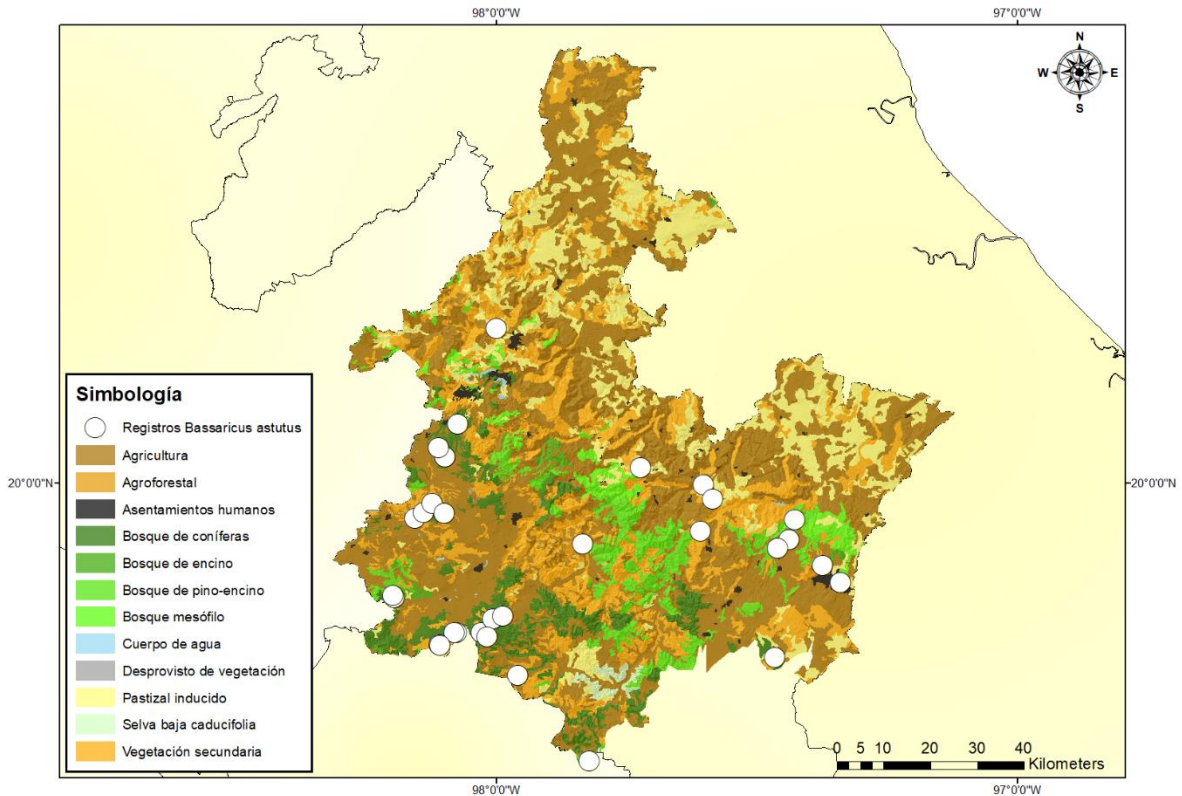
## RESULTADOS

Se obtuvieron 34 registros de *Bassariscus astutus* en la zona de estudio (Cuadro 1), los cuales se encontraron principalmente en los municipios de Chignahuapan (12 registros), Ixtacamaxtitlán (3) y Yoanahuac (2), se reconocieron en vegetación tropical (selva alta perennifolia y selva baja caducifolia 40.2%), pastizales (26.6%), vegetación templada (bosque de encino, encino-pino y mesófilo de montaña, 13.3%), áreas agrícolas (10%), matorral submontano (6.6%) y área urbana (3.3%) (Fig. 8).

**Cuadro 1.** Registros históricos obtenidos de diferentes bases de datos de *Bassariscus astutus* en la Sierra Norte de Puebla y el tipo de cobertura correspondiente.

No.	Vegetación	Coordenadas	No.	Vegetación	Coordenadas
1	Agricultura	19.933405 -98.156349	18	Bosque de coníferas	19.71425 -98.077055
2	Bosque de coníferas	19.945435 -98.140612	19	Bosque de coníferas	19.714027 -98.029305
3	Bosque de coníferas	20.114406 -98.07435	20	Bosque de coníferas	19.714028 -98.029444
4	Agricultura	20.0318 -97.7231	21	Bosque de coníferas	19.691583 -98.109666
5	Agricultura	19.892251 -97.438791	22	Bosque de coníferas	19.691584 -98.109722
6	Agricultura	19.843183 -97.374305	23	Bosque de coníferas	19.740722 -98.006944
7	Selva alta	20.298452 -98.000861	24	Bosque de coníferas	19.740723 -98.007222
8	Pastizal inducido	19.997583 -97.602333	25	Agricultura	19.909167 -97.60777
9	Agricultura	19.970399 -97.584608	26	Pastizal inducido	19.81 -97.34
10	Bosque de pino-encino	19.931205 -97.426694	27	Agricultura	19.88455 -97.834602

11	Agricultura	19.875747 -97.460202	28	Agricultura	19.785249 -98.199553
12	Agricultura	19.631897 -97.959183	29	Agricultura	19.942828 -98.100215
13	Bosque de coníferas	19.66633 -97.465138	30	Bosque de coníferas	20.069251 -98.111175
14	Agricultura	19.781805 -98.196111	31	Agricultura	19.714833 -98.081165
15	Bosque de coníferas	19.962944 -98.123416	32	Bosque de coníferas	19.705907 -98.018436
16	Bosque de coníferas	20.051694 -98.09925	33	Bosque de coníferas	19.689921 -98.109204
17	Bosque de coníferas	20.051695 -98.099444	34	Bosque de coníferas	19.746261 -97.987249

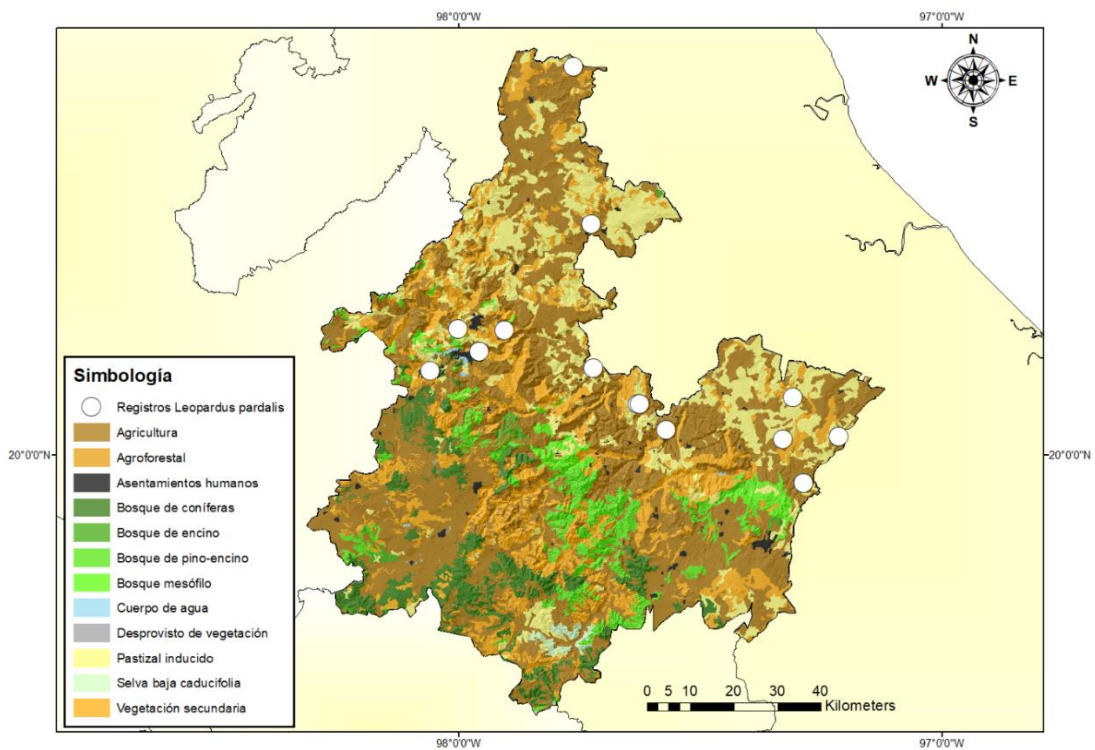


**Fig. 8.** Registros de *Bassariscus astutus* y tipos de cobertura en la Sierra Norte de Puebla. Los puntos blancos indican los registros de la especie.

Se obtuvieron 17 registros de *Leopardus pardalis* en la zona de estudio (Cuadro 2). Los registros del ocelote en la Sierra Norte de Puebla se encontraron principalmente en los municipios de Hueytamalco (6 registros), Hueytlalpan (2) y Xicotepec (2), éstos se localizaron en vegetación tropical (selva alta subperennifolia y bosque mesófilo de montaña 40%), pastizales (5%), áreas agrícolas (50%) y área urbana (5%) (Fig. 9.).

**Cuadro 2.** Registros de *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla y el tipo de cobertura correspondiente.

No.	Vegetación	Coordenadas	No.	Vegetación	Coordenadas
1	Agricultura	20.0318 -97.7231	10	Agricultura	20.1 -97.34
2	Agricultura	20.07 -97.57	11	Pastizal inducido	20.07 -97.36
3	Asentamiento urbano	20.173611 -98.058333	12	Agricultura	20.104722 -97.375
4	Asentamiento urbano	20.278611 -97.961111	13	Pastizal inducido	20.064444 -97.393611
5	Asentamiento urbano	20.104722 -97.625	14	Agricultura	20.037256 -94.214571
6	Asentamiento urbano	20.064444 -97.606389	15	Asentamiento urbano	20.02777 -97.69277
7	Agricultura	20.031944 -97.329167	16	Agricultura	20.266944 -97.88388
8	Asentamiento urbano	19.940833 -97.287778	17	Selva alta	20.017777 -97.30305
9	Agricultura	20.173611 -97.941667			

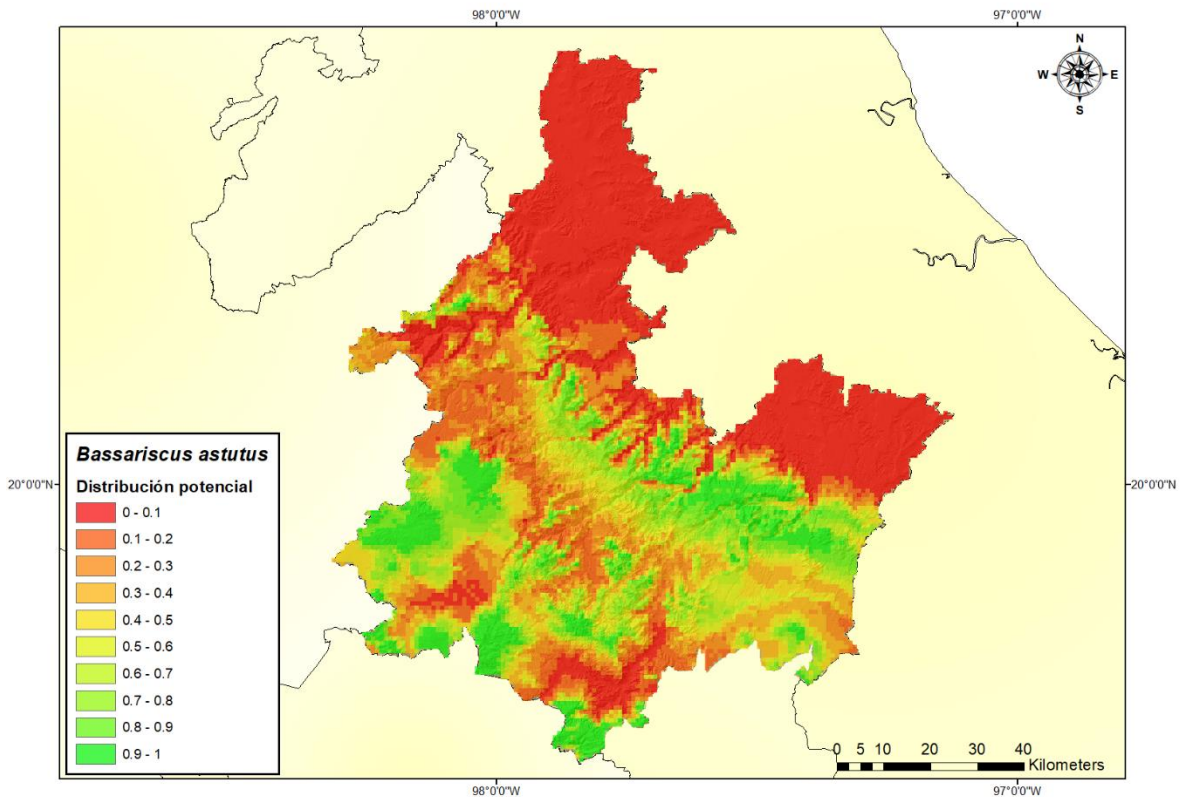


**Fig. 9.** Registros de *Leopardus pardalis* y tipos de cobertura en la Sierra Norte de Puebla. Los puntos blancos indican los registros de la especie.

## Distribución potencial

Con las variables de Worldclim seleccionadas y los puntos de presencia de *Bassariscus astutus* y *Leopardus pardalis*, se obtuvieron modelos de distribución potencial. En el modelo seleccionado se obtuvo un mapa promedio donde se indica la distribución potencial de la especie, que se establece con valores de 0 a 1, los números próximos a 0 se consideraron áreas de baja probabilidad para que habite el taxón; mientras que, los más cercanos a 1 indicaron áreas idóneas para las especies.

El AUC de entrenamiento promedio calculado para el modelo de distribución potencial de *Bassariscus astutus* fue de 0.86 ( $\pm 0,009$ ), lo que indica que se generó un buen modelo ya que la gráfica de salida del área bajo la curva (AUC) se representa en un rango entre 0 y 1 por lo que un valor del índice entre más cercano a 1 nos indica que el modelo es más apto para predecir la ocurrencia de la especie. Las variables que determinaron para la distribución del potencial de la especie fueron precipitación (mes más húmedo, trimestre más húmedo y trimestre más frío) y estacionalidad de la temperatura. En conjunto, estas variables explican el 100% de la varianza en la distribución de *B. astutus*. La implicación de las variables predictivas con respecto a la distribución del cacomixtle en la Sierra Norte de Puebla se reflejó en los fragmentos preservados para su distribución (Fig. 10).



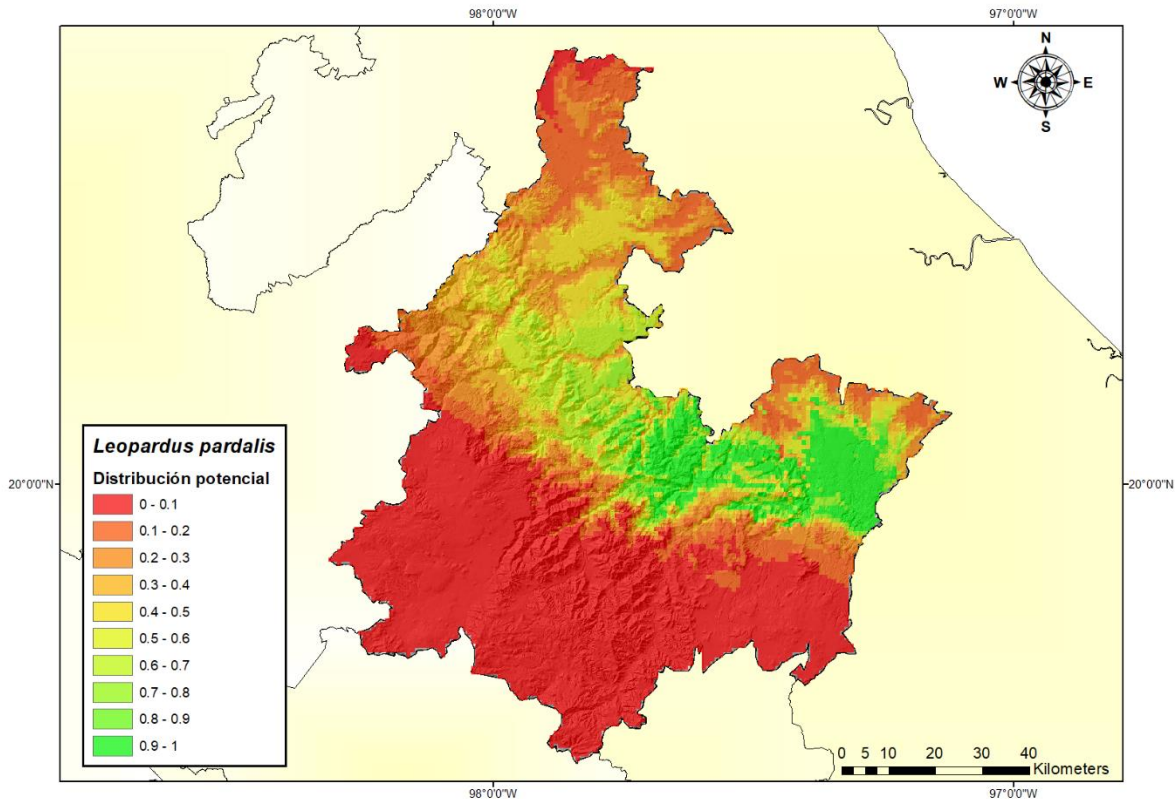
**Fig. 10.** Hábitat idóneo de *Bassariscus astutus* en la Sierra Norte de Puebla. Los valores próximos a 0 se consideran áreas de baja probabilidad para que habite el taxón (representado en color rojo), los cercanos a 1 indican áreas idóneas para la presencia de la especie (color verde).

El modelo de distribución potencial (mayor a 50% de probabilidad de presencia) indica 3 413 km<sup>2</sup> (40.3% de superficie de la zona de estudio) de hábitat con condiciones propicias para que sobreviva el cacomixtle (cobertura vegetal densa y suficientes fuentes de agua). El modelo indica áreas donde se tiene registro de la especie, como las subprovincias Lagos y Volcanes de Anáhuac y Carso Huasteco, también muestra zonas con distribución potencial, en las cuales no existen registros para la especie como en la subprovincia Chiconquiaco. Además, el modelo muestra áreas potenciales dentro de las Regiones Terrestres Prioritarias Bosques Mesófilos de la Sierra Madre Oriental y Cuetzalan.

El valor más alto debajo del área de la curva promedio calculado para el modelo de distribución potencial de *Leopardus pardalis* fue de 0.87 ( $\pm 0,009$ ), lo que

indica un buen modelo. Las variables que determinaron la distribución del potencial del ocelote fueron la precipitación (mes más seco, trimestre más seco y trimestre más cálido), estacionalidad de la temperatura, rango anual de temperatura y temperatura media del trimestre más seco. En conjunto, estas variables explican el 100% de la varianza en la distribución del ocelote. La implicación de las variables predictivas con respecto a la distribución del ocelote en la Sierra Norte de Puebla se reflejó en los fragmentos preservados para la distribución de la especie (Fig. 11).

El modelo de distribución potencial (> 50% de probabilidad de presencia) indica 1,337.3 km<sup>2</sup> (15.7% de superficie total de la zona de estudio) de hábitat con condiciones para la presencia del ocelote (condiciones climáticas, cobertura vegetal densa y suficientes fuentes de agua); el modelo predice áreas donde se registró la especie, como las subprovincias de Chiconquiaco y Carso Huasteco, también muestra zonas con distribución potencial en las cuales no existen registros para la especie como en la subprovincia Lagos y Volcanes de Anáhuac. Además, el modelo muestra áreas potenciales dentro de las Regiones Terrestres Prioritarias Bosques Mesófilos de la Sierra Madre Oriental y Cuetzalan.



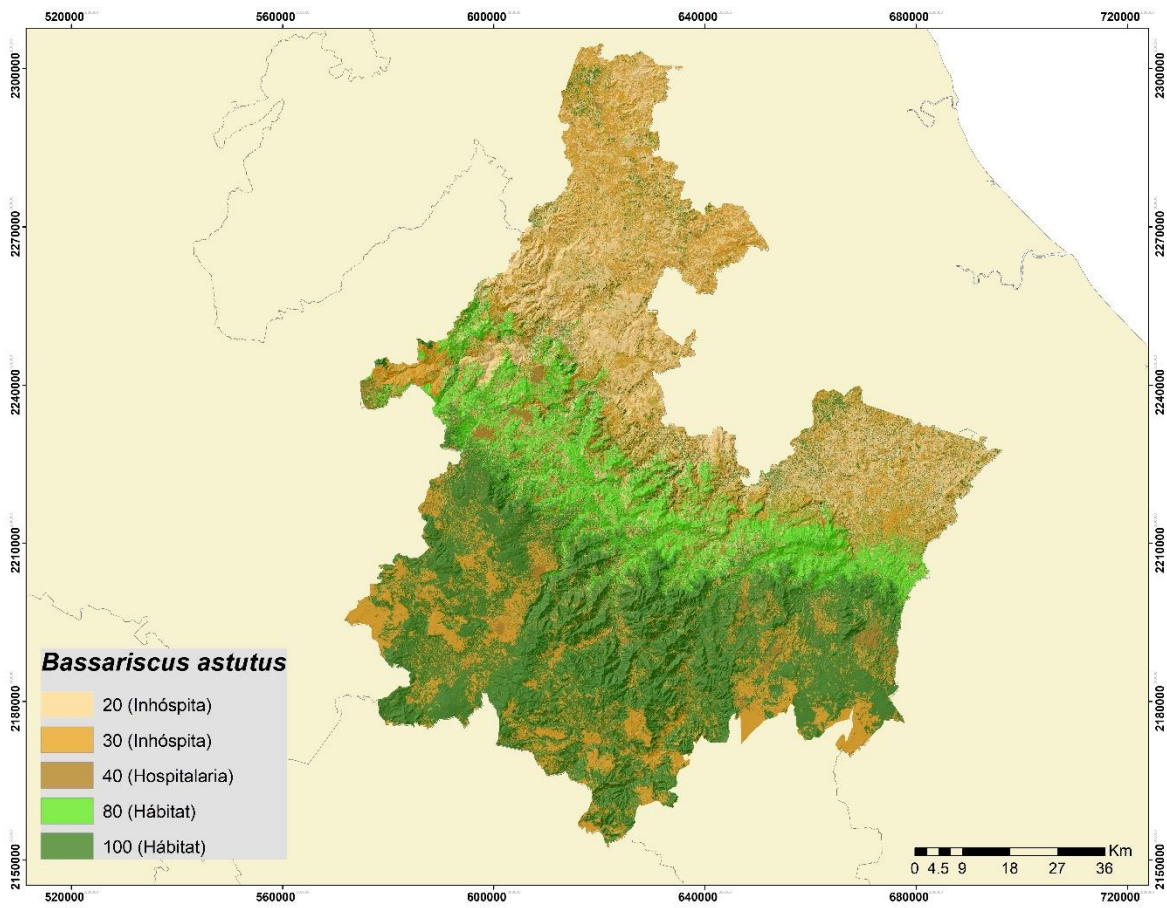
**Fig. 11.** Hábitat idóneo de *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla. Los valores próximos a 0 se consideran áreas de baja probabilidad para que habite el taxón (representado en color rojo), los cercanos a 1 indican áreas idóneas para la presencia la especie (color verde).

## Selección de fragmentos de hábitat

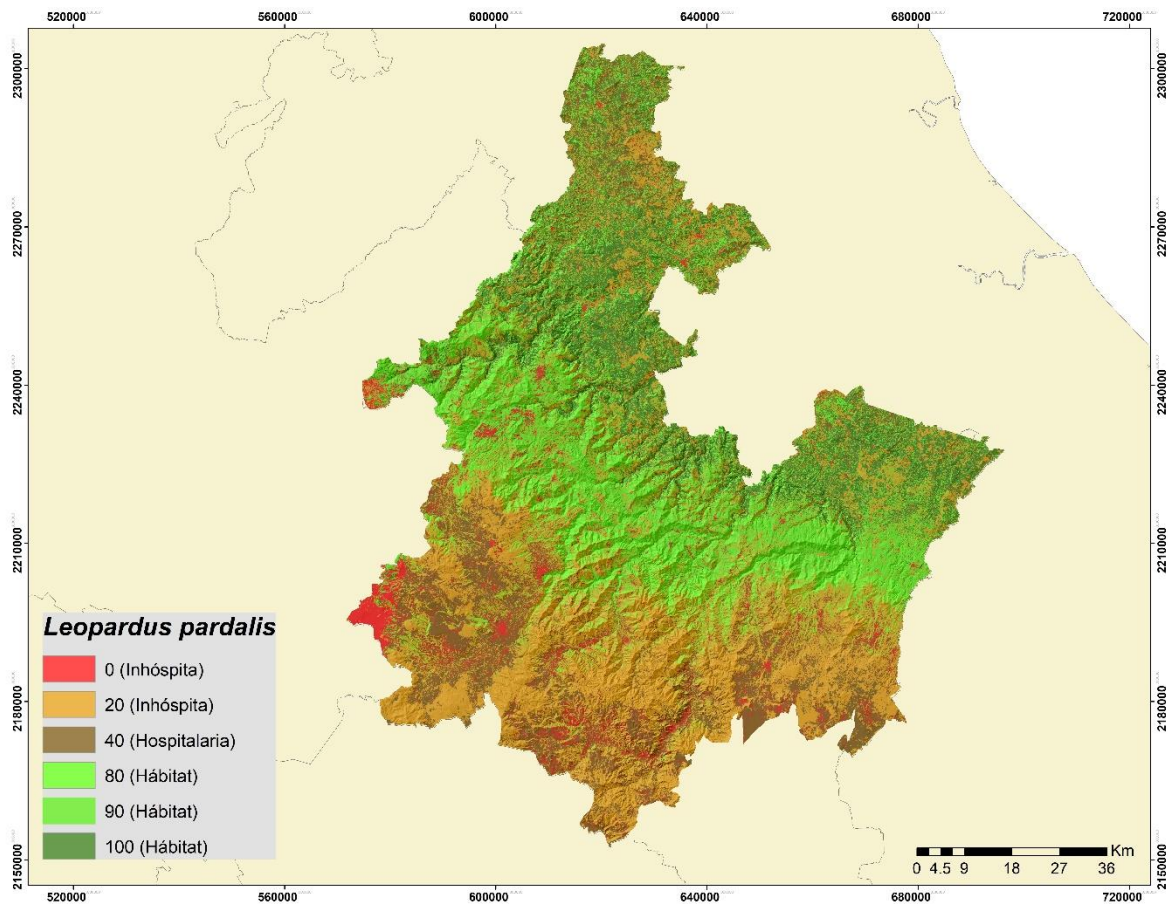
### Reclasificación de los mapas de cobertura

En el cuadro 3 se presenta la clasificación utilizada para elaborar los mapas de cobertura de cada especie focal, se asignó la categoría correspondiente a cada polígono para reclasificarlo de acuerdo a los siguientes valores: de 0 a 39 se consideraron como Matriz Inhóspita, de 40 a 79 como Matriz Hospitalaria y de 80 a 100 como Hábitat para obtener el mapa de salida de calidad de hábitat de *Bassariscus astutus* (Fig. 12) y *Leopardus pardalis* (Fig. 13).





**Figura 12.** Preferencias de hábitat de *Bassariscus astutus* clasificado en tres categorías de acuerdo a la calidad: Hábitat, Matriz Hospitalaria, Matriz Inhospita.



**Fig. 13.** Preferencias de hábitat de *Leopardus pardalis* clasificado en tres categorías de acuerdo a la calidad Hábitat, Matriz Hospitalaria, Matriz Inhospita.

En la reclasificación de las coberturas para *L. pardalis*, se agruparon las coberturas de asentamientos humanos, bosque de pino, bosque de coníferas y cuerpos de agua y se categorizaron como inhóspitas. Las coberturas de origen antrópico como los pastizales inducidos, cultivos y plantaciones forestales se clasificaron como hospitalarias. Mientras que, las coberturas de selva alta subperennifolia, bosque mesófilo de montaña, bosque de encino-pino y cultivos agroforestales, se clasificaron como hábitat. En el caso de *B. astutus* la matriz hospitalaria resulta más amplia, ya que incorporó a los asentamientos humanos, los bosques de coníferas, bosques de pino-encino, bosques de encino, bosques de encino-pino y bosque mesófilo de montaña y cultivos agroforestales (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Categorización de los tipos de cobertura para la selección de fragmentos de hábitat para *Leopardus pardalis* y *Bassariscus astutus*, en la Sierra Norte de Puebla.

Tipo de cobertura	Preferencias de hábitat		Categoría (Modificado de Correa-Ayram, 2016)	
	<i>L. pardalis</i>	<i>B. astutus</i>	<i>L. pardalis</i>	<i>B. astutus</i>
Agricultura	40	30	Hospitalaria	Inhóspita
Asentamientos humanos	0	40	Inhóspita	Hospitalaria
Pastizal inducido	40	30	Hospitalaria	Inhóspita
Cultivos agroforestales	80	80	Hábitat	Hábitat
Bosque de encino	80	100	Hábitat	Hábitat
Bosque de pino-encino	20	100	Inhóspita	Hábitat
Bosque de encino-pino	20	100	Inhóspita	Hábitat
Cuerpo de agua	0	0	Inhóspita	Inhóspita
Bosque de coníferas	20	100	Inhóspita	Hábitat
Bosque mesófilo de montaña	90	80	Hábitat	Hábitat
Selva alta subperennifolia	100	20	Hábitat	Inhóspita

### Estimación de la aptitud de hábitat

En el cuadro 4 se presenta la clasificación utilizada para elaborar los mapas de aptitud de hábitat de cada especie focal, la correspondiente categoría (0 a 100) se asignó a cada variable para reclasificarlo y obtener el mapa de salida de aptitud de hábitat de *Bassariscus astutus* (Fig. 14) y *Leopardus pardalis* (Fig. 15).

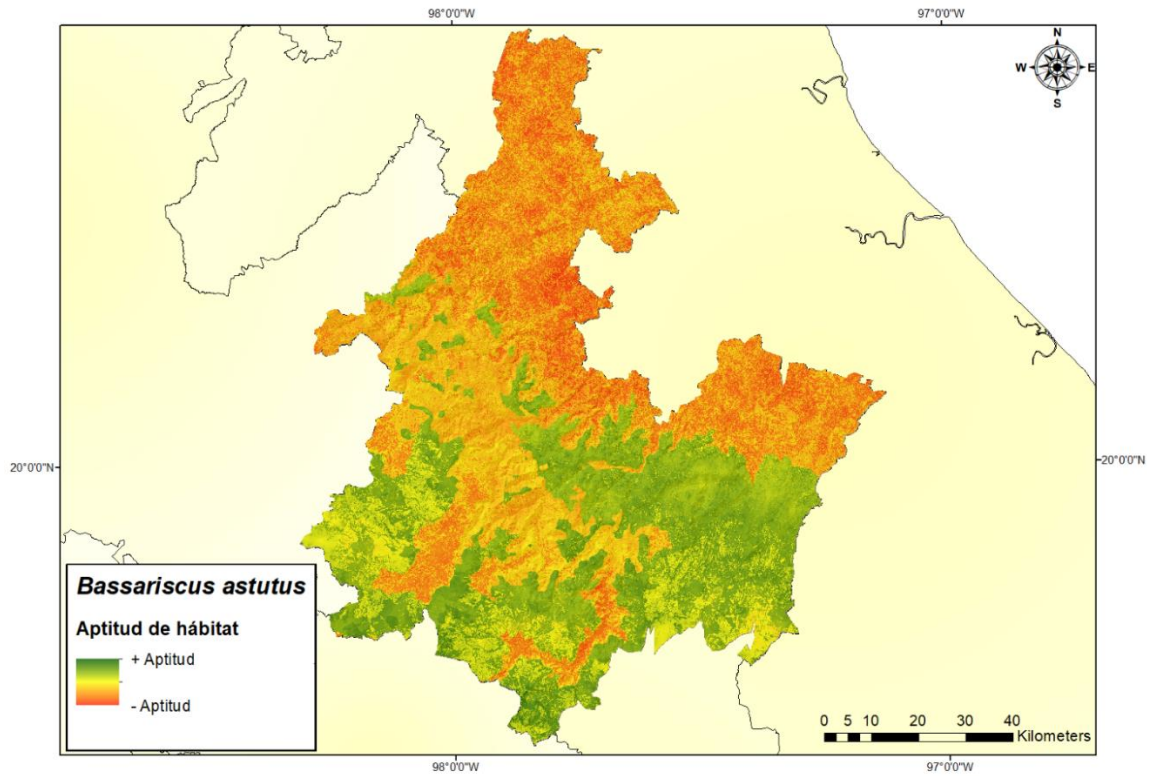


Figura 14. Aptitud de hábitat de *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla.

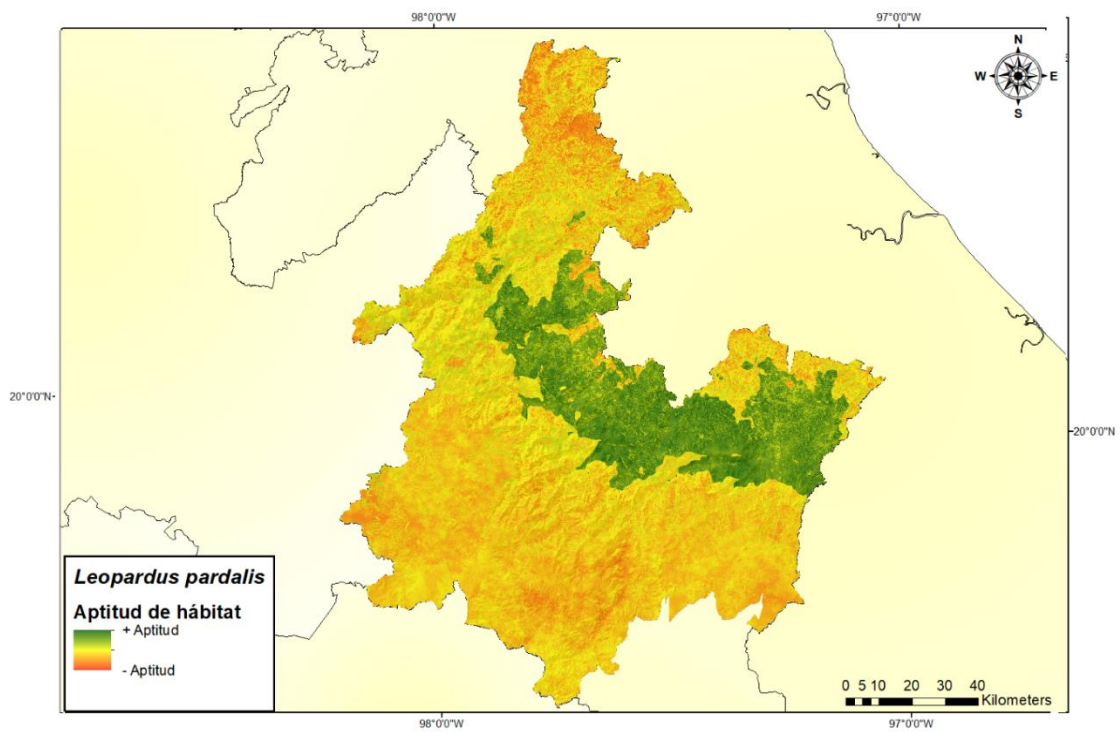


Figura 15. Aptitud de hábitat de *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

Con los mapas de distribución potencial resultantes y las coberturas reclasificadas, así como la inclusión de las variables de disturbio, se obtuvieron mapas de aptitud de hábitat por especie. En estos mapas se identificaron tres categorías de aptitud de hábitat, el intervalo de 0 a 30 corresponde a zonas que se consideran con nula o muy baja viabilidad para la presencia de las especies focales, el rango medio de 30-60, pertenece a zonas donde las especies pueden ocurrir o transitar, pero pueden no fijar una población estable, mientras que, el rango más alto (60-100) indicó las áreas con mayor aptitud de hábitat (Cuadro 3).

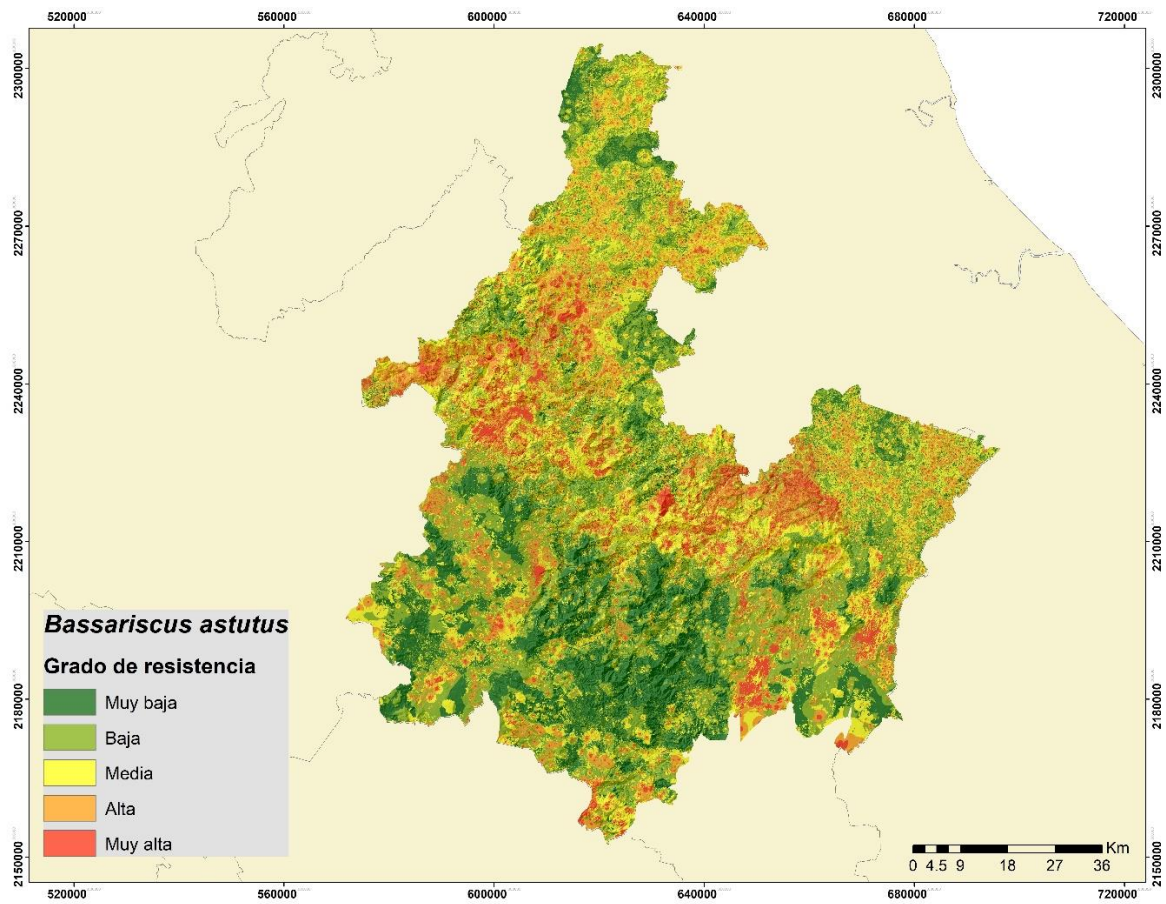
En las dos especies se valoró como el mejor hábitat a partir de los 1000 m de proximidad a carreteras. Sin embargo, el cacomixtle fue valorado como menos tolerante a la cercanía a las carreteras en contraste con el ocelote. Por otro lado, en la variable de densidad de carreteras el cacomixtle tiene mayor tolerancia a la densidad de las carreteras. Entre un intervalo de 0.0 a 0.1 km de carretera/km<sup>2</sup> se calificó con la mejor aptitud, en cambio, el ocelote presentó la mejor aptitud en el primer intervalo entre 0.0 a 0.01 carretera/km<sup>2</sup>, y disminuye gradualmente a medida que la densidad de carreteras aumenta. En cuanto a la variable de altitud, el ocelote se calificó con la mejor aptitud desde 0 a 2000 m. Sin embargo, en altitudes mayores de 2000 m presentó valores iguales a 0 de aptitud. Por otro lado, el cacomixtle presentó menor tolerancia en altitud mayor a 3,500 m, en cambio, se calificó con la mejor aptitud entre 0 a 3000 m. La variable de pendiente no presentó ninguna influencia sobre la aptitud de hábitat en ambas especies, todos los intervalos de pendiente se calificaron como la mejor aptitud de hábitat. En cuanto a la distancia a poblados, el cacomixtle se calificó con la mejor aptitud en todos los Intervalos. Por el contrario, el ocelote se calificó con valores más bajos de aptitud entre 500 m a 2000 m de distancia a los poblados (Cuadro 4).

**Cuadro 4.** Valores de aptitud de hábitat asignados a pendiente, altitud y variables de disturbio para *B. astutus* y *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla

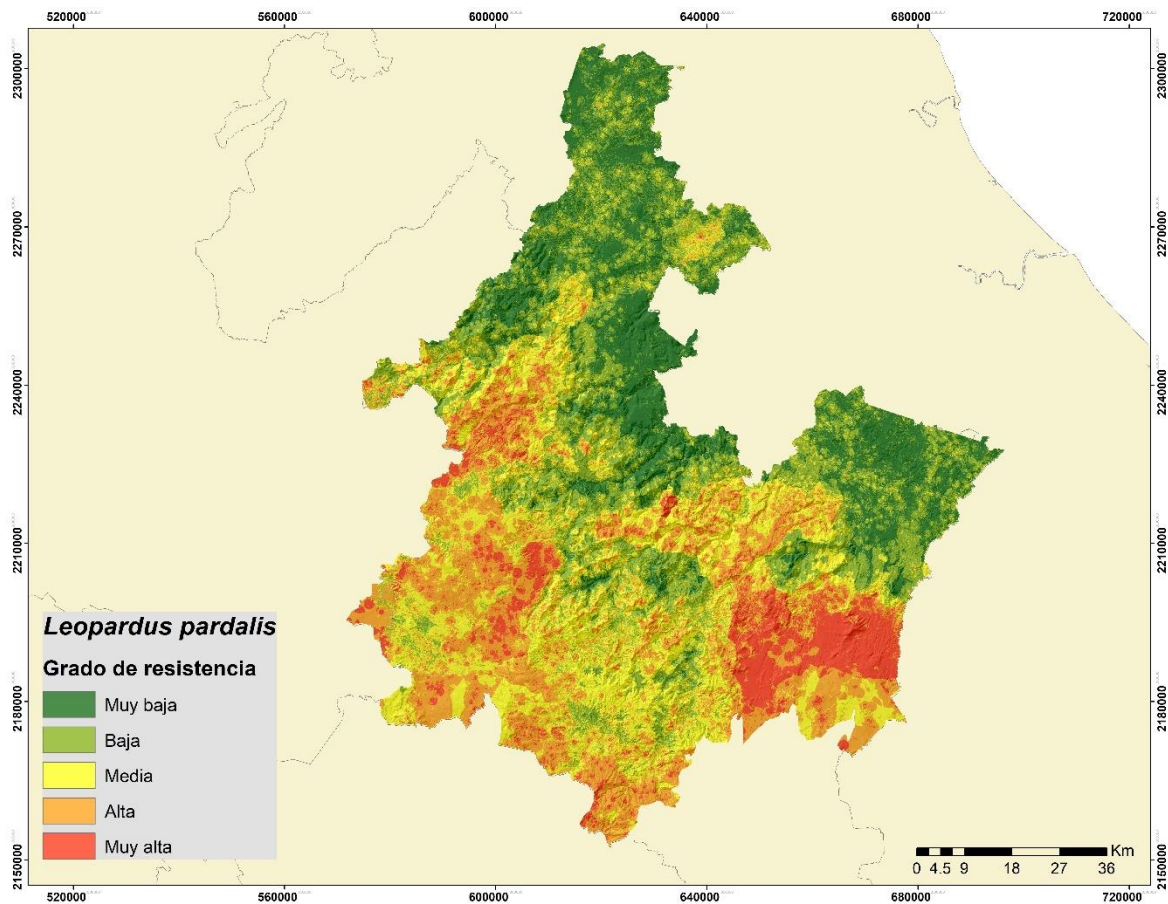
Aptitud de hábitat			Aptitud de hábitat		
Característica del paisaje	<i>L. pardalis</i>	<i>B. astutus</i>	Característica del paisaje	<i>L. pardalis</i>	<i>B. astutus</i>
<b>Distancia a carreteras</b>			<b>Altitud</b>		
0-200 m	50	30	0-500 m	100	100
200-500 m	60	60	500-1000 m	100	100
500-1000 m	70	80	1000-1500 m	100	100
1000-1500 m	100	100	1500-2000 m	100	100
1500-2000 m	100	100	2000-2500 m	30	100
>2000 m	100	100	2500-3000 m	0	100
<b>Distancia a poblados</b>			3000-3500 m	0	0
0-200 m	50	100	>3500 m	0	0
200-500 m	80	100	<b>Pendiente (grados)</b>		
500-1000 m	90	100	0-10	100	100
1000-1500 m	100	100	10-20	100	100
1500-2000 m	100	100	20-30	100	100
>2000 m	100	100	30-40	98	95
<b>Densidad de carreteras</b>			>40	92	92
0.0-0.1 km/km <sup>2</sup>	100	100			
0.01-0.05 km/km <sup>2</sup>	80	100			
0.05-0.1 km/km <sup>2</sup>	70	100			
0.1-0.5 km/km <sup>2</sup>	50	40			
0.5-1 km/km <sup>2</sup>	30	30			
1 km/km <sup>2</sup>	10	20			

#### Valoración del grado de resistencia del paisaje

El valor de cada pixel se basó en la resistencia de las variables en formato raster, en el cual cada variable fue reclasificada en función del grado de resistencia en un intervalo de 0 a 100. En este estudio se consideró que un valor próximo a 100 correspondió a mayor dificultad de movilidad de la especie en paisaje (alta resistencia) y un valor cercano a cero, menor dificultad de movimiento (baja resistencia) para *B. astutus* (Fig. 16) y *L. pardalis* (Fig. 17)



**Fig. 16.** Distribución de la resistencia del paisaje para *Bassariscus astutus* en la Sierra Norte de Puebla.



**Fig. 17.** Distribución de la resistencia del paisaje para *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

La matriz del paisaje presentó valores más altos de resistencia para *L. pardalis*, en cambio con *B. astutus*, estos valores fueron más bajos. Sin embargo, en ambas especies los valores más altos de resistencia corresponden a las carreteras pavimentadas de 4 carriles. Los asentamientos humanos y cuerpos de agua también fueron valorados como coberturas de alta resistencia a la movilidad (Cuadro 5). No obstante, la resistencia que le ofrecen los asentamientos humanos a *B. astutus* fue más baja en comparación con *L. pardalis*. Las coberturas vegetales valoradas con mayor resistencia para *B. astutus* en la zona de estudio, corresponden a la selva alta y le siguen los pastizales inducidos, agricultura de temporal, cultivos agroforestales y bosque mesófilo de montaña. Mientras que, para *L. pardalis* las coberturas con mayor resistencia fueron el pastizal inducido, bosque de coníferas y bosque de pino-encino, le siguen los cultivos agroforestales y el



bosque mesófilo de montaña. Por otro lado, la densidad de carreteras es una variable que presenta valores altos de resistencia, se observó que valores de 10 km de carretera por km<sup>2</sup> presentó alta resistencia para *L. pardalis* (resistencia=91); sin embargo, *B. astutus* muestra valores más bajos de resistencia en esta categoría (resistencia=81).

En cuanto a la distancia a carreteras, fue valorada con puntajes altos de resistencia, entre más cerca se esté a ellas (74 y 67 para distancias entre 0 y 200 metros respectivamente) representa mayor resistencia a las especies estudiadas; lo mismo sucedió con la distancia a poblados entre más cerca se esté a un asentamiento mayor resistencia en la movilidad, aunque, *B. astutus* resultó fue más tolerable a esta variable en contraste con *L. pardalis*. La altitud y la pendiente no presentaron valores altos de resistencia. Sin embargo, en intervalos altitudinales mayores 3500 m *B. astutus* presentó valores altos de resistencia; mientras que para *L. pardalis* la mayor resistencia se observa a partir de 2500 m (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Valores de resistencia asignados a *Leopardus pardalis* y *Bassariscus astutus* (Modificado de Correa-Ayram, 2012).

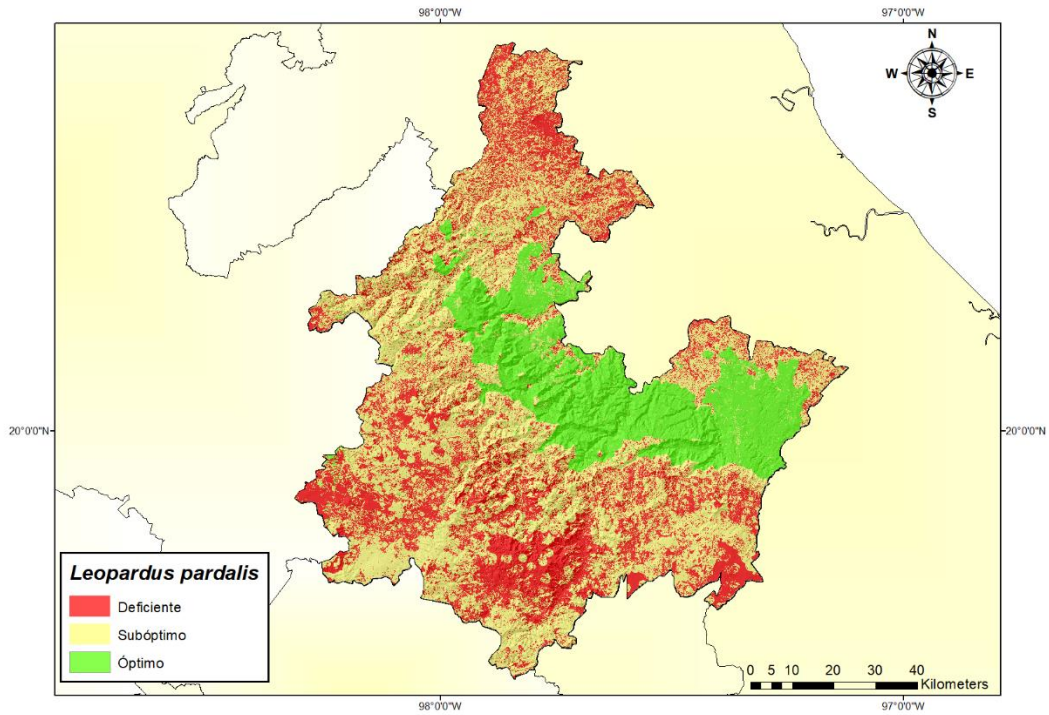
Característica del paisaje	<i>Leopardus pardalis</i>	<i>Bassariscus astutus</i>	Característica del paisaje	<i>Leopardus pardalis</i>	<i>Bassariscus astutus</i>
<b>TIPO DE COBERTURA</b>			<b>ELEVACIÓN</b>		
Agricultura	54	52	0-500 m	2	0
Cultivo agroforestal	19	40	500-1000 m	8	0
Asentamientos humanos	96	81	1000-1500 m	16	5
Bosque de coníferas	63	7	1500-2000 m	28	6
Bosque de encino	19	12	2000-2500 m	56	16

Bosque de pino-encino	63	7	2500-3000 m	86	28
Bosque de encino-pino	34	7	3000-3500 m	93	78
Cuerpo de agua	90	88	>3500 m	100	82
Bosque mesófilo de montaña	5	40	PENDIENTE (GRADOS)		
Pastizal inducido	54	52	0-10	0	0
Selva alta subperennifolia	2	81	10-20	0	0
			20-30	0	2
DISTANCIA A CARRETERAS			30-40	2	5
0-200 m	74	67	>40	8	8
200-500 m	57	48	DENSIDAD DE CARRETERAS		
500-1000 m	38	27	0.0-0.1 km/km2	4	7
1000-1500 m	24	20	0.1-1 km/km2	19	10
1500-2000 m	15	13	1-5 km/km2	36	23
>2000 m	12	7	5-10 km/km2	62	13
DISTANCIA A POBLADOS			>10 km/km2	91	7
0-199 m	74	67	DENSIDAD POBLACIONAL (Hab/Km <sup>2</sup> )		
200-499 m	58	40	0-10 Hab/Km <sup>2</sup>	2	3

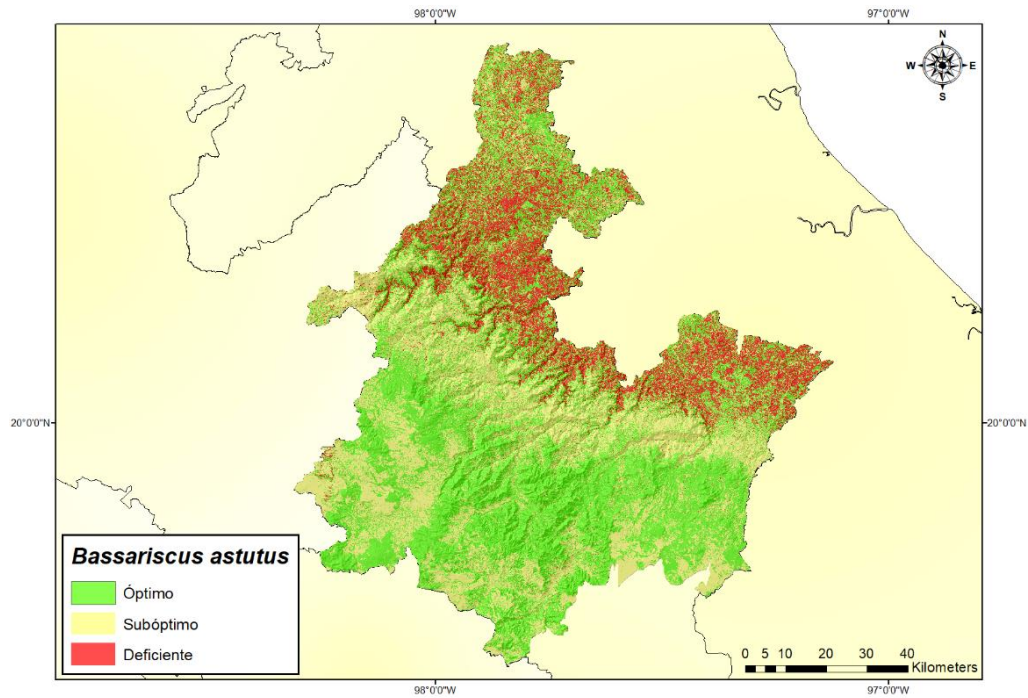
500-999 m	38	28	11-25 Hab/Km <sup>2</sup>	17	12
1000-1499 m	18	16	26-50 Hab/Km <sup>2</sup>	32	22
1500-1999 m	7	8	51-100 Hab/Km <sup>2</sup>	54	48
>2000 m	0	2	101-500 Hab/Km <sup>2</sup>	76	70
			501-1000 Hab/Km <sup>2</sup>	90	87

### Selección final de los fragmentos de hábitat

Los fragmentos clasificados como óptimos que no cumplieron con el tamaño mínimo de área >300 ha para *L. pardalis* y >100 ha para *B. astutus* fueron reclasificados como subóptimos y se catalogaron como fragmentos de paso (*stepping stones*) en los modelos de conectividad funcional. En las figuras 18 y 19 se presentan los fragmentos de hábitat finales de *L. pardalis* y *B. astutus*, respectivamente, clasificados en deficiente (sin hábitat), hábitat subóptimo y hábitat óptimo. El área ocupada por el hábitat óptimo para *B. astutus* es de 230 278 ha (27% de la superficie total), en contraste con el área de hábitat subóptimo y deficiente, que ocuparon 367 235 ha (43.3%) y 249 550 ha (29.4%), respectivamente. Mientras que, la superficie del hábitat óptimo de *L. pardalis* es de 195 577 ha (23%), el subóptimo y deficiente de 312 947 ha (36.9%) y 338 646 ha (39.9%), respectivamente.

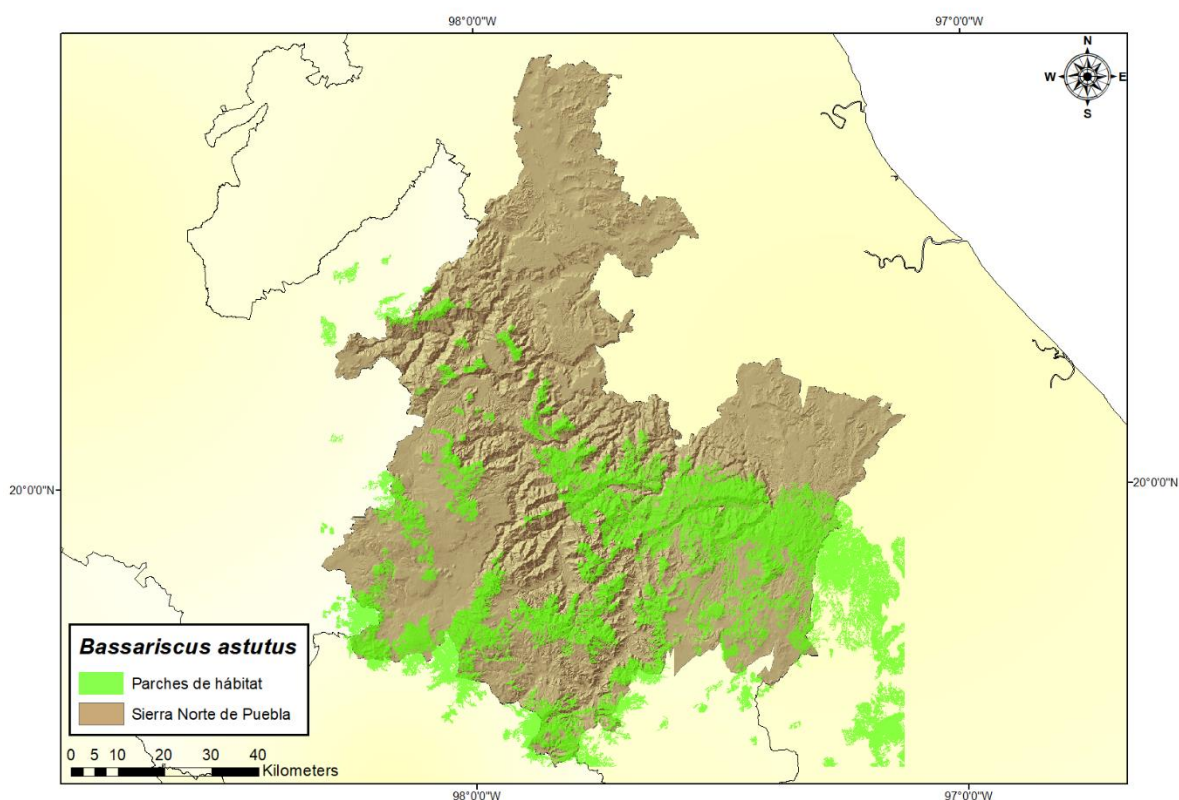


**Fig. 18.** Fragmentos de hábitat óptimo, subóptimo y deficiente para *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

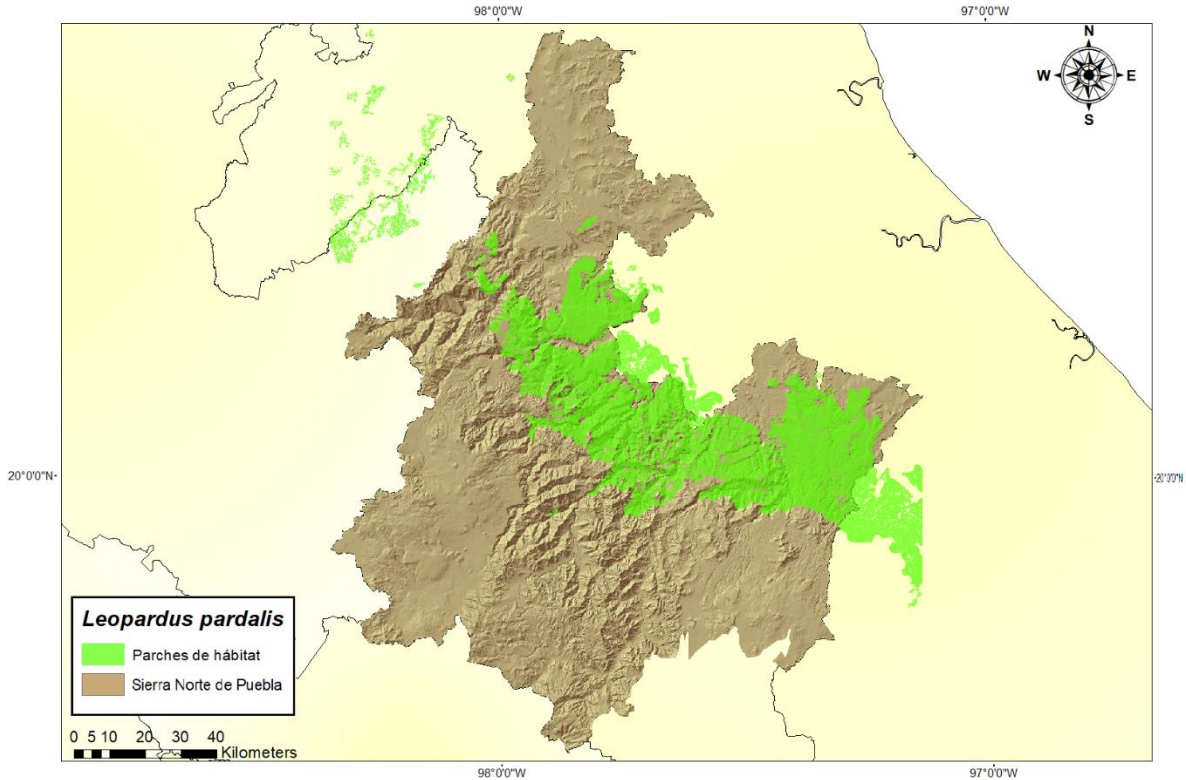


**Fig. 19.** Fragmentos de hábitat óptimo, subóptimo y deficiente para *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla.

Entre los fragmentos de hábitat finales, incluidos en la categoría de hábitat óptimo, de las dos especies, se identificaron fragmentos de hábitat óptimo que se encuentran fuera de la zona de estudio, esto con el fin de obtener un análisis más completo y continuo ya que por distribución natural se reconoce que la extensión de hábitats no obedece a límites políticos (Figuras 20 y 21). Se obtuvieron 77 fragmentos de hábitat óptimo para *Bassariscus astutus*, con una superficie de 270,838.6 ha, de estas 207 005.3 ha se localizan en la Sierra Norte de Puebla, distribuidos en 54 fragmentos. En el caso de *Leopardus pardalis* se obtuvieron 43 fragmentos de hábitat, con una superficie de 216 243.3 ha, de éstos 16 se localizan en la zona de estudio (189 727 ha).



**Fig. 20.** Fragmentos de hábitat óptimo obtenidos para *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla.

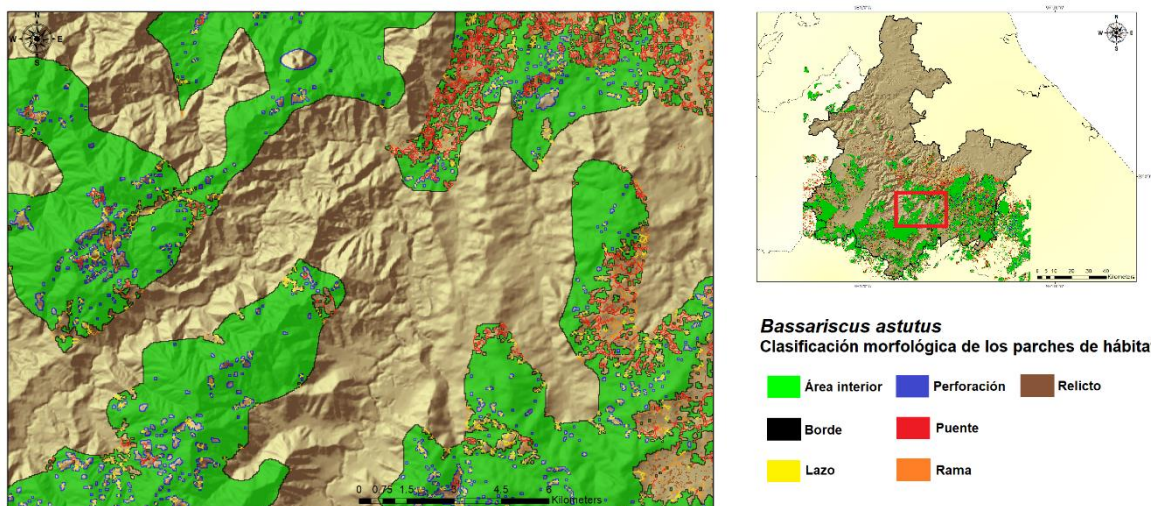


**Fig. 21.** Fragmentos de hábitat óptimo obtenidos para *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

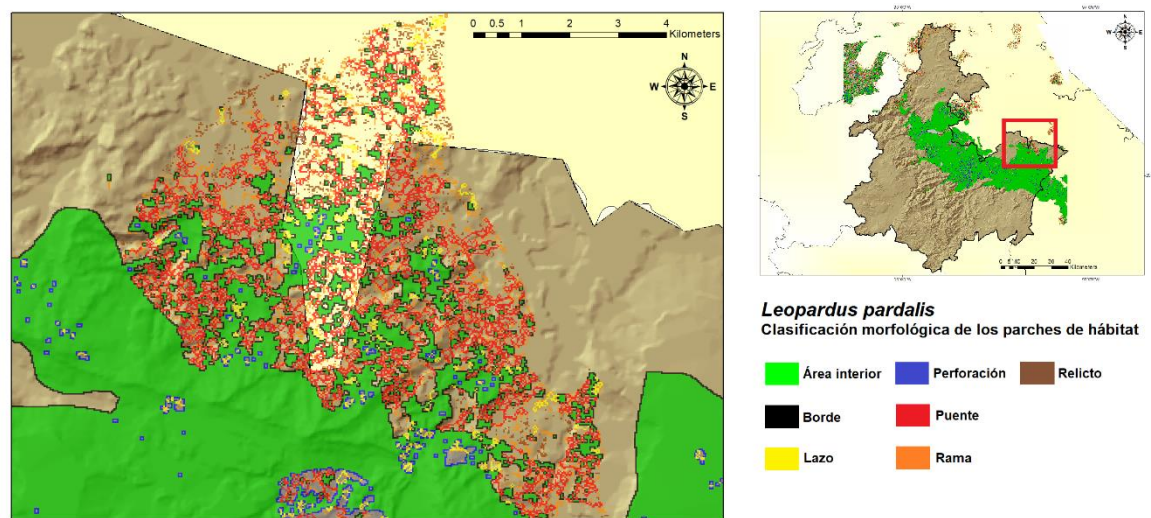
### **Clasificación morfológica de los patrones espaciales de fragmentación del hábitat óptimo**

En el cuadro 6, figuras 22 y 23, se presentan los resultados de la clasificación morfológica de la fragmentación del hábitat de cada especie focal, correspondientes al mapa binario de hábitat óptimo y no óptimo. Se registraron siete categorías morfológicas identificadas con un color particular; las áreas de interior (verde) corresponden a los fragmentos de hábitat; borde (negro) representa a las áreas de transición entre los parches de hábitat y las áreas sin hábitat, perforación (azul) indicó el proceso de fragmentación al que son sometidos los fragmentos de hábitat, lazo (amarillo) identificó a los conectores que enlazan un mismo fragmento de hábitat, puente (rojo) corresponde a elementos conectores entre fragmentos de hábitat y rama (naranja) identificó elementos que tienen función de conector, pero que en algún momento han sido diseccionados y no conectan ningún parche de

hábitat con otro o entre uno mismo. Relicto (color café) consideró fragmentos aislados de menor tamaño, que están degradados por el efecto de borde, por su pequeño tamaño no pueden contener áreas de interior.



**Fig. 22.** Clasificación morfológica de los parches de hábitat óptimo obtenidos para *Bassariscus astutus*.



**Fig. 23.** Clasificación morfológica de los fragmentos de hábitat óptimo obtenidos para *Leopardus pardalis*.

La herramienta MSPA estimó que el mayor porcentaje del hábitat de *B. astutus* y *L. pardalis* corresponde a área interior, 66% y 77%, respectivamente, seguido de los elementos conectores, que incluye puente y rama, que en conjunto representan 9% y 6%, mientras que, el menor porcentaje se registró para lazo 1.3% y 0.92 %, respectivamente. En cuanto al proceso de fragmentación, perforación presentó porcentajes similares en el hábitat de ambas especies 4.5%. En cambio, borde presentó mayor porcentaje en el hábitat de *B. astutus* (14.3%) en comparación con el hábitat de *L. pardalis* (8.3%). La misma tendencia se observó en el porcentaje de elementos clasificados como relictos, donde el mayor porcentaje de este proceso fue mayor para el hábitat de *B. astutus* (3.8%) y menor para *L. pardalis* (1.8%) (Cuadro 6).

**Cuadro 6.** Clasificaciones del análisis morfológico de los patrones espaciales del hábitat óptimo de *Bassariscus astutus* y *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

Categoría	<i>B. astutus</i>		<i>L. pardalis</i>	
	Área (ha)	Porcentaje de hábitat	Área (ha)	Porcentaje de hábitat
Área interior	13645	66.6	8446	77.9
Borde	7952	14.37	4919	8.37
Lazo	10903	1.39	6608	0.92
Perforación	6602	4.5	6337	4.58
Puente	15220	4.17	9504	3.12
Rama	66435	5.03	37867	3.23
Relicto	39743	3.88	18586	1.89

### Corredores potenciales

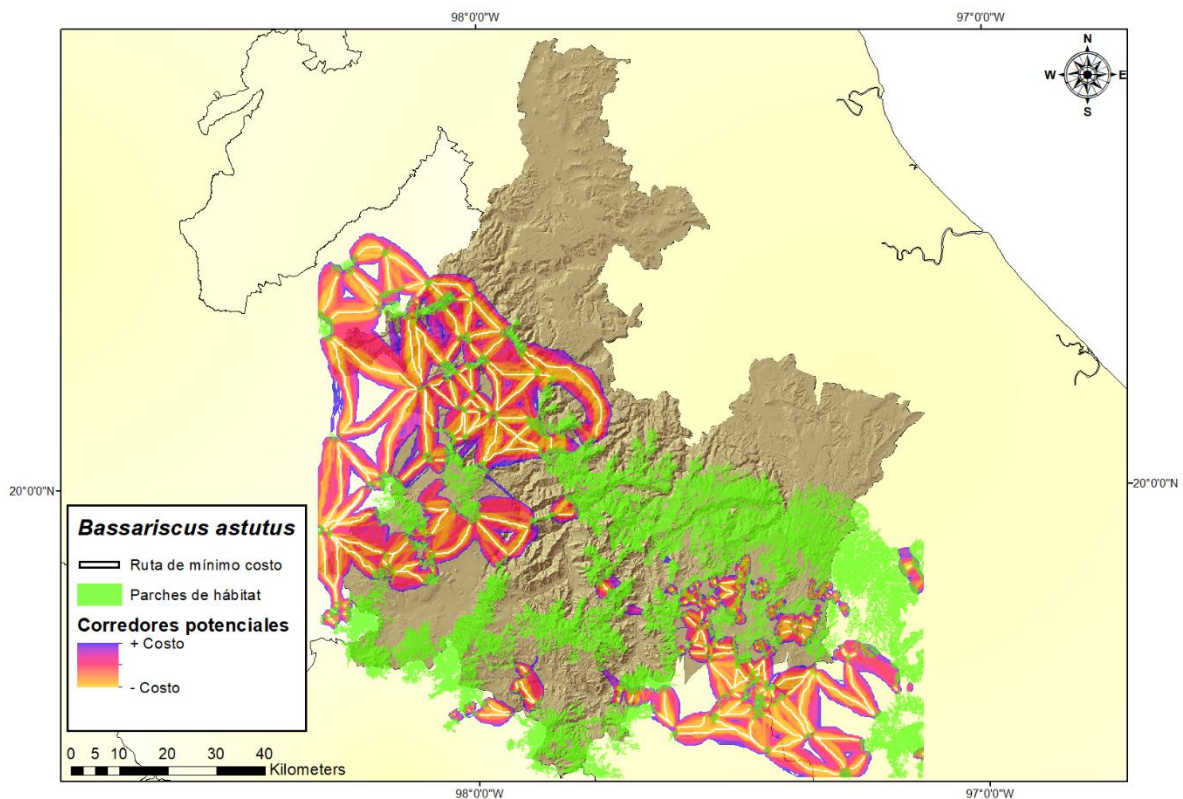
Los corredores de mínimo costo de *B. astutus* se distribuyen en la parte sur de la zona de estudio, se obtuvieron 189 enlaces que conectan los 77 fragmentos de hábitat con un promedio de longitud de 5.3 km, la longitud de éstos varía desde los 30 m hasta 27.4 km, sumando un total de 937.2 km de rutas de mínimo costo (Figuras 24 y 25). El intervalo de distancia euclidiana es de 0.29 km hasta 41.4 km,



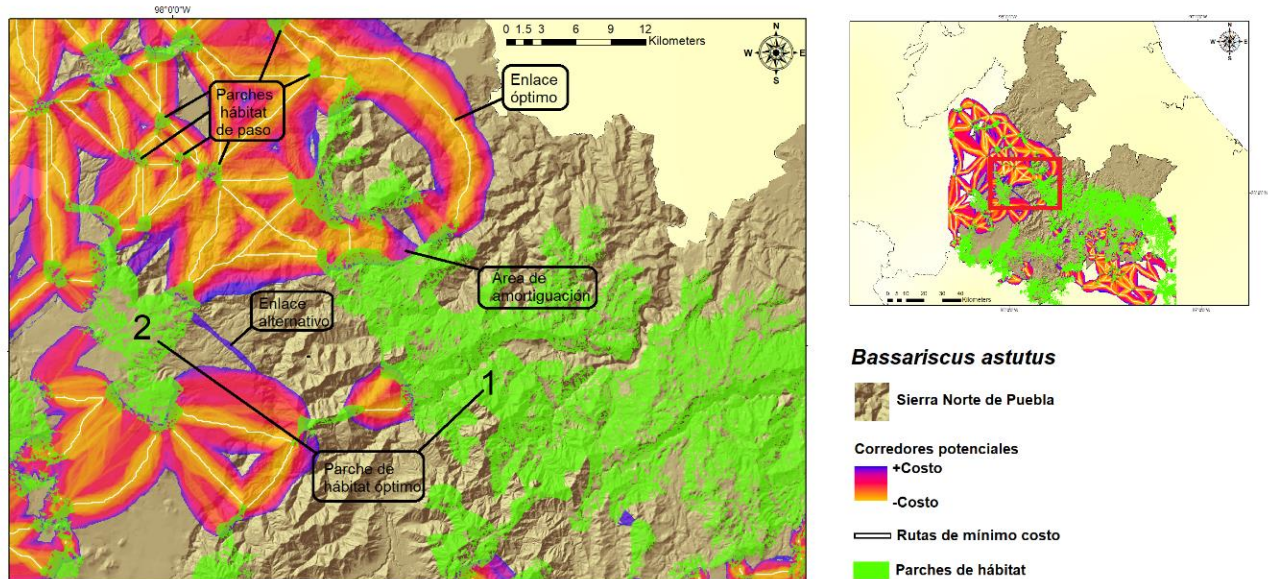
en cambio, el intervalo de distancia costo fue de 6.3 a 5270 km, mientras que, la distancia media de costo fue de 850.8 km (Cuadro 7).

**Cuadro 7.** Número de enlaces, rangos de distancia euclidea y de distancia de costo, longitud promedio de las rutas de mínimo costo (RMC) y relación de la distancia de costo con el largo de las rutas de mínimo costo (cwdtopathratio) para *B. astutus* y *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

Especie	Enlaces	Número de fragmentos de hábitat	Intervalo distancia Euclidea (km)	Distancia euclidiana Promedio (km)	Intervalo distancia costo (km)	Distancia media (cost) (km)	Longitud (RMC) media (km)	cwdToPathRatio promedio (LCP; km) ( $\pm$ E.E.)
<i>B. astutus</i>	189	77	0.029 – 41.4	4.8	6.3 – 5740	850.8	5.3	171.8 ( $\pm$ 36.3)
<i>L. pardalis</i>	111	54	0.030 – 51.6	6.6	3.9 – 6208	975.5	7.4	124 ( $\pm$ 27.4)

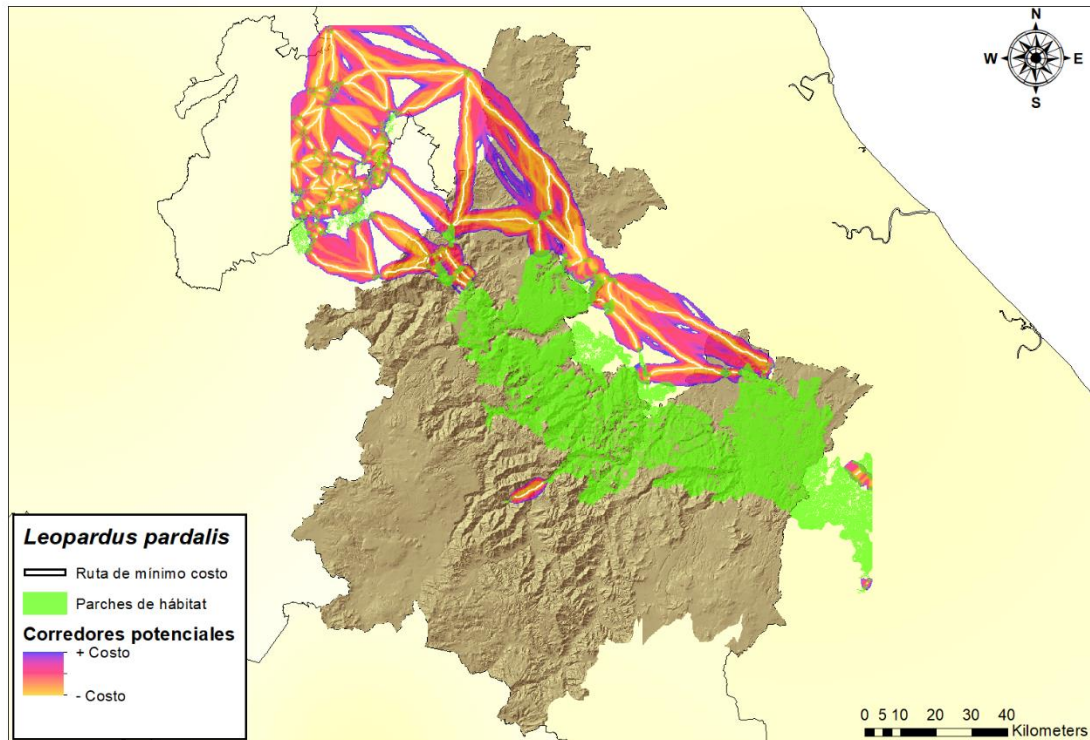


**Fig. 24.** Corredores potenciales y rutas de mínimo costo para *Bassariscus astutus* en la Sierra Norte de Puebla.



**Fig. 25.** Corredores potenciales y rutas de mínimo costo de mejor calidad para *Bassariscus astutus* en la Sierra Norte de Puebla.

En cuanto a *L. pardalis* los corredores potenciales se distribuyen en la parte central de la zona de estudio. Se obtuvieron 111 enlaces que conectan 54 fragmentos de hábitat, con longitudes que van de 42 m hasta 50.8 km, con un promedio de extensión de 6.34 km y que en total suman 602.7 km de rutas de mínimo costo (Figuras 26 y 27). El intervalo de distancia euclidiana presentó valores de 0.030 km hasta 51.6 km, en cambio, el intervalo de distancia costo fue de 3.9 a 6208 km y el promedio de la distancia euclidiana fue de 6.6 km, mientras que, la distancia media de costo fue de 975.5 km. En ambas especies los valores obtenidos de *cwdToPathratio* fueron altos, aunque fue mayor para *B. astutus*, e indican que las rutas de mínimo costo en general se localizan en áreas con alta resistencia del paisaje (Cuadro 7).

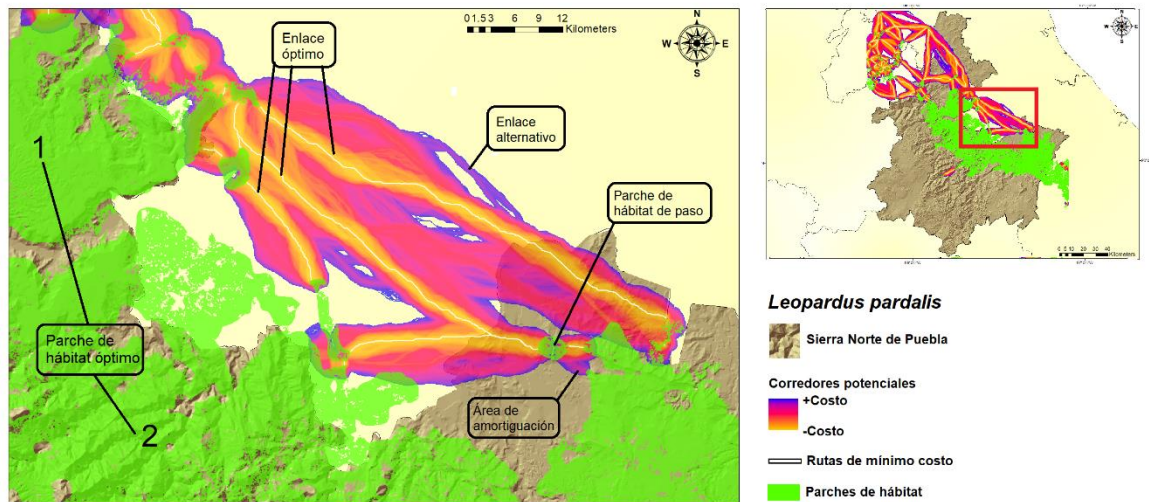


**Fig. 26.** Corredores potenciales y rutas de mínimo costo para *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

En las figuras 24 y 26 se muestran los corredores potenciales que permiten la movilidad a menor costo para *B. astutus* y *L. pardalis* respectivamente, en la Sierra Norte de Puebla. Además, se observó la distribución del costo acumulado del movimiento entre los fragmentos de hábitat óptimo y las rutas de mínimo costo normalizadas, resultado de la suma de la distancia costo desde el fragmento A y el fragmento B, menos la distancia de costo de la ruta más corta entre A y B.

Los corredores para *L. pardalis* se distribuyen donde se localizan fragmentos subóptimos con resistencias bajas, estos cumplen la función de ser elementos interconectores entre los fragmentos de hábitat óptimo, como se observa en la porción noroeste de la zona de estudio (Figura 26). Mientras que, para *B. astutus* los elementos interconectores se localizan también en la porción sureste, aunque en mayor proporción (Fig. 24). Además, se observó que, para ambas especies, los corredores potenciales pueden atravesar la matriz antrópica dominada por las áreas

de pastizales inducidos y cultivos, siempre y cuando existan fragmentos subóptimos que funcionen de hábitat de paso.



**Fig. 27.** Corredores potenciales y rutas de mínimo costo de mejor calidad para *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

## DISCUSIÓN

De acuerdo con Decout *et al.* (2012) los modelos de distribución potencial además de predecir la probabilidad de ocurrencia pueden considerarse como modelos de hábitat potencial o hábitat adecuado de una especie. En este estudio, los modelos de distribución potencial de las especies focales permitieron identificar el grado de hábitat adecuado para la especie, expresado en que tan favorables son las condiciones para que la especie exista. En este sentido, los modelos fueron utilizados como información base para la posterior selección de los fragmentos de hábitat de las especies focales.

Los patrones de distribución de *B. astutus* y *L. pardalis* en la zona de estudio, indican que estas especies se localizan a lo largo de las sierras más importantes del estado de Puebla (Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Transmexicano y Sierra Madre Oriental), y en una de las planicies más extensas que cubre parte de Veracruz (Planicie del Golfo de México). Los resultados indican que la porción de las subprovincias fisiográficas Carso Huasteco y Chiconquiaco, aún mantienen

áreas de vegetación poco perturbadas que, en conjunto, probablemente funcionen como un corredor biológico prioritario norte-sur para *Leopardus pardalis* (Ramírez-Bravo *et al.*, 2010; Dueñas-López *et al.*, 2015). En este sentido, se han reportado ocelotes en algunas áreas de Hidalgo y San Luis Potosí (Hernández-Flores *et al.*, 2013; Ramírez-Bravo *et al.*, 2010), lo que puede indicar la movilidad de los ocelotes a través de la Sierra Madre. En cambio, en la subprovincia Lagos y Volcanes de Anáhuac, conserva sitios que representan un hábitat adecuado para el desarrollo de *B. astutus*.

La presencia de pendientes pronunciadas, sitios rocosos, agua permanente y cobertura vegetal son elementos clave del hábitat del *B. astutus* (Gehrt, 2003). Entre las áreas mayor aptitud de hábitat para esta especie, destacan las que se localizan altitudes entre 500 y 3000 m, con vegetación característica de clima templado. A nivel mundial, *B. astutus* se encuentra en sitios con predominio templado, aunque también pueden habitar chaparrales, desiertos y bosques tropicales secos (Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988; Schmidly, 2004). En cambio, los ocelotes están presentes en diferentes comunidades forestales, incluidos los hábitats de mosaico donde el bosque nativo ha sido reemplazado parcialmente por plantaciones forestales para aprovechamiento. Algunos estudios indican que los ocelotes prefieren áreas con dosel cerrado y evitan las grandes zonas abiertas (Anderson *et al.*, 2013; Martínez-Meyer *et al.*, 2006). Aunque, los altos niveles de alteración antropogénica del hábitat pueden obligar a los individuos a migrar a ecosistemas con características ecológicas o biológicas que son menos adecuadas para la supervivencia, como pequeños poblados (Oliveira, 1994; Martínez-Calderas, 2015).

### **Selección de fragmentos de hábitat**

Se estimó una superficie de 207 005.3 ha donde se distribuyen 54 fragmentos de hábitat para *B. astutus* y 16 fragmentos con una superficie total de 189 727 ha para *L. pardalis*. Esta distribución observada en los fragmentos de hábitat óptimo parece adecuada para las dos especies, por un lado, el cacomixtle con múltiples fragmentos de tamaños parecidos y distribuidos en una mayor área, parecen suficientes para

su ámbito hogareño de 9.2 ha en ambientes urbanos y desde 21 hasta 63 ha en ambientes poco perturbados (Timm *et al.*, 2008). Castellanos (2006) sugiere que es una especie que puede establecerse en fragmentos pequeños que reducen el riesgo de depredación, de manera que no afecte mucho la estabilidad de sus poblaciones. Mientras que, para *L. pardalis* esta distribución de hábitat óptimo prácticamente en un solo fragmento de gran tamaño con pequeños remanentes a su alrededor, parece apto para el ámbito hogareño señalado por distintos autores el cual abarca áreas de actividad que varían entre 350 a 1770 ha para los machos y entre 70 y 1460 ha para las hembras (Aranda, 2005, 2015; Martínez-Calderas *et al.*, 2011).

### **Clasificación morfológica de los patrones espaciales de los parches de hábitat**

El porcentaje que ocuparon los fragmentos de hábitat grandes (*área interior*) de *L. pardalis*, fue mayor con respecto a la del cacomixtle. La disminución del área de los fragmentos de hábitat para *B. astutus*, podría estar relacionados con el incremento de la superficie de pastizal inducido y cultivos de agricultura de temporal en la región. Distintos estudios señalan que los ecosistemas templados perdieron grandes áreas a lo largo del tiempo, debido a la creciente expansión de la frontera agropecuaria, con implicaciones importantes para la conservación de la biodiversidad (Williams-Linera *et al.*, 2002; López-Barrera *et al.*, 2014). Además, los fragmentos de hábitat de *B. astutus* se encuentran con distintos procesos de fragmentación en comparación con el hábitat de *L. pardalis*. Se observó mayor porcentaje en el borde de los fragmentos, debido probablemente a que los fragmentos de origen antrópico podrían aumentar la densidad de borde. El incremento de este índice se ha descrito en otros estudios en diversos tipos de vegetación, donde la constante extracción de madera para combustible y la conversión en pequeñas áreas para la agricultura, producen este patrón de fragmentación (López-Barrera *et al.*, 2014; Ochoa-Gaona, 2001).

Las clases categorizadas como elementos conectores (*punte, rama, lazo*) presentan un valor más alto para el cacomixtle reflejando el mayor grado de fragmentación de hábitat para la especie. Beier y Noss (1998) sugieren que la mayoría de estudios sobre el mantenimiento de elementos conectores del paisaje

sustentan la utilidad de estos como herramientas de conservación y favorables para la estabilidad de las poblaciones. Según Vogt *et al.* (2009), es importante identificar dentro de un mapa de hábitat las áreas categorizadas como *punte* ya que estas conectan físicamente fragmentos de hábitat y pueden representar vías funcionales cuyo mantenimiento es clave para mantener la dispersión de las especies entre dichos parches. Correa-Ayram y Mendoza (2013) sugieren un análisis más detallado sobre el cambio en los patrones espaciales, específicamente para *punte*, ya que un aumento en el área de esta categoría sería el resultado del adelgazamiento de los fragmentos de hábitat por la presión y avance de la matriz antrópica.

Los elementos *lazos* son considerados fragmentos lineales que conectan un mismo fragmento de hábitat (Vogt *et al.*, 2009). En este sentido, la reducción de su área, en el caso de *L. pardalis* podría influir en la conectividad de su hábitat, ya que, esta especie necesita fragmentos de hábitat de mayor extensión para dispersarse, dados sus requerimientos de hábitat (Aranda, 2005 y 2015; Martínez-Calderas *et al.*, 2011). Se propone observar cambios que pudieran presentarse la categoría de *lazo*, debido a que una eventual disminución de ésta, podría afectar negativamente la conectividad del hábitat y provocar el seguimiento de una ruta más larga, y por lo tanto de mayor costo para cubrir un mismo fragmento de hábitat (Correa-Ayram y Mendoza, 2013).

El área de las categorías *relictos* fue mayor en el hábitat de *B. astutus*, en comparación con el hábitat de *L. pardalis*. El incremento en la primera categoría, podría indicar que el hábitat de *B. astutus* contienen mayor área con fragmentos de hábitat de tamaño pequeño, aislados por el proceso de fragmentación. Estudios que analizan su ámbito hogareño sugieren que es una especie que puede establecerse en fragmentos pequeños que reducen el riesgo de depredación lo que no afectaría mucho la estabilidad de sus poblaciones (Castellanos, 2006). En cambio, de incrementarse esta categoría en el hábitat de *L. pardalis*, estaría relacionado con una pérdida gradual en el área del hábitat óptimo, ya que es una especie que necesita fragmentos grandes para establecerse, por otro lado puede considerar una ganancia en cuanto a fragmentos de hábitat de paso que disminuyen la resistencia de la matriz antrópica, que funcionarían como elementos intermedios que no le

ofrecen área suficiente para suplir sus necesidades alimenticias y reproductivas, pero si como refugio temporal y sitios de paso entre los fragmentos de hábitat (Correa-Ayram y Mendoza, 2013).

El elemento clasificado como *ramas*, aunque fue mayor en el hábitat de *B. astutus*, su disminución no afecta la conectividad entre los fragmentos de hábitat, debido a que se utiliza para identificar procesos de fragmentación de los corredores, reconoce sitios donde se estarían fragmentando los conectores, ya que estas ramas son el resultado del rompimiento de los puentes cuando se enlazan dos fragmentos de hábitat (Correa-Ayram y Mendoza, 2013). En este sentido, el incremento en el porcentaje de este elemento en el hábitat de *B. astutus*, podría indicar un aumento en el rompimiento de los puentes entre fragmentos, disminuyendo la conectividad entre éstos.

El proceso de *perforación* ocupa porcentajes similares en el hábitat de ambas especies, lo que indica su hábitat sufre el impacto de procesos antrópicos. Se ha señalado que la perforación es una de las etapas iniciales en el proceso de aislamiento de los fragmentos de hábitat, e inicia cuando procesos antrópicos como la deforestación, generan pequeños claros que actúan como agujeros dentro de los fragmentos de hábitat original, que van aumentando su área hasta que diseccionan el fragmento, con la consecuente reducción en su área (Forman, 1995). En la región central de Veracruz México, es frecuente observar que algunos fragmentos de vegetación son deforestados desde el interior hasta el borde, dando lugar a fragmentos sin bordes definidos y un área interior más pequeña, lo que podría afectar el valor de conservación de la vegetación remanente (López-Barrera *et al.*, 2014).

### **Resistencia del paisaje**

Los valores de fricción o resistencia al desplazamiento representan el coste o la dificultad que supone para una especie desplazarse por los distintos tipos de hábitat (Sastre *et al.*, 2002). En este sentido, las características generales del paisaje como las cadenas montañosas, influyen en la distribución de las comunidades vegetales y las actividades humanas de uso de suelo que dan forma a la extensión actual del



hábitat de los carnívoros en zona de estudio. Las concentraciones de hábitat y las áreas de hábitat disponibles identificadas en este estudio, corresponden a las características climáticas asociadas con la vegetación y usos de suelo. En los modelos de valoración de la resistencia, resaltaron las de mayor resistencia, que corresponden a la subprovincia Lagos y Volcanes de Anáhuac, en las cuales no se tiene registro de *L. pardalis*, y subprovincia Chiconquiaco y Carso Huasteco, donde la presencia de *B. astutus* es escasa.

En ambas especies la altitud y la pendiente no presentaron valores altos de resistencia; sin embargo, en intervalos altitudinales altos (>2500 msnm) el ocelote presentó valores altos de resistencia, mientras que, el cacomixtle es mucho más tolerable a estas elevaciones. Aunque, algunos estudios han registrado presencia de ocelotes en elevaciones de 3800 m (Tewes y Schmidly, 1987; Tello, 1986; Oliveira, 1994), pero preferentemente se les encuentra en elevaciones menores a 1200 m (Nowell y Jackson, 1996). En cambio, los cacomixtles se han reportado en altitudes que van desde el nivel del mar hasta 2900 m (Kaufmann, 1982; Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988).

En la zona de estudio, la mayor resistencia para *L. pardalis* se ubicó hacia el sur, donde se distribuye vegetación de clima templado (Fig. 14). Sin embargo, el bosque de encino sólo lo mencionan Navarro (1985) y Brown (1989) como hábitat en Texas. En San Luis Potosí, se ha registrado presencia del ocelote en el bosque de pino encino y matorral desértico micrófilo (Martínez-Calderas *et al.*, 2011). En este estudio se registró principalmente en la selva mediana subcaducifolia, bosque mesófilo de montaña y los sistemas agroforestales, constituidos principalmente por café de sombra, aunque, se ha señalado que la selva baja caducifolia y el matorral submontano comúnmente se registran como hábitat del ocelote (Guggisberg, 1975; Leopold, 1983; Vaughan, 1983; Tewes y Schmidly, 1987). En el caso del cacomixtle, la mayor resistencia se observó en al norte de zona de estudio (Fig 13.). A nivel mundial, esta especie se encuentra en áreas con predominio templado, aunque también pueden habitar chaparrales, desiertos y bosques tropicales secos (Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988; Schmidly, 2004).

Los altos niveles de alteración antropogénica del hábitat pueden obligar a los individuos a migrar a ecosistemas con características ecológicas o biológicas que son menos adecuadas para la supervivencia (Oliveira, 1994). La falta de registros del ocelote en algunas regiones de la zona de estudio, podría estar relacionado con la perturbación de origen antrópico. En este sentido, Jackson *et al.* (2005) describen que los ocelotes no habitan áreas que presentan un alto grado de perturbación. Otros estudios indican que los felinos son afectados negativamente por los asentamientos humanos y la densidad de carreteras (Woodroffe, 2000; Cain *et al.*, 2003; Grigione y Mrykalo, 2009). Sin embargo, en algunos sitios se han observado ocelotes deambulando por pueblos pequeños; y algunos individuos de esta especie fueron observados en las inmediaciones de una comunidad rural. Una de las razones de la presencia del ocelote en los pueblos pequeños se relaciona con los animales domésticos y el desperdicio orgánico, que es una fuente alternativa de alimento, aunque la mayor presencia de ocelotes se ha descrito en áreas que presentaban un menor grado de perturbación (Martínez-Calderas, 2015). En cambio, se considera que *B. astutus* es tolerante a las coberturas de origen antrópico como los asentamientos humanos, siempre y cuando le ofrezcan disponibilidad de alimento (Castellanos-Morales *et al.*, 2009).

La densidad de carreteras también fue una variable incluida en la valoración de la resistencia, para ambas especies se registraron valores altos de resistencia asociados a densidades altas de carreteras. Se identificó un total de 9688 km de carreteras asfaltadas en la zona de estudio, que pasan a través del hábitat de ambas especies. Se ha señalado que las vías de comunicación terrestre eliminan áreas de vegetación y dividen el paisaje en una serie de partes discretas, teniendo como resultado la reducción de la conectividad de los ecosistemas naturales, es decir, la fragmentación del hábitat (Saunders *et al.*, 2002). También, Grilo *et al.* (2009) describen que la mortandad de fauna por colisiones es una de las causas principales de la baja en la densidad mamíferos carnívoros. Además del bloqueo del movimiento de fauna y su mortandad por atropellamiento, las perturbaciones causadas por el tránsito de los medios de transporte terrestre, el ruido, la iluminación, la contaminación y las actividades humanas en general pueden causar

que varias especies de fauna eviten acercarse a las vías de comunicación terrestre (Seiler, 2001).

### **Conectividad funcional**

Las longitudes medias de las rutas de mínimo costo fueron relativamente adecuadas para la movilidad del ocelote, dado que puede moverse entre 3.5 y 17.7 km<sup>2</sup> (Martínez-Calderas *et al.*, 2011). En general, los corredores para esta especie se distribuyen donde se presentan fragmentos de hábitat subóptimo, los cuales funcionan como elementos de interconexión entre fragmentos de hábitat óptimo, como se observa en los extremos este y noroeste de la Sierra Norte de Puebla, que recorren parte las subprovincias fisiográficas Carso Huasteco y Chiconquiaco, que aún mantienen áreas de vegetación poco perturbadas que, en su conjunto, probablemente funcionen como un corredor biológico prioritario para *L. pardalis* (Ramírez-Bravo *et al.*, 2010; Dueñas-López *et al.*, 2015).

Los corredores potenciales pueden atravesar la matriz dominada por pastizales inducidos y tierras de cultivo, dada la presencia de fragmentos de hábitat subóptimos que funcionan como puentes. Los altos valores del índice *cwdToPathratio* sugieren malas condiciones generales para el movimiento de *L. pardalis* entre fragmentos de hábitat, que, en su mayoría pasan por áreas de baja calidad de hábitat. En cambio, de acuerdo con los valores cuantificados de *cwdToPathRatio* para *B. astutus*, indican que los corredores tienen una longitud promedio mucho más corta que la del ocelote, y no ofrecen una resistencia promedio a la movilidad, y favorecen su dispersión en la zona de estudio, donde la matriz de pastizales inducidos y cultivos no brinda una barrera para la movilidad de esta especie. La información del tamaño del área de distribución reportado para áreas no urbanas (21–63 ha) (Timm *et al.*, 2008) puede indicar que la longitud promedio del corredor puede ser relativamente adecuada para la dispersión del cacomixtle.

Los asentamientos humanos y la densidad de carreteras, son elementos que afectan considerablemente la distribución de corredores potenciales. Las ciudades son consideradas como una barrera de dispersión, debido a su alto grado de

resistencia al movimiento y su hábitat de baja calidad, en particular para el ocelote (Woodroffe, 2000; Cain *et al.*, 2003; Grigione y Mrykalo, 2009). En consecuencia, el tamaño del área urbana y la disminución de la frecuencia de fragmentos de hábitat subóptimo, podría incrementar la relación entre el costo de la distancia y la longitud de las rutas de mínimo costo. Esto, a su vez, afectaría negativamente la calidad de dispersión de los corredores potenciales (Mitchell *et al.*, 2013). Los fragmentos de hábitat ocupan grandes extensiones de la zona de estudio (207 005.3 ha donde se distribuyen 54 fragmentos de hábitat para *B. astutus* y 16 fragmentos con una superficie total de 189 727 ha para *L. pardalis*), la mayoría de los cuales deben protegerse. Estas áreas tienen una mayor probabilidad de sustentar hábitats óptimos para un gran número de especies debido a que la superficie de estos fragmentos de hábitat es un atributo principal en el mantenimiento de la conectividad del paisaje (Schloss *et al.*, 2011; Laitha *et al.*, 2011). En contraste con la probabilidad de dispersión del ocelote, la del cacomixtle solo se ve parcialmente afectada por la cercanía a las zonas urbanas. Sin embargo, las áreas agrícolas también generan baja y media probabilidad de dispersión, aunque no tan marcada como en el caso del ocelote.

## CONCLUSIONES

Se propone una mayor complementación en el de tipo métodos a utilizar para obtener análisis más completos de la conectividad, sugiriendo también como mencionan otros autores (Correa-Ayram, 2012), la utilización de otras técnicas como telemetría o la utilización de métodos no invasivos como el foto trampeo con el fin de mejorar y actualizar los registros de distribución de las especies focales a utilizar, además de mejorar la información in situ sobre estas y sus dinámicas en los hábitats a estudiar. Además de la inclusión de otras variables que amplíen el panorama y de un reflejo de mayor exactitud al momento de realizar los análisis por medio de software.

## **Implicaciones para la conservación**

Las zonas de amortiguamiento son áreas que rodean a los fragmentos de hábitat en los que se pueden implementar políticas de conservación (Teodoro, 2003). Sin embargo, a diferencia de los corredores que conectan los parches de hábitat con las zonas de amortiguamiento en un sistema funcional, las áreas de amortiguamiento ofrecen una alta resistencia a la movilidad (Bennett, 1999). Los fragmentos de hábitat de tamaño pequeño intercalados en la zona de estudio, son insuficientes para mantener poblaciones viables (Fahrig, 2003), pero se pueden aprovechar como hábitat de paso, para la conectividad al reducir la resistencia a la movilidad (Rubio y Saura, 2012).

Las áreas enlazadas tienen el patrón básico, donde se distribuyen zonas de amortiguamiento, corredores y fragmentos de hábitat con amplia área interior, necesario para su consideración como escenario de conservación, en el que se encuentra inmersa una red interconectada de grandes fragmentos de hábitat también llamadas reservas núcleo (Bennett 1999; Noss 1992). Como estrategia de conservación, debe estipularse que los fragmentos de hábitat estén rodeados por zonas de amortiguamiento unidas entre sí para mantener tanto la conectividad funcional de las especies focales, como todos los demás procesos ecológicos (Noss 1992).

## BIBLIOGRAFÍA

- Adriensen, F., Chardon, J. P., De Blust, G. Swinnen, E., Villalba, S., Gulink, H. y Matthysen, E. (2003). The application of "least cost" modeling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 64, 233-247.
- Anderson, R. P. (2013). A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distribution. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297, 8-28.
- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 71, 355-366.
- Angarita-Yanes, C. E., y Cáceres-Martínez, C. H. (2019). Reportes de felinos silvestres (Carnívora: Felidae) en el área urbana de Cúcuta, Nororiente de Colombia. *Mammalogy Notes*, 5(1-2), 2-5.
- Aranda, M. (2005). *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758). En: Ceballos, G. y Oliva, G. (Eds), *Los mamíferos silvestres de México* (pp. 359–361). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica.
- Aranda, J. (2015). *Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México*. CONABIO.
- Arita, H. y Ceballos, G. (1997). Los mamíferos de México: distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2, 33-71.
- Armenteras, D., Gast, F. y Villareal, H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113, 245-256.
- Bakker, J.D. y Wilson, S.D. (2004). Using ecological restoration to constrain biological invasion. *Journal of Applied Ecology*, 41, 1058-1064.
- Beckmann, J. P., Clevenger, A. P. Huijser, M. P. y Hilty, J. A. (2010). Safe passages: highways, wildlife and habitat connectivity. *Island Press*.
- Beier, P., & Noss, R. F. (1998). Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology*, 12, 1241-1252.
- Bennett, A.F. (1999). Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation. *IUCN – The World Conservation Union*.
- Bierregaard, R.O., T.E. Lovejoy; V. Kapos; A.A dos Santos y R.W. Hutchings. (1992). The biological dynamics of tropical forest fragments. *Bioscience*, 42, 859-866.
- Borda-Niño, M., Hernández-Muciño, D. y Ceccon, E. (2017). Planning restoration in human-modified landscapes: new insights linking different scales. *Applied Geography*, 83, 118-129.
- Brown, D. E. (1989). The ocelot. En W. J., Chandler (Ed.), *Audubon wildlife report*. (pp. 421–433). Harcourt Brace Jovanovich.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771-1789.
- Bunn, A.G., Urban, D., Keitt, T.H. (2000). Landscape connectivity: a conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management*, 59, 265–278.
- Burel, F. y Baudry, J. (2001). *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. Éditions Tec & Doc-Lavoisier.

- Burton, A., Navarro, S., y Chávez, C. (2003). Bobcat ranging behavior in relation to small mammal abundance on Colima Volcano, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 74(1), 67-82.
- Cain, M. L., Levin, S. A. and Nathan, R. (2003). Long-distance dispersal. *Ecology*, 84.
- Camara ,G., Souza, R.C.M., Freitas, U. M. y Garrido, J. (1996). "SPRING, Integrating remote sensing and G.I.S. by object oriented data modeling". *Computers and Graphics*, 20(3), 395-403.
- Castellanos, G. (2006). *Sobre el ámbito hogareño y los hábitos alimentarios de un carnívoro en un ambiente suburbano. El Cacomixtle (Bassariscus astutus) en la reserva ecológica "El Pedregal de San Ángel". Ciudad Universitaria. México, D.F.* [Tesis de licenciatura]. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Castellanos-Morales, G., N. García-Peña y R. List. (2009). Ecología del cacomixtle (*Bassariscus astutus*) y la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*). En A. Lot y Z. Cano-Santana (Eds.), *Biodiversidad del Pedregal de San Ángel*. (pp. 371-381). UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica.
- Castillo, G. y García, R. (2019). Comparación de la dieta del cacomixtle norteño, *Bassariscus astutus* de un bosque templado y un matorral xerófilo, del centro de México. *BIOCYT Biología, ciencia y tecnología*, 12, 835-836.
- Challenger, A., Dirzo, R., López- Acosta, J. C., Mendoza, E., Lira-Noriega, A., Cruz, I., Flores-Martínez, A., y González-Espinosa M. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En Sarukhán, J. (Ed.), *Capital Natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (pp. 37-73). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2009). *Mapa Base del Estado de Puebla. Escala de impresión 1: 1 200000*. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2011). *La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Puebla, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Correa-Ayram, C. (2012). *Análisis del cambio en la conectividad del paisaje (1975-2008) de la cuenca del lago Cuitzeo, Michoacán como marco para la identificación de escenarios de conservación* [Tesis de Maestría]. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Correa-Ayram, C. A y Mendoza-Cantú, M. (2013). Análisis morfológico de los patrones espaciales: una aplicación en el estudio multitemporal (1975 2008) de los fragmentos de hábitat de la cuenca del lago Cuitzeo, Michoacán. *Geografía y Sistemas de Información Geográfica*, 5(1), 50-63.
- Correa-Ayram, C., Mendoza, E., Pérez-Salicrup, D., y López-Granados, E. (2014). Identifying potential conservation areas in the Cuitzeo Lake basin, Mexico by multitemporal analysis of landscape connectivity. *Journal for Nature Conservation*, 22, 424-435.
- Correa-Ayram, C., Mendoza, E., Etter, A. y Pérez, D. (2016). Hábitat connectivity in biodiversity conservation: A review of recent studies and applications. *SAGE Journals*.

- Crooks, K. y Sanjayan, M. (2006). *Connectivity conservation*. Cambridge University Press.
- Cruz-Huerta, C., González-Guillén, M. J., Martínez-Trinidad, T. y Escalona-Maurice, M. J. (2015). Modelaje del cambio de uso del suelo y la deforestación futura en dos escalas espaciales. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 21(2), 137-156.
- Decout, S., Manel, S., Miaud, C. y Luque, S. (2012). Integrative approach for landscape-based graph connectivity analysis: a case study with the common frog (*Rana temporaria*) in human-dominated landscapes. *Landscape Ecology*, 27, 267–279.
- Dueñas-López, Gmelina, Rosas-Rosas, Octavio César, Chapa-Vargas, Leonardo, Bender, Louis C., Tarango-Arámbula, Luis Antonio, Martínez-Montoya, Juan Felipe, & Alcántara-Carbajal, José Luis. (2015). Connectivity among jaguar populations in the Sierra Madre Oriental, México. *Therya*, 6(2), 449-467.
- Etter A. (1991). *Introducción a la ecología del paisaje: Un marco de integración para los levantamientos rurales*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, IGAC.
- Evangelista, V., López Blanco, J., Caballero-Nieto, J., y Martínez-Alfaro, M. A. (2010). Patrones espaciales de cambio de cobertura y uso del suelo en el área cafetalera de la sierra norte de Puebla. *Investigaciones Geográficas*, 72, 23-38.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515.
- Feoli, S. (2013). Corredor Biológico Interurbano del Río Torres y corredores biológicos en general. *Ambientico*, 232, 51-55.
- Foley, J. A., Defries, R. Asner, G. P. Barford, G. C. y Bonan, G. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309, 570-574.
- Forman, R.T.T. y Godron, M. (1986). *Landscape ecology*. John Wiley & Sons.
- Forman, R.T. (1995). Land mosaics. The ecology and landscapes and regions. *Cambridge University Press*.
- Fuentes, L. (1972). *Regiones naturales del estado de Puebla*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gardener, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C. A., y Sodhi, N.S. (2009). Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 12, 56-582.
- Gascon, C. (1999). Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91, 223-229.
- Gehrt, S. D. (2003). Raccoons and allies. En Feldhamer, G. A., Thompson, B. C., Chapman, J. A. (Eds.), *Wild mammals of North America: biology, management, and conservation* (pp. 611-633). Johns Hopkins University Press.
- Grigione, M., and S. R. Mrykalo. (2009). Effects of artificial night lighting on endangered ocelots (*Leopardus pardalis*) and nocturnal prey along the United States-México border; a literature review and hypotheses of potential impacts. *Urban Ecosystems*, 7, 65-77.
- Grilo, C., Bissonette, J. A. y Santos-Reis, M. (2009). Spatial-temporal patterns in Mediterranean carnivore road casualties: consequences for mitigation. *Biological Conservation*, 142(2), 301-313.



- Guevara-Romero, M. L. y Montalvo-Vargas, V. (2015). Cambio de uso de suelo y vegetación derivados de la dotación de infraestructura: Sierra norte del estado de Puebla. *Nova Scientia*, 7(1), 314-336.
- Guggisberg, CAW. (1975). *Wild cats of the world*. David & Charles.
- Gurrutxaga, M. (2004). *Conectividad ecológica del territorio y conservación de la biodiversidad, nuevas perspectivas en ecología del paisaje y ordenación territorial*. Departamento de Agricultura y Pesca. Gobierno Vasco.
- Gurrutxaga, M. y Lozano, P. (2009). Función y estructura de los corredores ecológicos, una revisión para su implementación dentro de la ordenación y gestión del paisaje. *Ecología*, 22, 11-21.
- Heistermann, M., Muller, C. y Ronneberger, K. (2006). Land in sight?: Achievements, deficits and potentials of continental to global scale land-use modeling. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114(2), 141-158.
- Hermoso de Mendoza, M., Soler, F., y Pérez, M. (2008). Los mamíferos salvajes terrestres como bioindicadores: nuevos avances en ecotoxicología. *Observatorio Medioambiental*, 11, 37-62.
- Hernández, A. (1992). Los carnívoros y sus perspectivas de conservación en las áreas protegidas de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 52, 1-23.
- Hernández-Flores, S. D., G. Vargas-Licona, y G. Sánchez-Rojas. (2013). First records of the ocelot (*Leopardus pardalis*) in the state of Hidalgo, Mexico. *Therya*, 4, 99–102.
- Herrera, J. M. (2011). El papel de la matriz en el mantenimiento de la biodiversidad en hábitats fragmentados. De la teoría ecológica al desarrollo de estrategias de conservación. *Ecosistemas*, 20(2), 21-34.
- Hijmans, R., Cameron, S., Parra, J., Jones, P., y Jarvis, A. (2005). Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Hulshoff, R.M. (1995). Landscape indices describing a Dutch landscape. *Landscape Ecology*, 10, 101-111.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (1993). *Conjunto de Datos Vectoriales de Uso de Suelo y Vegetación, Serie II, 1: 250 000*. México: Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2004). *Conjunto de Datos Vectoriales Fisiográficos. Continuo Nacional. Serie I. 1:1 000 000*. México: Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2005). *Marco Geoestadístico Municipal*. México: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2008). *Conjunto de Datos Vectoriales de Unidades Climáticas. 1: 1 000 000*. México: Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2016). *Continuo de Elevaciones Mexicano. (CEM 3.0). Escala 1:50,000*. México: Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2016). *Conjunto de Datos Vectoriales de Uso de Suelo y Vegetación, Serie VI, 1: 250 000*. México: Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- Jackson, V.L., Laack, L.L., y Zimmerman, E.G. (2005). Landscape metrics associated with habitat use by ocelots in south Texas. *Journal of Wildlife Management*, 69(2), 733–738.
- Jiang, W., Cai, Y. y Tian, J. (2019). The application of minimum cumulative resistance model in the evaluation of urban ecological land use efficiency. *Arabian Journal of Geosciences*, 12(714), 713-715.

- Kaufmann, J. H. (1982). Raccoon and allies. En J. A. Chapman y G. Feldhamer (Eds.), *Wild mammals of North America: biology, management, and economics* (pp. 567–585). John Hopkins University Press.
- Laiha, A., Kotiaho, S., y Mönkkönen, M. (2011). Graph-theoretic connectivity measures: what do they tell us about connectivity? *Landscape Ecology*, 26, 951-967.
- Leija, E. y Mendoza, E. (2021). Estudios de conectividad del paisaje en América Latina: retos de investigación. *Madera y bosques*, 27(1).
- Leopold, A. S. (1953). Conservation. En Bailey J., E. William y T. Mckinney (Eds.), *Readings in wildlife conservation* (pp. 55-63) The Wildlife Society.
- Lillesand, T. M. y Kiefer, R. W. (1994). *Remote sensing and image interpretation*. John Wiley and Sons.
- López, H. (2010). *Efecto de la pérdida de conectividad del bosque mesófilo de montaña en la diversidad de mamíferos medianos en la cuenca alta del río La Antigua, Veracruz* [Tesis de Doctorado]. Instituto Nacional de Ecología.
- López-Barrera, F., Manson, R., y Landgrave, R. (2014). Identifying deforestation attractors and patterns of fragmentation for seasonally dry tropical forest in central Veracruz, Mexico. *Land Use Policy*, 41, 274–283.
- López, E., Posada, C. y Moreno, J. (1997). *Los sistemas de información geográfica*. I Congreso de Ciencia Regional de Andalucía: Andalucía en el umbral del siglo XXI.
- Martínez, A. (2010). *Zonas de importancia para la conservación de los mamíferos en Oaxaca* [Tesis de Maestría]. Instituto Politécnico Nacional, México.
- Martínez-Calderas, J., Rosas, O., Martínez, J., Tarango, L., Clemente, F., Crosby, M. y Sánchez, M. (2011). Distribución del ocelote (*Leopardus pardalis*) en San Luis Potosí, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 997-1004.
- Martínez-Calderas, J., Rosas, O., Palacio, J., Martínez, J., Olmos, G. y Tarango, L. (2015). Potential distribution of the ocelot (*Leopardus pardalis*) in Northeastern Mexico. *Therya*, 6(3).
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A. T., Servín, J. I. y Kiff, L. F. (2006). Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*, 40(4), 411-418.
- McGarigal, K. y Marks, B. J. (1995). *FRAGSTATS Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. Corvallis: Oregon State University.
- McRae, B. H., y Beier, P. (2007). Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19885-19890.
- McRae, B. H., Dickson, B. G., Keitt, T. H. y Shah, V. B. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology and conservation. *Ecology*, 10, 2712-2724.
- McRae, B. H., y Kavanagh, D. M. (2011). *Linkage Mapper Connectivity Analysis Software*. The Nature Conservancy.
- Ministerio del Ambiente y Energía. (2008). *Decreto Ejecutivo N° 34433-MINAE*. La Gaceta. Diario Oficial. (Reglamento a la Ley de Biodiversidad). San José, CR. abr. 8:2-11. (No. 68).
- Mitchell, M. E., Bennett, E. y Gonzalez, A. (2013). Linking landscape connectivity and ecosystem service provision: Current knowledge and research gaps. *Ecosystems*, 16, 894-908.

- Moilanen, A. y Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics: effects of hábitat quality and landscape structure. *Ecology*, 79, 2503-2515.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 58-62.
- Nagy-Reis, M., Oshima, J. E. D. F., Kanda, C. Z., Palmeira, F. B. L., de Melo, F. R., Morato, R. G. y Lopes, C. M. (2020). Neotropical Carnivores: a data set on carnivore distribution in the Neotropics. *Ecology*, 101(11).
- Navarro, L. D. (1985). *Status and distribution of the ocelot (Leopardus pardalis) in south Texas* [Tesis de Maestría]. Texas A & I University.
- Noss, R. (1992). The Wildlands Project: land conservation strategy. *Wild Earth (Special Issue)*, 10- 25.
- Noss, R. y Harris, LD. (1986). Nodes, networks, and MUM's: Preserving diversity at all scales. *Environmental Management*, 10(3), 299-309.
- O'Neill, R. V., Bruce, J., Riitters, K.H., Wickham, J.D. y Goodman, I. A. (1994). *Landscape monitoring and assessment research plan*. Environmental Monitoring Systems Laboratory. Office of Research and Development. U.S. Environmental Protection Agency.
- Ochoa-Gaona, S. (2001). Traditional land-use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management*, 27, 571-586.
- Oliveira, T. G. (1994). *Neotropical cats: ecology and conservation*. Edefma.
- Osorio-Olvera, L., Falconi, M. y Soberón, J. (2016). Sobre la relación entre idoneidad del hábitat y la abundancia poblacional bajo diferentes escenarios de dispersión. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 1080-1088.
- Pascual-Hortal, L. y Saura, S. (2006). Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: Towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology*, 21(7), 959-967.
- Pascual-Hortal, L. y S. Saura. (2008). Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research*, 127, 23-31.
- Peterson, A. T., Papeş, M., y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213, 63-72.
- Peralta, J. (2011). *Estado actual de los mamíferos silvestres de la Sierra Norte de Puebla* [Tesis de Licenciatura]. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Phillips, S. J. y Dudik, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161-175.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259.
- Poglayen-Neuwall, I. y Toweill, D. (1988). *Bassariscus astutus*. *Mammalian Species*, 327, 1-8
- Primack, R, Rozzi, R, Feisinger, P, Dirzo, R y Massardo, F. (2001). *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica.

- QGIS Development Team. (2017). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Disponible en: <http://qgis.osgeo.org>.
- Ramírez-Bravo, O., Schinkel, S. B. y Hernández, C. S. (2010). Nuevo registro del ocelote (*Leopardus pardalis*) para el estado de Puebla. *Therya*, 1, 91–94.
- Ramírez-Bravo, O. E. y Hernández-Santin, L. (2016). Carnívoros (Mammalia) from areas of Nearctic–Neotropical transition in Puebla, central Mexico: presence, distribution, and conservation. *Check List*, 12(1), 1833.
- Ramírez-Pulido, J., González-Ruiz, N., y Genoways, H. (2005). Carnívoros from the Mexican state of Puebla: Distribution, taxonomy, and conservation. *Mastozoología Neotropical*, 12(1), 37-52.
- Ramírez-Reyes, C., Bateman, B. L. y Radeloff, V. C. (2016). Effects of habitat suitability and minimum patch size thresholds on the assessment of landscape connectivity for jaguars in the Sierra Gorda, Mexico. *Biological Conservation*, 204, 296-305.
- Ramos, Z. y Finegan, B. (2007). Red ecológica de conectividad potencial. Estrategia para el manejo del paisaje en el Corredor Biológico San Juan- La Selva. *Recursos Naturales y Ambiente*, 49, 112-123.
- Rayfield, B., Fortin, M. y Fall, A. (2010). The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values. *Landscape Ecology*, 25(4), 519-532.
- Restrepo, C., y Botero, A. (2012). Ecología trófica de la nutria neotropical *Lontra longicaudis* (Carnívora, Mustelidae) en el río La Vieja, Alto Cauca, Colombia. *Boletín Científico, Centro de Museos, Museo de Historia Natural*, 16, 207-214.
- Rey-Benayas, J. M. Cayuela, I., González-Espinosa, M., Echeverría, C., Manson, R. H. Williams-Linera, G., del Castillo, R. F., Ramírez-Marcial, N., Muñoz-Castro, M. A., Blanco-Macías, A. Lara, A., y Newton, A. C. (2007). Plant diversity in highly fragmented forest landscapes in Mexico and Chile: implications for conservation. En Newton, A. C. (Ed.), *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: the forests of montane Mexico and temperate South America* (pp. 43–68). UK: Centre for Conservation Ecology and Environmental Change, School of Conservation Sciences.
- Rivard, D.H. (2000). Species richness and changes in species composition in Canada's national parks: Within park habitat and the regional context. *Conservation Biology*, 14, 1099-1110.
- Rubio, L. y Saura, S. (2012). Assessing the importance of individual habitat patches as irreplaceable connectivity providers: and analysis of simulated and real landscape data. *Ecological Complexity*, 11, 28-37.
- Rudel, K. T., Coomes, O. T., Moran, E., Hard, F., Angelsen, A., Xu, J., y Lambin, E. (2005). Forest transitions: towards a global understanding of land use change. *Global Environmental Change*, 15, 23–31.
- Rudnick, D., Ryan, S. y Beier, P. (2012). The role of landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities. *Issues in Ecology*, 16, 20–20.
- Rzedowski, J. (1990). Potential vegetation. National Atlas of Mexico, nature section. Sheet number IV8.2 Vol. II. Scale: 1:4.000.000 Vegetación potencial. Atlas Nacional de México, sección naturaleza. Hoja IV8.2 Vol. II. Mapa escala: 1:4.000.000. México, D.F.: Instituto de Geografía, UNAM.

- Salazar, E., Mendoza, J., Ochoa-Gaona, S., Ku-Quej, V. e Hidalgo-Mihart, M. (2017). Evaluación de la conectividad del paisaje en la región Puuc-Chenes, México, con base en los requerimientos de hábitat del jaguar (*Panthera onca*). *Boletín del Instituto de Geografía*, 92, 101-115.
- Sastre, P., de Lucio, J.V. y Martínez, C. (2002). Modelos de conectividad del paisaje a distintas escalas. Ejemplos de aplicación en la Comunidad de Madrid. *Ecosistemas*.
- Saunders, S. C., Mislivets, M. R., Chen J. Q. y Cleland, D. T. (2002). Effects of roads on landscape structure within nested ecological units of the Northern Great Lakes Region, USA. *Biological Conservation*, 103(2), 209-225.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. y Margules, C.R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, 5, 18-32.
- Saura, S., y Pascual-Hortal, L. (2007). A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, 83(2-3), 91-103.
- Saura, S. y Torné, J. (2009). Conefor Sensinode 2.2: a software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling & Software*, 24, 135-139.
- Saura, S. y Rubio, L. (2010). A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography*, 33, 523-537.
- Saura, S., Estreguil, C. y Rodríguez, M. (2011). Network analysis to assess landscape connectivity trends: application to European forests (1999-2000). *Ecological Indicators*, 11, 407-416.
- Schivo, F., Kandus, P., Minotti, P. y Quintana, R. (2010). Mapa de aptitud ecológica potencial para el carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en la provincia de Corrientes, Argentina. *RAPSADEP*, 1, 83-100.
- Schloss, C. A., Lawler, J. J., Larson, E. R., Papendick, H. L. y Case, M. J. (2011). Systematic conservation planning in the face of climate change: Bet-hedging on the Columbia plateau. *PLOS ONE*, 6.
- Schmidly, D. (2004). *The Mammals of Texas: Revised Edition*. University of Texas Press.
- Seiler, A. (2001). *Ecological Effects of Roads: A review. Introductory Research Essay*. Department of Conservation Biology.
- Silverio-Polo, L. y Ramírez-Bravo, E. (2014). Registro de la presencia de mamíferos medianos en dos zonas del municipio de Cuetzalan, en la Sierra Norte de Puebla. *Therya*, 5(3), 855-860.
- Soille, P. y Vogt, P. (2009). Morphological segmentation of binary patterns. En *Pattern Recognit. Lett*, 30 (pp. 456–459).
- Taylor, P. D., Fahrig, L. Henein, K. y Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68(3), 571-572.
- Tello, J. L. (1986). *The situation of the wild cats (Felidae) in Bolivia*. CITES Secretariat, Lausanne.
- Teodoro, D. (2003). Las zonas de amortiguamiento y su rol en la conservación de la biodiversidad. En Blanes, J., Navarro, R. M., Drehuald, W., Bustamente, T., Moscoso, A., Muñoz, F. y Torres A (Eds.). *Las zonas de amortiguamiento: un instrumento para el manejo de la biodiversidad* (pp. 235 – 276). Serio Foro FLASCO.

- Tewes, M. E. y Schmidly, D. (1987). The neotropical felids: jaguar, ocelot, margay, and jaguarondi. En M. Novak, J. A. Baker, M. E. Obbard y B. Malloch (Eds.), *Wild furbearer management and conservation in North America* (pp. 697–711). Ontario Ministry of Natural Resources.
- Tischendorf, L., Bender, D. y Fahrig, L. (2003). Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. *Landscape Ecology*, 18(1), 41-50.
- Timm, R., Reid, F. y Helgen, K. (2008). *Bassariscus astutus*. En *IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN.
- Urban, D. L., Minor, E. S., Treml, E. A., y Schick, R. S. (2009). Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters*, 12(3), 260-273.
- Vaughan, C. (1983). *A report on dense forest habitat for endangered wildlife species in Costa Rica*. National University, Heredia, Costa Rica.
- Velázquez, A., Mas, J. F., Díaz-Gallegos, J. R., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, P. C., Castro, R., Fernández, T., Boccoy G. y Palacio, J. L. (2002). Patrones y tasas de cambio del uso del suelo en México. *Gaceta ecológica*, 62, 21-37.
- Vogt, P., Riitters, K., Iwanowski, M., Estreguil, C., Kozak, J., Soille, P. (2007). Mapping. Landscape Corridors. *Ecological Indicators*, 7(2), 481-488.
- Vogt, P., Ferrari, J.R., Lookingbill, T.R., Gardner, R.H., Riitters, K.H., y Ostapowicz, K. (2009). Mapping functional connectivity. *Ecological Indicators*, 9, 64–71.
- Wang Y-H, Yang K-C, y Bridgman C. (2008). Habitat suitability modelling to correlate gene flow with landscape connectivity. *Landscape Ecology*, 23, 989–1000.
- Watts, K., Ray, D., Quine, C.P., Humphrey, J.W. y Griffiths, M. (2007). Evaluating biodiversity in fragmented landscapes: applications of landscape ecology tools. *Forestry Commission Information*, 85.
- Watts, K., Eycott, A.E., Handley, P., Ray, D., Humphrey, J.W. y Quine, C.P. (2010). Targeting and evaluating biodiversity conservation action within fragmented landscapes: an approach based on generic focal species and least-cost networks. *Landscape Ecology*, 25, 1305-1318.
- Williams-Linera, G., Manson, R. H., y Isunza-Vera, E. (2002). La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques*, 8(1), 73–89.
- Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H. y Guisan, A. (2007). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14, 763-773.
- With, K. (2002). Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications*, 12, 52-65.
- Woodroffe, R. (2000). Predators and people: Using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation*, 3, 165-173.
- Zonneveld, I. S. (1989). The land unit - A fundamental concept in landscape ecology, and its applications. *Landscape Ecology*, 3(2).

