



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**MODELO DE LA CONECTIVIDAD FUNCIONAL DEL HÁBITAT DE
Bassariscus astutus EN LA SIERRA NORTE DE PUEBLA**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

MELGAREJO MARTÍNEZ EFIGENIO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. EZEQUIEL HERNÁNDEZ PÉREZ

Investigación realizada gracias al Programa UNAM-PAPIIT IA206221

Tlaxcala, México

Marzo, 2023





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Índice

Resumen	4
Introducción.....	5
Paisaje y Ecología del Paisaje.....	6
Teoría ecológica del paisaje	7
Fragmentación del paisaje.....	8
Conectividad del paisaje	10
Teoría de grafos y circuitos.....	11
Aptitud del hábitat	14
Fragmentos puente.....	14
Resistencia del paisaje	15
Especies focales.....	15
Antecedentes	17
Planteamiento del problema.....	19
Hipótesis.....	20
Objetivo general	20
Objetivos particulares.....	21
Zona de estudio.....	21
Clima	22
Geomorfología	22
Hidrología	23
Vegetación y uso de suelo.....	23
Método	24
Clasificación de la imagen de satélite.....	24
Modelo de idoneidad del hábitat (distribución potencial)	24
Aptitud de paisaje	25
Selección de los fragmentos de hábitat	25
Resistencia de la matriz de paisaje	26
Modelo de conectividad funcional y rutas de mínimo costo	26
Resultados	29
Registros de <i>Bassariscus astutus</i>	29

Distribución potencial.....	29
Selección de fragmentos de hábitat.....	31
Reclasificación de las coberturas	31
Estimación de la aptitud de hábitat	32
Valoración del grado de resistencia del paisaje	35
Selección final de fragmentos de hábitat	38
Corredores potenciales.....	40
Discusión.....	45
Selección de fragmentos de hábitat.....	46
Resistencia al paisaje	47
Conectividad funcional.....	48
Importancia de los fragmentos.....	50
Conclusión.....	52
Literatura citada.....	54

Resumen

La conectividad está directamente relacionada con la fragmentación y es clave en la conservación. 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 naturales y sus efectos en diferentes grupos de organismos. La Sierra Norte de Puebla destaca por su alta diversidad biótica; sin embargo, la pérdida y fragmentación de los ecosistemas que la componen es alta, lo cual puede influir en la conectividad funcional. El objetivo de este estudio fue analizar la conectividad funcional de los paisajes de la Sierra Norte de Puebla para *Bassariscus astutus*. Se determinó la disponibilidad e idoneidad de hábitat de *B. astutus* durante 1993, mediante imágenes Landsat del mismo año y modelos de distribución potencial. Se estableció la resistencia del paisaje que incluyó el tipo de vegetación y uso de suelo del año 1993, 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. Con la finalidad de evaluar la conectividad funcional del paisaje se utilizaron índices de conectividad, mediante la estimación de la superficie de hábitat óptimo de 386, 823 ha distribuidas en 117 fragmentos para el año de 1993. Se obtuvieron 393 enlaces que conectan 163 corredores de hábitat con un promedio de longitud de 2.9 km, la longitud de los costos varió desde los 3.8 km hasta los 5610 km, con un total de 1189.3 km de rutas de mínimo costo. El promedio de los enlaces entre los nodos (dNL) fue de 3.35, lo cual indica que cada fragmento de hábitat contribuye o interactúa en promedio con 3.35% en dichos enlaces. Cada fragmento de hábitat impide la formación de nuevos componentes en un 3.94% (dNC). Los fragmentos de hábitat de *B. astutus*, contribuyen con la conectividad entre fragmentos dentro del umbral de dispersión en 11.03% (dIIC) y a la conectividad global entre fragmentos en 16.43% (dPC). 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

La fragmentación, es un proceso donde una cobertura se divide progresivamente en fragmentos con diferente extensión dentro del espacio geográfico, resultado de actividades antrópicas o desastres naturales. Su impacto implica la modificación de las condiciones ambientales y el funcionamiento de los ecosistemas, como los ciclos hidrológicos, el microclima, las propiedades del suelo, la conectividad, entre otros (Forman, 1996). La fragmentación incrementa la pérdida de la diversidad, modifica la dinámica de las poblaciones (abundancia y funcionalidad de los organismos) (Leija y Mendoza, 2021), aumenta los efectos de borde, incrementa el aislamiento de las poblaciones al interrumpir la migración y la dispersión de especies, e influye en la disminución o pérdida de la conectividad (Murcia, 1995; Fahrig, 2003).

La conectividad se relaciona con el grado en el cual el paisaje impide o facilita el movimiento entre fragmentos, resultado de la interacción entre procesos de comportamiento como movimiento, reproducción y forrajeo, con la estructura del paisaje. 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 (Adriaensen *et al.*, 2003).

Los cambios en la conectividad del paisaje afectan la conservación de los servicios ecosistémicos y 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). Por lo tanto, 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 (Saura y de la fuente, 2017).

La modelación y evaluación de la conectividad del paisaje con fines de conservación y manejo se ha incrementado en la última década, y sus principales objetivos son: detectar áreas prioritarias para la conservación, e identificar corredores potenciales para conectar fragmentos de hábitat (Correa *et al.*, 2016). Metodológicamente se ha hecho uso de la teoría de grafos y del enfoque de rutas de mínimo costo (*least cost path*), mediante herramientas como Conefor (Saura y Torné, 2009) y ArcGis (*Cost distance*) (ESRI, California), principalmente (Correa *et al.*, 2016).

Marco conceptual

Paisaje y Ecología del Paisaje

En Ecología se define al paisaje como una porción heterogénea y relativamente extensa del territorio compuesta por un mosaico de fragmentos (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 (Hulshoff, 1995; Forman, 1996; Saura y Rubio, 2010). Mientras que; la Ecología del Paisaje estudia de la variación espacial del paisaje a través de varias escalas, y se preocupa por comprender las causas y consecuencias biofísicas y sociales de dicha variación. La visión e interpretación del paisaje desarrollada desde la Ecología del Paisaje se fundamenta en una aproximación de carácter estructural, morfológico y funcional. Se analizan las características estructurales y morfológicas que componen un territorio en un momento determinado y su evolución a lo largo del tiempo, deduciendo a la vez en su incidencia a nivel de funcionalidad ecológica. Por lo tanto, la Ecología del Paisaje focaliza su atención en tres características: la estructura, la funcionalidad y el cambio (Vila-Subirós *et al.*, 2006; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017).

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, 1996): los parches son áreas no lineales relativamente homogéneas que difieren de sus alrededores; los corredores que son elementos

lineales que difieren del terreno adyacente en ambos lados y la matriz que corresponde al elemento dominante y más conectado en un paisaje, con mayor control sobre la dinámica del paisaje. Así mismo, 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, 1999).

Según Forman y Godron (1986) la ecología del paisaje se enfoca en tres características:

- **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'Neil *et al.*, 1994).
- **Estructura:** se refiere a la relación espacial entre distintos paisajes, es decir, la distribución de la energía, los materiales y las especies, en relación con el 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 (O'Neil *et al.*, 1994).
- **Función:** comprende los procesos ecológicos y evolutivos de los paisajes (p. ej. flujo genético, perturbaciones e interacciones). Abarca los procesos de perturbación, hidrológicos, geomorfológicos y tendencias en el uso del suelo. Además, contempla la biomasa, productividad de los recursos y tasas de ciclos de nutrientes (O'Neil *et al.*, 1994).

Teoría ecológica del paisaje

El paisaje es considerado 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) (Zonneveld, 1989). En este sentido, la Teoría Ecológica del Paisaje (TEP) considera a las actividades humanas como una parte fundamental de los ecosistemas, ya que éstas 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 presentan en un territorio dado. Lo cual permite una mejor comprensión de las características del paisaje y la dinámica de su estructura espacial, así como 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 fragmentos que conforman un tipo de cobertura en particular, entre otras, proveen descripciones cuantitativas de composición espacial y configuración de los tipos de coberturas. Estas métricas pueden ser aplicadas para proveer buenos indicadores de la calidad de hábitat, funciones del ecosistema y conectividad dentro de un paisaje. Las métricas del paisaje han sido usadas para encontrar cambios en la estructura del paisaje a lo largo 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 del paisaje (Brown *et al.*, 2004).

Fragmentación del paisaje

La fragmentación es un proceso de reducción y división del hábitat continuo, relacionado con la generación de hábitats artificiales, asentados sobre espacios que históricamente poseían hábitats naturales o seminaturales. Además, la fragmentación también puede aplicarse a las poblaciones de organismos silvestres denominándolas como “poblaciones fragmentadas”, éstas corresponden a una población única, que es forzada a habitar fragmentos originados por la división de su hábitat preexistente, en el que se encontraba como una población única. Como consecuencia, este proceso altera la integridad funcional de los hábitats, la cual modifica los flujos ecológicos que ocurren en éstos, como el impedimento en el movimiento de los individuos entre parches, lo que interrumpe un proceso crítico para la preservación de la diversidad genética (Gurrutxaga, 2004). 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, el cual 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).

La pérdida regional en la cantidad de hábitats y la reducción del tamaño de las poblaciones ha provocado una disminución de la densidad regional de las especies (número de individuos por unidad de superficie en toda la región considerada) y un índice significativamente menor de su capacidad para contener extinciones puntuales mediante el aporte de individuos desde sectores menos alterados (Saunders *et al.*, 1991; Andrés, 1994; Fahrig, 2003).

- La disminución del tamaño medio y un aumento del número de fragmentos de hábitats resultantes. Esta tendencia reduce progresivamente el tamaño de las poblaciones mantenidas por cada uno de los fragmentos, aumentando así el riesgo de alcanzar un umbral por debajo del cual son inviables.
- El aumento de la distancia entre fragmentos dificulta el intercambio de individuos entre las poblaciones aisladas, así como para reponerse, por recolonización de una eventual extinción.
- 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 que afecta la supervivencia de las poblaciones acantonadas en los fragmentos.

La pérdida y aislamiento del hábitat presenta consecuencias negativas en las poblaciones, impidiendo el flujo de genes entre los fragmentos, propiciando la existencia de un patrón de reducción de los tamaños de las poblaciones, con lo que se ven beneficiadas las especies generalistas y disminuyen las especialistas (San-Vicente y Valencia, 2008). La separación progresiva de los fragmentos provoca la pérdida de contacto o conectividad entre los individuos, donde el desplazamiento de los organismos entre fragmentos separados disminuye, aislando a las poblaciones y promoviendo la diferenciación entre ellas (Frate *et al.*, 2015).

Conectividad del paisaje

Como medida opositora a la fragmentación se presenta la conectividad del paisaje, interpretada como el grado de facilidad que presenta el paisaje al movimiento de los individuos a través de los parches de hábitat (Taylor *et al.*, 1993). Se consideran dos tipos de conectividad: una estructural y otra funcional (Taylor *et al.*, 2006). El elemento estructural hace referencia a la disposición o estructura espacial del paisaje en un tiempo determinado, puede ser identificada y descrita a partir de la medición de atributos, como el área total del hábitat, la forma de los fragmentos, la distribución de frecuencia de tamaño de los fragmentos y la distancia entre fragmentos, entre otras (McGarigal y Marks, 1995). Permite caracterizar la geometría y las propiedades espaciales de un fragmento (una entidad espacialmente homogénea) o un mosaico de parches (Ahern, 2002). Mientras que, el elemento funcional toma en cuenta las características del movimiento de los individuos para relacionarlas con la estructura física del hábitat (Saura y Torné, 2009; Liu *et al.*, 2014); es decir, relaciona en términos físico-bióticos los flujos de materia, energía y organismos de hábitats o regiones, a través de la identificación o establecimiento de corredores biológicos que interconectan parches de hábitat similares, facilitando el flujo de biota entre ellos y manteniendo la viabilidad de las poblaciones (Beier y Noss, 1998; Bennett, 1999, 2003).

La integración y funcionalidad de los ecosistemas, así como el mantenimiento de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, son posibles gracias al flujo de organismos, materia, energía e información a través del paisaje (Crooks y Sanjayan, 2006). Además, la conectividad es un factor clave para el funcionamiento de las áreas naturales protegidas, ya que dichas áreas en ocasiones no cumplen con sus objetivos de conservación, aunque sin éstas no existen vínculos funcionales entre los que se permitan dichos procesos ecológicos (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. Por ende, 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 *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 *et al.*, 1996; Primack *et al.*, 2001). Los corredores biológicos pueden definirse como territorios cuyo fin es proporcionar conectividad entre paisajes, ecosistemas y hábitats 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 (Ministerio del Ambiente y Energía, 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).

Teoría de grafos y circuitos

La teoría de grafos usa herramientas metodológicas y analíticas de la geoestadística, sistemas remotos y de información geográfica (SIG), para maximizar la eficiencia del flujo o conectividad de un paisaje, centrado en encontrar el camino más corto entre dos nodos (Urban y Keitt, 2001). Los grafos son estructuras matemáticas formadas por un conjunto de nodos (fragmentos) conectados en diferentes grados por corredores (enlaces), que unen pares de nodos funcionales (vía dispersión) (Bunn *et al.*, 2000). La existencia de un enlace implica la capacidad potencial de un organismo para dispersarse directamente entre estos dos nodos. Los enlaces pueden caracterizarse por una probabilidad de dispersión (en el modelo de conexión probabilística), que suele obtenerse en función de la distancia. Las distancias entre nodos pueden obtenerse como distancias euclidianas en línea recta o, preferiblemente, como

distancias de mínimo costo (efectivas) que tienen en cuenta las preferencias y capacidades de movimiento variables de las especies animales, a través de diferentes tipos de cobertura (Adriaensen *et al.*, 2003; Saura, 2008; Bartesaghi-Villardino, 2015).

La asertividad de los modelos funcionales que integran la teoría de grafos se cuantifica mediante la integración de un valor de peso a cada nodo (atributo de nodo), el cual describe la propiedad de cada nodo; por ejemplo: área, calidad de hábitat, densidad de población, capacidad de carga entre otros (Santiago Saura *et al.*, 2007; Saura y Torné, 2009; Chassot *et al.*, 2011; Craven *et al.*, 2016;). De igual manera, para determinar la extensión máxima de los enlaces se utilizan tasas de dispersión y para especificar el nivel de precisión, los enlaces se representan como probabilidades o decisiones binarias (0/1, presencia o ausencia) (Urban *et al.*, 2009). Explícitamente, los enlaces representan la distancia geográfica entre nodos y los nodos presentan conexiones entre ellos solamente cuando ésta distancia se encuentra por debajo del umbral de movimiento ecológico de la especie focal.

La teoría de grafos se ha aplicado principalmente a especies focales de grupos faunísticos (Correa *et al.*, 2016). Los resultados de dichos estudios, en general determinan que la pérdida de hábitat induce la disminución de la conectividad y que el grado de conectividad está asociado tanto a la capacidad de dispersión de cada especie, como a la disponibilidad de hábitat. Estudios específicos de rutas de mínimo costo han demostrado que los corredores incrementan las tasas de movimiento de individuos entre fragmentos de hábitat (Tewksbury *et al.*, 2002; LaRue y Nielsen, 2008). También se ha encontrado que, las evaluaciones de los costos de los corredores para una especie, son menos eficientes que los corredores propuestos para múltiples especies pertenecientes a un mismo grupo funcional (Brodie *et al.*, 2015).

La teoría de circuitos considera al paisaje como un conjunto de nodos conectados entre sí mediante aristas, en el que cada celda representa un nodo con una resistencia dada de acuerdo a la información que contenga la celda, a su vez, las conexiones se dan mediante la interacción de las aristas de cada nodo con pesos proporcionales a las probabilidades de movimiento o al número de migrantes intercambiados entre los nodos, en las aplicaciones de ecología espacial y de conservación, los paisajes se suelen cartografiar como cuadrículas rasterizadas en un sistema de información geográfica (SIG). Una medida básica de

conectividad que 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 (McRae *et al.*, 2008). En el análisis de conectividad las celdas de la cuadrícula representan diferentes calidades de hábitat, rutas de dispersión o barreras de movimiento (Shah y Mcrae, 2008; Pelletier *et al.*, 2014; Bartesaghi-Villardino, 2015; Hall *et al.*, 2021). Según McRae *et al.* (2008) esta teoría se puede aplicar para predecir el movimiento y los patrones de dispersión a través de paisajes complejos. También puede ser aplicada para generar medidas de conectividad o de aislamiento de los fragmentos de hábitat, e identificar elementos conectores como corredores de vida silvestre utilizados en la planificación de la conservación. Tanto la teoría de grafos como la de circuitos pueden ser utilizadas para la evaluación de la aptitud del hábitat, la resistencia del hábitat, el grado de conectividad entre fragmentos y su interacción con especies focales.

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. Asimismo, 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 moverse o dispersarse entre dos fragmentos específicos, aunque 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. 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 fragmentos de hábitat (McRae *et al.*, 2008; Correa-Ayram, 2012).

Aptitud del hábitat

La 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, incorpora la capacidad de un hábitat para mantener una especie. En este sentido, un área con altos valores de aptitud de hábitat facilita mayor probabilidad de que las especies sobrevivan (Wang *et al.*, 2008). El valor del índice es la estimación de las condiciones del hábitat en el área de estudio y las condiciones óptimas del hábitat como estándar de comparación. Por lo tanto, el índice de aptitud asigna un valor a cada unidad de área de terreno de acuerdo a los requerimientos de la especie de interés, en un intervalo entre 0 (hábitat no apto) y 1 (hábitat óptimo). Los valores del índice de aptitud de hábitats inferiores a 0,5 indican que la especie puede tener amenazada su existencia en esa área y los valores superiores a 0,7 muestran que la especie puede desarrollarse adecuadamente en esa región (Quintana, 1996; Laporta *et al.*, 2011).

Fragmentos puente

Los fragmentos de hábitat desempeñan diferentes funciones en el paisaje y las redes de conexiones que en él se establecen. No sólo sirven como zonas de refugio, alimentación o reproducción, sino que también funcionan como puntos desde los que se producen y reciben flujos de dispersión hacia otros fragmentos de hábitat, y actúan como fragmentos puente o puntos de paso (*stepping stones*) que, incluso cuando puedan no ser el destino final de los flujos de dispersión, facilitan la dispersión y el intercambio de genes e individuos entre otras unidades de hábitat más distantes. Los fragmentos puente reducen el aislamiento y minimizan los efectos de la fragmentación. La efectividad de la función conectora de un corredor frecuentemente depende de su área, si hay o no disturbios o quiebres a lo largo del mismo y su función como borde (Saura y Rubio, 2010; Saura, 2013; Cristina-Morlans, 2014; Alonso-F. *et al.*, 2017).

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, los gradientes altitudinales y la conformación del relieve o fragmentos de bosque dispersos, 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). *Bassariscus astutus* muestra una adaptación óptima hacia los fragmentos puente, usando los mismos como conectores de paso entre hábitats e incluso estableciéndose en ellos cuando las condiciones de área disponible son adecuadas para la especie (Arita y Ceballos, 1997; Aranda, 2015).

Resistencia del paisaje

Una superficie de fricción o también denominada superficie de resistencia representa la mayor o menor permeabilidad de la matriz al movimiento de las especies o procesos estudiados, en función de las características consideradas relevantes a tal efecto, entre éstas se encuentran los tipos de cobertura o usos del suelo, la topografía, el grado de influencia antrópica, la presencia o no de infraestructuras u otras posibles barreras, entre otros (Ferrerías, 2001; Chardon *et al.*, 2003; Broquet *et al.*, 2006; Driezen *et al.*, 2007; Saura, 2013). A cada celda (píxel) de dicha superficie de fricción se le asigna un valor que representa el esfuerzo, coste energético, aversión o riesgo de mortalidad en el movimiento de un organismo a través de una determinada zona del paisaje, asignándose los valores de fricción más bajos (habitualmente iguales a la unidad) a las zonas de hábitat de mejor calidad y valores crecientes a medida que las características de la zona considerada, divergen en mayor medida de las más adecuadas para la especie (Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, 2010; Saura, 2013).

Especies focales

En México se distribuyen 550 especies de mamíferos pertenecientes a 201 géneros, 46 familias y 13 órdenes, de los cuales el orden Carnívora está representado por 32 especies en 22 géneros, considerado el tercer grupo más numeroso de mamíferos, después de los roedores (222 especies) y quirópteros (136 especies). Existe en una amplia variedad de tallas, desde alrededor de 100 g (*Mustela frenata*), hasta especies cuyos individuos alcanzan pesos superiores de 70 kg como el jaguar (*Panthera onca*), el puma o león de montaña (*Puma concolor*), y el oso negro (*Ursus americanus*), se tiene una notable representación de carnívoros de talla mediana (entre 4 y 20 kg). La pérdida y fragmentación del hábitat debido al incremento de la población humana y a la expansión agrícola son dos de las principales

amenazas para la conservación de los mamíferos terrestres en general y para los carnívoros en lo particular, los que además resienten los efectos de la cacería y la introducción de especies exóticas (Cardillo *et al.*, 2004).

Las especies seleccionadas como especies focales son, en general, sensibles al área debido a ciertas características de su historia de vida; por ejemplo, dietas especializadas o requisitos para la reproducción, estos organismos necesitan áreas grandes e interconectadas para mantener poblaciones viables (Lambeck, 1997). Las especies focales se eligen con base en el supuesto de que el establecimiento de áreas suficientemente grandes e interconectadas para satisfacer sus requisitos de hábitat probablemente cumplirá con los requisitos de la mayoría de las otras especies nativas (idealmente todas) de la región (Dinerstein *et al.*, 2000; Kattan, 2008). En el presente estudio se consideró como especie focal a *Bassariscus astutus*, un carnívoro perteneciente a la familia Procyonidae.

La familia Procyonidae está integrada por seis géneros y 14 especies, entre las que se encuentran los mapaches, martuchas, coatíes y cacomixtles. Es endémica del continente americano y se distribuye desde el sur de Canadá hasta el norte de Argentina. En México, la familia Procyonidae está representada por cuatro géneros y siete especies: *Potos flavus*, *Bassariscus astutus*, *Bassariscus sumichrasti*, *Nasua narica*, *Procyon lotor*, *Procyon insularis* y *Procyon Pygmaeus* (Gutiérrez, 2015). En general, son animales de tamaño medio (610-1350 mm); con cola larga, usualmente anillada por la presencia de bandas de pelos de color claro y negros alternantes; plantígrados o semiplantígrados; con cinco dedos adelante y atrás; garras prominentes; cuerpo usualmente largo y rostro no muy estrecho (Ceballos, 2014).

En México, el género *Bassariscus* se encuentra representado por dos especies: *B. astutus* y *B. sumichrasti*. La primera con ocho subespecies: *B. a. astutus*, *B. a. bolei*, *B. a. consitus*, *B. a. flavus*, *B. a. insulicola*, *B. a. macdougalli*, *B. a. palmarius* y *B. a. saxicola*. La segunda especie cuenta con cinco subespecies: *B. s. campechensis*, *B. s. latrans*, *B. s. vaxacensis*, *B. s. sumichrasti* y *B. s. variabilis* (Gutiérrez, 2015). *B. astutus* se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta Centroamérica desde el nivel del mar hasta 2900 m. Habita prácticamente en todo el norte y centro del país; se encuentra ausente en la vertiente del Golfo de México y la Península de Yucatán. Habita en matorral xerófilo, bosque de pino,

encino, trópicos semiáridos, zonas arbustivas, chaparrales e incluso medios urbanos. *B. astutus* se encuentra en categoría de amenazada con base en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), mientras que, la Unión Internacional para la Conservación de la naturaleza (UICN) la cataloga como preocupación menor (Cisneros-Moreno y Martínez-Coronel, 2019).

Las especies de mamíferos carnívoros presentan distintas respuestas a la pérdida de conectividad de un mismo paisaje, en relación a la forma en la que se desenvuelven y de los requerimientos específicos de hábitat, alimentación y dispersión (Stephens, 2008). También necesitan ser capaces de moverse más allá de sus áreas de distribución para encontrar hábitats desocupados y mantener el intercambio genético entre grupos (Young y Clarke, 2000). Por lo tanto, el arreglo espacial de los elementos del paisaje, así como las carreteras, la topografía accidentada, el desarrollo humano y los tipos de cobertura terrestre, pueden influir en la capacidad de un mamífero para moverse con éxito a través de un área (Gibeau y Heuer, 1996).

Como resultado de la sensibilidad a las alteraciones de su hábitat inducidas por las actividades humanas, los mamíferos carnívoros rápidamente se convierten en especies amenazadas o alcanzan alguna categoría de riesgo de extinción a corto plazo (Ceballos *et al.*, 2005). En consecuencia, el desplazamiento dentro y entre los fragmentos de hábitat, también puede aumentar la exposición de los carnívoros a las actividades antrópicas y, por lo tanto, hacerlos vulnerables a los conflictos con los humanos (Weaver *et al.*, 1996). Por ejemplo, Flynn *et al.* (2009) señalan que la diversidad funcional de este grupo decrece conforme el uso de suelo se vuelve más intensivo. Thornton *et al.*, (2011) describen que el 70% de todos los mamíferos terrestres medianos y grandes que estudiaron, responden negativamente a la fragmentación. Según Lyra-Jorge *et al.* (2009) atribuyen la presencia de carnívoros en paisajes rodeados por asentamientos urbanos y campos agrícolas, a la existencia de bastos fragmentos de vegetación nativa próximos a dichos asentamientos.

Antecedentes

El estudio de la conectividad del paisaje en la conservación se ha incrementado considerablemente, debido a las implicaciones de la conectividad del paisaje en

conservación; además, permite una comprensión adecuada de los patrones y procesos del paisaje que involucran mejores prácticas de gestión del paisaje. Correa *et al.* (2016) realizaron un estudio basado en la revisión de 162 publicaciones del 2000 a 2013, evaluaron el estado y avances en la integración de la conectividad del paisaje en la identificación y planificación de áreas de conservación. Observaron un incremento en el número de publicaciones relacionadas con la conectividad y la conservación, notaron 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 en 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 la conectividad en la provisión de servicios ecosistémicos a través de paisajes.

En México, destacan algunos estudios de conectividad estructural y funcional en mamíferos; 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, 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, con la finalidad de identificar posibles áreas de conservación en la cuenca del lago Cuitzeo. Modelaron la distribución de dos especies focales de mamíferos terrestres con capacidades de dispersión contrastantes, observaron que combinar el enfoque basado en grafos 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. González-Saucedo *et al.* (2021), identificaron áreas que incrementan la conectividad del paisaje para tres grandes carnívoros en el noroeste de México y el suroeste de los Estados Unidos, observaron áreas extensas y hábitats conservados, que se conectan mediante fragmentos más pequeños e identificaron áreas de fijación, fragmentos y enlaces con alta centralidad, indicando que algunos corredores biológicos promueven conectividad entre los parches adecuados más extensos.

En cuanto a la Sierra Norte de Puebla, no se encontraron investigaciones relacionadas con la conectividad del paisaje; sin embargo, existen estudios avocados a la ecología, ocurrencia y distribución geográfica de mamíferos terrestres. Por ejemplo, Silverio-Polo y Ramírez-Bravo (2014), realizaron la 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), realizaron una recopilación de 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-Santin (2016) evaluaron la distribución y estatus de conservación de los mamíferos medianos del estado de Puebla; registraron que los carnívoros en la región son vulnerables a la presión de la caza, los conflictos entre humanos, y a una acelerada pérdida de hábitat. Otros estudios han sido dirigidos específicamente al registro de mamíferos en la Sierra Norte de Puebla (Silverio-Polo y Ramírez-Bravo, 2014).

Planteamiento del problema

La Sierra Norte de Puebla 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. 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). Desarrollar un estudio que integre el análisis de conectividad funcional de *B. astutus*, permitirá comprender y predecir la disponibilidad de hábitats no solo para esta especie, sino

también para distintas especies, 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 *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 la región contienen una alta riqueza de fauna (CONABIO, 2011). Sin embargo, destaca la enorme pérdida y fragmentación de los ecosistemas (disminución del 53% a nivel nacional), por lo que se reconoce que el paisaje Sierra Norte de Puebla es un mosaico de vegetación secundaria con remanentes de vegetación primaria (Challenger *et al.*, 2009). Estos factores hacen de los ecosistemas residentes de la zona, 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 consecuencia, el presente estudio constituye un aporte al conocimiento de la ecología del paisaje de un área ecológica importante que presenta una presión significativa sobre sus recursos naturales.

Hipótesis

La Sierra Norte de Puebla se encuentra sometida a constantes cambios de uso de suelo, como consecuencia, la matriz del paisaje corresponde coberturas de origen antrópico, por lo tanto, la matriz del paisaje ejercerá un alto grado de resistencia que influirá negativamente en la conectividad funcional del área de estudio y las rutas de mínimo costo tendrán mayor distancia entre fragmentos de hábitat. Además, se espera que los fragmentos de hábitat remanente de *B. astutus* contribuyan al mantenimiento de la conectividad funcional del paisaje.

Objetivo general

Analizar la conectividad funcional del hábitat de *Bassariscus astutus* en la Sierra Norte de Puebla.

Objetivos particulares

Analizar la idoneidad del hábitat de *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla.

Determinar la distribución espacial de la resistencia de la matriz del paisaje para *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla.

Examinar la conectividad funcional del hábitat de *B. astutus* desde el enfoque de rutas de mínimo costo.

Analizar la contribución de los fragmentos de hábitat de *B. astutus* en la conectividad funcional de la Sierra Norte de Puebla.

Zona de estudio

La zona de estudio corresponde a la región denominada Sierra Norte de Puebla, se ubica geográficamente entre los 20°51' y 19°27' latitud norte y 98°20' y 97°06' longitud oeste (Figura 1). 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 (INEGI, 2021). Es una zona que presenta gran diversidad ambiental, biológica y cultural, comprende un intervalo altitudinal entre los 1000 y 2300 m. La región ha sufrido un fuerte proceso de deforestación, con áreas urbanas, amplias zonas de agricultura de temporal y pastizales cultivados; pero aún cuenta con grandes zonas de vegetación, que corresponden a bosque mesófilo de montaña, bosque de oyamel, bosque de táscate, selva mediana perennifolia, matorral desértico rosetófilo, bosques de pino, encino y pino-encino (INEGI, 2021).

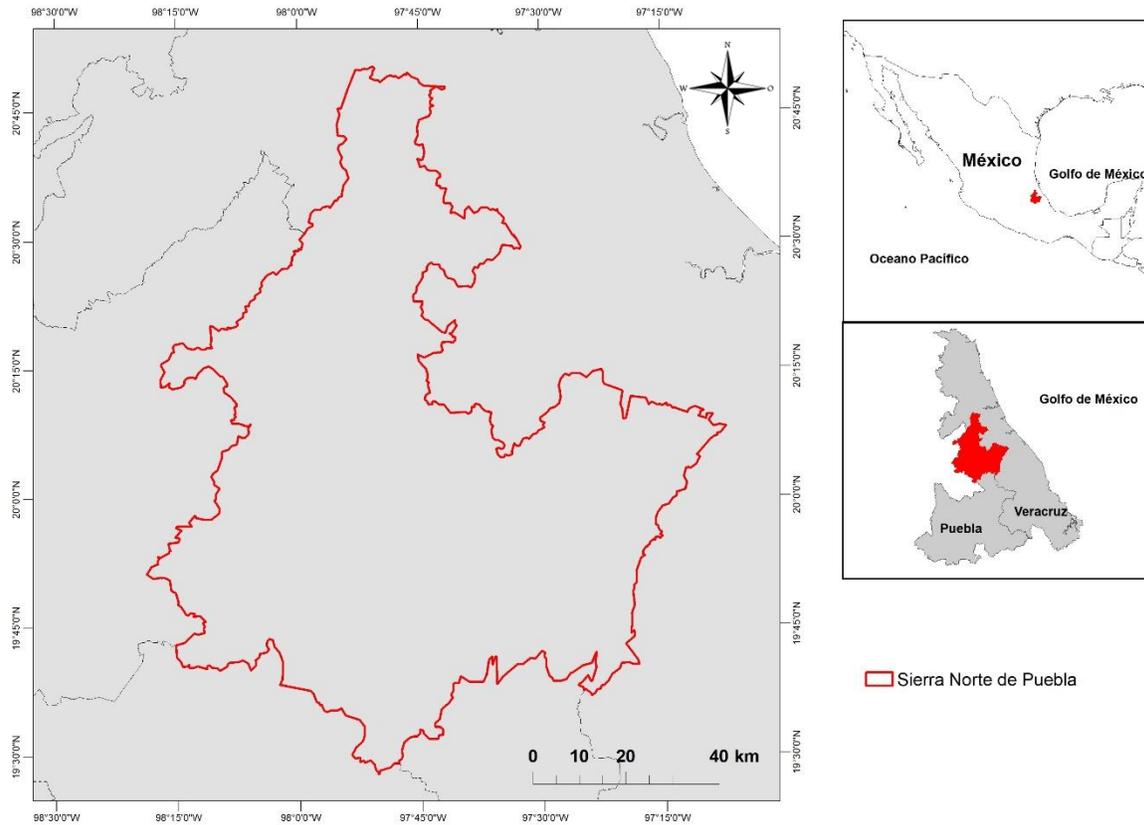


Figura 1. Localización de la zona de estudio. El polígono corresponde a la Sierra Norte de Puebla.

Clima

La distribución climática en la Sierra Norte de Puebla se presenta en una serie de franjas orientadas noroeste-sureste, que generan un gradiente climático cálido y semicálido húmedo en las partes bajas y templado húmedo en las zonas de mayor altitud. En las zonas de mayor altitud, la precipitación anual alcanza los 3 000 mm (Martínez *et al.*, 2007; Murillo-Licea *et al.*, 2010; Can-Chulim *et al.*, 2014).

Geomorfología

La región se identifica por su carácter montañoso y comprende prácticamente a toda la zona serrana del norte, la cual es un elemento de la Sierra Madre Oriental. Su relieve es relativamente moderno y sus ríos presentan numerosos saltos y cascadas. Su altitud varía entre 1 000 y 3 000 m. Las rocas que forman la Sierra Norte son principalmente calizas en gruesas capas, pizarras y calizas intercaladas de lutitas y areniscas, rocas casi todas del

Mesozoico (Capra *et al.*, 2006). En ella, las rocas sedimentarias dispuestas en capas de espesor variable, ofrecen diferente resistencia a los procesos erosivos y a los esfuerzos corticales, y se manifiestan en grandes estructuras plegadas y dislocadas en ángulos bajos (Capra *et al.*, 2006). Las deformaciones orogénicas son las principales formadoras del relieve original sobre el que han actuado procesos erosivos controlados por sistemas de fallas y fracturas (Can-Chulim *et al.*, 2014).

Hidrología

La región hidrológica Tuxpan-Nautla comprende la zona norte del estado de Puebla, representada por partes de las cuencas de los ríos Tecolutla, Cazones y Tuxpan, que desembocan en el Golfo de México. La hidrografía principal la conforma la vertiente norte, en donde el río Tecolutla es la corriente característica de la Sierra Norte, y se forma por los siguientes ríos: Necaxa, San Marcos, Tenango, Laxaxalpan, Tecuantepec o Zempoala, Joloapan, Apulco y Chichicatzapa. Con aguas de la parte alta de las tres primeras corrientes se construyó el importante sistema hidroeléctrico de Necaxa. En la porción norte-suroeste, entre los principales ríos están el Ajajalpa y el Marimba, y los lagos de Cruz Colorada, Cuatelolulco, Ajolotla y Chignahuapan, varios de los ríos mencionados se originan de escurrimientos superficiales y manantiales de la zona. Los patrones de escurrimiento se determinan por la presencia de la Sierra Madre Oriental, en cuya vertiente oriente se originan los escurrimientos de los ríos que forman las grandes corrientes; los pequeños arroyos son perennes debido a los altos índices de infiltración. También se tiene una serie de pequeños embalses que se usan para aprovechamiento agrícola, además de que los arroyos son utilizados de esta forma (Galván *et al.*, 1999; Can-Chulim *et al.*, 2014).

Vegetación y uso de suelo

De acuerdo al mapa de uso de suelo y vegetación de INEGI serie VI (2016), se presentan 42 tipos de cobertura, de los cuales Guerrero (2022) los agrupó con base en características generales en 12 coberturas: agricultura, agroforestal, asentamientos humanos, bosque de coníferas, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque mesófilo, cuerpo de agua, zona desprovista de vegetación, pastizal inducido, selva baja caducifolia y vegetación secundaria.

Método

Clasificación de la imagen de satélite

Los datos de vegetación y uso de suelo se integraron y analizaron mediante imágenes Landsat 4 (TM, octubre de 1993), obtenidas de Global Land Cover Facility (University of Maryland, 2020). Se realizó una clasificación supervisada de las imágenes de satélite de 1993, con la finalidad de obtener la información espectral. En la clasificación de las coberturas para el año 1993 se utilizaron 150 puntos de referencia de los mapas de vegetación y uso del suelo del mismo año, escala 1: 250 000. Se emplearon los sistemas de clasificación propuestos por Guerrero (2022) para la conformación de la leyenda de las coberturas de uso de suelo y vegetación. El procesamiento digital se realizó en el software QGIS Development Team, (2017).

Modelo de idoneidad del hábitat (distribución potencial)

La idoneidad del hábitat de *Bassariscus astutus* se determinó mediante un modelo de distribución potencial. El modelo consideró los requerimientos bióticos y abióticos mínimos necesarios para la persistencia de la especie. Los registros se obtuvieron del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México (SNIB, 2020), Servicio de Información sobre Biodiversidad Mundial (GBIF, 2022) y de la base de datos "Neotropical Carnivores: A data set on carnivore distribution in the Neotropics" (Nagy-Reis et al., 2020), acotando los registros a la Sierra Norte de Puebla. En el modelo se incluyeron 19 variables bioclimáticas obtenidas de World Clim (Hijmans et al., 2005).

El mapa de distribución potencial de *B. astutus* se realizó en el software MaxEnt (Phillips y Dudík, 2008). La validación del modelo de distribución potencial de la especie focal se obtuvo mediante una curva operacional, que describe la tasa de identificación correcta de presencias (curvas ROC, por sus siglas en inglés), se cuantificaron tanto para los datos de entrenamiento (75%) como de prueba (25%) (Phillips et al., 2006). El mapa de salida fue normalizado (valor de 0 a 1), los valores más altos indicaron mayor probabilidad de ocurrencia de *B. astutus* (Peterson et al., 2008). El mapa final se exportó a ArcView 3.2 y se delimitó al área de estudio.

Aptitud de paisaje

Se elaboró un mapa de aptitud de paisaje para *B. astutus*, siguiendo el método propuesto por Adriaensen *et al.* (2003). En el modelo desarrollado se integró información de las características del paisaje que podrían afectar el movimiento de la especie focal. Las variables consideradas fueron: tipo de cobertura, elevación, pendiente (grados), distancia a carreteras, densidad de carreteras, densidad de poblaciones y distancia a poblados (Jiang *et al.*, 2019). A dichas variables se les asignaron valores de aptitud basados en los propuestos por Correa-Ayram (2012) y Guerrero (2022). El valor de aptitud de cada pixel consistió en la resistencia de la cobertura de las variables en formato ráster, en el cual cada variable se reclasificó en función del grado de aptitud en un intervalo de 0 a 100. Se consideró que un valor próximo a 100 correspondió a mayor facilidad de movilidad de la especie en paisaje y un valor cercano a cero, mayor dificultad de movimiento (baja aptitud) (Adriaensen *et al.*, 2003; Correa-Ayram *et al.*, 2014). Se sumaron todas las capas resultantes con la finalidad de obtener mapas de aptitud para la especie focal en el programa ArcMap 10.5.

Selección de los fragmentos de hábitat

Se elaboró un mapa de fragmentos de hábitat de *B. astutus* mediante la información obtenida del modelo de distribución potencial, idoneidad de hábitat y coberturas (del año 1993), según el método propuesto por Tischendorf *et al.* (2003); Rayfield *et al.* (2010) y; Correa-Ayram *et al.* (2014). Las capas de las coberturas obtenidas se reclasificaron en tres categorías: hábitat, matriz hospitalaria y matriz inhóspita. Se integraron las capas de pendiente, distancia a carreteras, distancia a asentamientos humanos y densidad de carreteras. Se asignó un valor de 0 a 100 para cada variable acorde a la especie (Correa-Ayram *et al.*, 2014).

Las capas de distribución potencial y coberturas reclasificadas se sobrepusieron mediante álgebra de mapas en ArcMap 10.5. Se aplicó la fórmula:

$$2 * (\text{HabP} + \text{HabA}) + (\text{DC} + \text{DensC} + \text{DAH} + \text{Elev} + \text{Pend})$$

Donde: HabP = distribución potencial, HabA = coberturas reclasificadas, DC = distancia a carreteras, DensC = densidad de carreteras, DHA = densidad a asentamientos humanos, Elev = aptitud de elevación del terreno y Pend = aptitud de pendiente.

Los valores obtenidos se dividieron en cuartiles, los dos intervalos inferiores se clasificaron como hábitat deficiente, el intervalo siguiente como subóptimo y el intervalo superior como hábitat óptimo (López y Duque, 2010). Para la definición de los fragmentos de hábitat finales se seleccionaron los de categoría óptima y se generó un nuevo mapa de tipo binario (Óptimo-No óptimo), el mapa obtenido se categorizó utilizando el software GUIDOS para extraer solo los fragmentos de hábitat óptimo mayores a 100 ha, que corresponde a las áreas mínimas de hábitat considerando el ámbito hogareño de *B. astutus*, excluyendo el efecto de borde de 100m (Vogt *et al.*, 2007).

Resistencia de la matriz de paisaje

Sé elaboró un mapa de resistencia de la matriz del paisaje para *B. astutus*, siguiendo el método propuesto por Adriansen *et al.* (2003). El modelo integró información de las características del paisaje que pudieron afectar su movimiento. Las variables consideradas fueron: coberturas de vegetación y uso de suelo, proximidad de las carreteras a los fragmentos de hábitat, distancia de los asentamientos humanos, densidad poblacional y la pendiente (Jiang *et al.*, 2019). El valor de resistencia de cada pixel se basó en la resistencia de la cobertura de las variables en formato ráster, en el cual cada variable fue reclasificada en función del grado de resistencia en un intervalo de 0 a 100. Se consideró que un valor próximo a 100 correspondió a mayor dificultad de movilidad de la especie en el paisaje (alta resistencia) y un valor cercano a cero, mayor facilidad de movimiento (Adriansen *et al.*, 2003; Correa-Ayram *et al.*, 2014).

Modelo de conectividad funcional y rutas de mínimo costo

Con la finalidad de cuantiar las rutas de mínimo costo, se utilizó la capa de resistencia y fragmentos de hábitat obtenidas previamente, los cuales se procesaron en el software de análisis espacial Linkage Mapper 2.0.0, que permitió medir la distancia efectiva entre fragmentos de hábitat y determinó los posibles corredores óptimos entre fragmentos, así como la resistencia de cada corredor y las rutas de mínimo costo de movimiento entre fragmentos de hábitat a través de los corredores (Adriansen *et al.*, 2003; McRae y Kavanagh, 2011). Además, se determinó la conectividad funcional del paisaje, mediante los índices de conectividad propuestos por Saura y Torné (2009). Los índices empleados fueron: número

de enlaces (NL), número de componentes (NC), índice de conectividad integral (IIC) e índice de probabilidad de conectividad (PC).

El índice integral de conectividad (IIC) consideró intervalos de 0 a 1. Este valor se incrementa con la mejora de la conectividad, es decir, $IIC = 1$ en el caso hipotético de que todo el paisaje este ocupado por el hábitat de la especie focal.

$$IIC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{a_i \cdot a_j}{1 + nl_{ij}}}{A_L^2}$$

Donde: a_i es el área de cada fragmento de hábitat, nl_{ij} es el número de enlaces en el camino más corto (distancia topológica) entre fragmentos i y j , A_L es el atributo máximo del paisaje que correspondería a un fragmento que cubriera todo el paisaje con el mejor hábitat posible. Para los fragmentos que no están conectados (pertenecen a diferentes componentes), el numerador de la suma de la ecuación es igual a cero ($nl_{ij} = \infty$). Cuando $i = j$, entonces $nl_{ij} = 0$ (no se necesitan enlaces necesarios para llegar a un fragmento determinado desde sí mismo) (Pascual-Hortal y Saura, 2006).

El índice de probabilidad de conectividad (PC) se define como la probabilidad de que dos puntos colocados al azar en el paisaje, se encuentren en áreas de hábitat que son accesibles entre sí (interconectados), dado un conjunto de n fragmentos de hábitat y los enlaces (conexiones directas) entre ellos (Pascual-Hortal y Saura, 2007; Saura, 2008).

$$PC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i \times a_j \times p_{ij}^*}{A_L^2}$$

Donde: a_i y a_j son las áreas de los fragmentos de hábitat i y j , y A_L es el área total del paisaje (área de la región de estudio, que comprende tanto los fragmentos de hábitat como los que no lo son).

La importancia de cada elemento del paisaje (o cambio) se determinó mediante los valores *delta* de cada índice (dI):

$$dI(\%) = \frac{I - I'}{I} \times 100$$

Donde: I es el valor del índice antes del cambio e I' el valor del mismo índice después del cambio (p. ej., tras una determinada pérdida de hábitat). Así, dI puede ser positivo o negativo en función del tipo de cambio, de la definición y el comportamiento de cada índice. La importancia de cada elemento del paisaje corresponde al valor resultante de la eliminación de dI del fragmento focal del paisaje, un dI más alto indica una mayor importancia del fragmento para todos los índices, excepto para el NC, que debe interpretarse en sentido contrario (Pascual-Hortal y Saura, 2006).

Los fragmentos de hábitat viable más importantes para mantener la conectividad del paisaje, se identificaron con los índices IIC y PC a nivel individual (Pascual-Hortal y Saura, 2006; Saura y Pascual-Hortal, 2007; Saura y Torné, 2009). Los resultados se dividieron en cinco categorías con base en el método de cortes naturales: muy alta, alta, media, baja y muy baja. Se consideraron como fragmentos de interés sólo aquellos de muy alta importancia para la conectividad, la clasificación por índices de conectividad identificó los intervalos buscando agrupamientos y patrones inherentes a los datos, minimizando la variación dentro de cada categoría. Los datos fueron ordenados de menor a mayor y posteriormente divididos en clases cuyos límites se sitúan dónde están los mayores cortes (Moreno-Jiménez, 2006). En los fragmentos se evaluó si favorecían a la conectividad del paisaje por el área que tienen, por el flujo potencial que pueden mover debido a su área y a sus relaciones topológicas, o por su función como conectores y posibles elementos de un corredor (Saura y Rubio, 2010). La cuantificación de los índices de conectividad se realizó con el programa Conefor Sensinode 2.6 (Santiago Saura *et al.*, 2007; Saura y Torné, 2009).

Resultados

Registros de *Bassariscus astutus*

Se obtuvieron 34 registros de *Bassariscus astutus* en la zona de estudio. En el municipio de Chignahuapan obtuvieron 12 registros, en Ixtacamaxitlán tres registros y dos más en Yoanáhuac. La mayor proporción se localizaron en vegetación tropical (selva alta perennifolia y selva baja caducifolia 40.2%), seguido de pastizales (26.6%), vegetación templada (bosque de encino, encino-pino y mesófilo de montaña, 13.3%), áreas agrícolas (10%), matorral submontano (6.6%) y en menor proporción en área urbana (3.3%) (Figura 2).

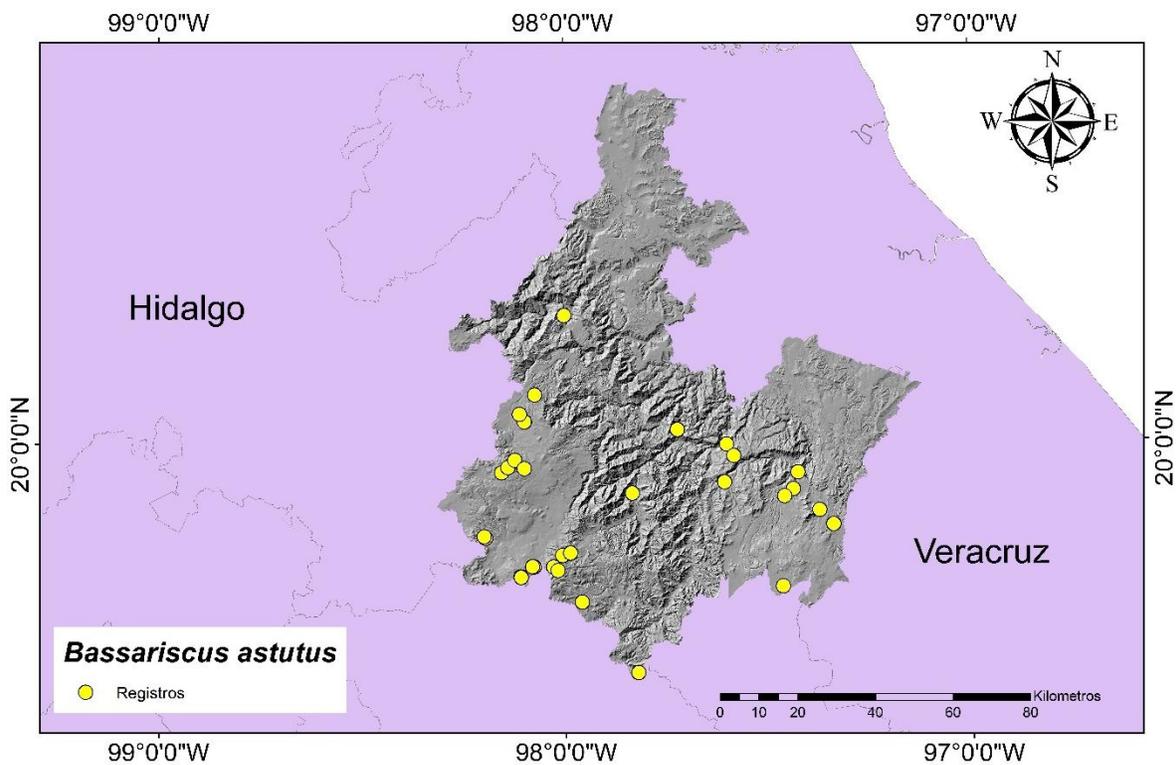


Figura 2. Registros de *Bassariscus astutus* en la Sierra Norte de Puebla. Los puntos amarillos indican los registros de presencia.

Distribución potencial

El área bajo la curva (AUC) de entrenamiento promedio calculado para el modelo de distribución potencial de *B. astutus* fue de 0.86 ($\pm 0,009$), lo que indica que se generó un buen modelo, considerando que un valor próximo a 1 indica que el modelo es apto para

predecir la ocurrencia de la especie. Las variables que determinaron la distribución potencial de *B. astutus* fueron precipitación (mes más húmedo, trimestre más húmedo y trimestre más frío) y estacionalidad de la temperatura. En conjunto, las variables explicaron el 100% de la varianza en la distribución de *B. astutus* (Figura 3).

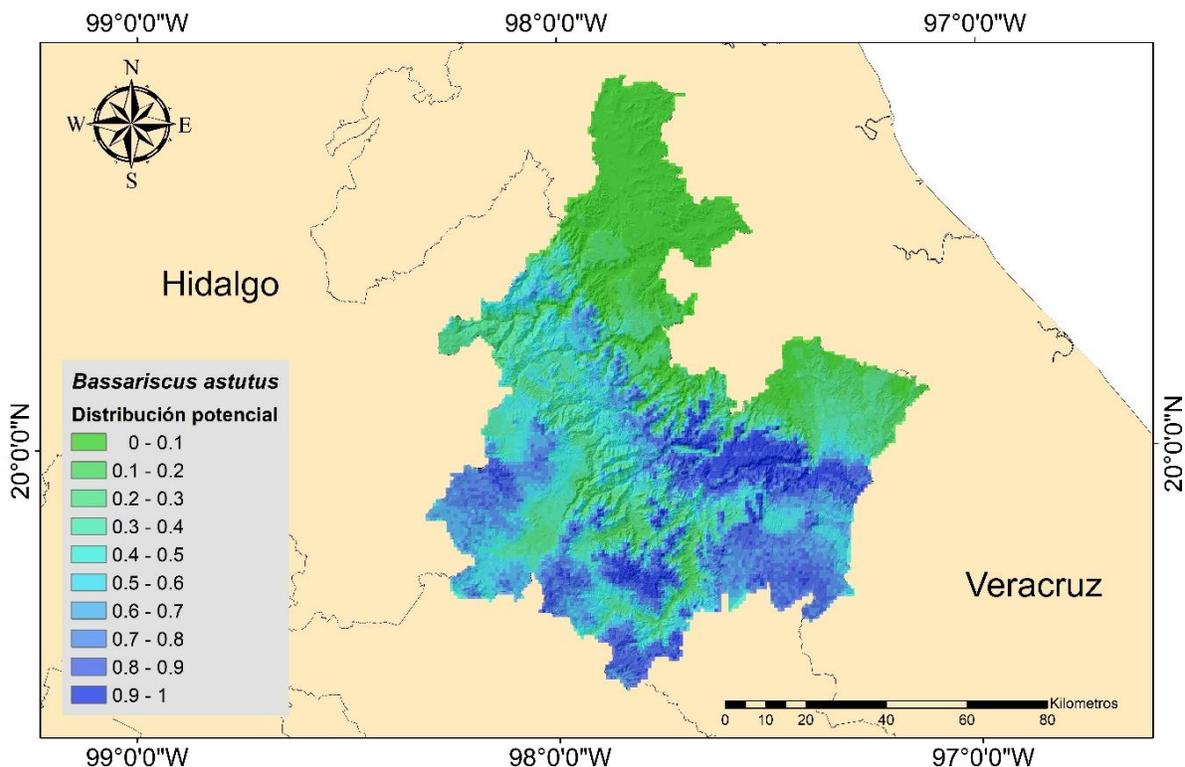


Figura 3. Distribución potencial de *Bassariscus astutus* en la Sierra Norte de Puebla. Valores cercanos a cero (color verde) corresponde a áreas no potenciales para hábitat para la especie, valores cercanos a uno (color azul) muestran áreas potenciales de hábitat.

Se observó que 40.3% (3 413 km²) de superficie de la zona de estudio corresponden a sitios potenciales de hábitat, que reúnen las condiciones propicias para que sobreviva el cacomixtle (cobertura vegetal densa y suficientes fuentes de agua). El modelo indicó 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 indicó áreas potenciales dentro de las regiones terrestres prioritarias Bosques Mesófilos de la Sierra Madre Oriental y Cuetzalan.

Selección de fragmentos de hábitat
Reclasificación de las coberturas

En la reclasificación de las coberturas para *B. astutus*, se agrupó la selva alta subperennifolia, el bosque mesófilo de montaña, el bosque de encino-pino y los cultivos agroforestales, los cuales se consideraron como hábitat. La matriz hospitalaria resultó más amplia, ya que incorporó a los asentamientos humanos, bosques de coníferas, bosques de pino-encino, bosques de encino, bosques de encino-pino, bosque mesófilo de montaña y cultivos agroforestales. En cuanto a las coberturas inhóspitas, se encuentran en la selva alta perennifolia y las zonas dedicadas a la agricultura (Cuadro 1). Con las categorías anteriores se obtuvieron mapas de salida de la calidad de hábitat de *B. astutus* del año 1993 (Figura 4).

Cuadro 1. Categorización de los tipos de cobertura para la selección de fragmentos de hábitat para *Bassariscus astutus* en la Sierra Norte de Puebla para el año 1993.

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

Se asignó la categoría correspondiente a cada polígono para reclasificarlo de acuerdo a los siguientes valores: de 0 a 40 matriz inhospita, de 41 a 80 matriz hospitalaria y de 81 a 100 hábitat.

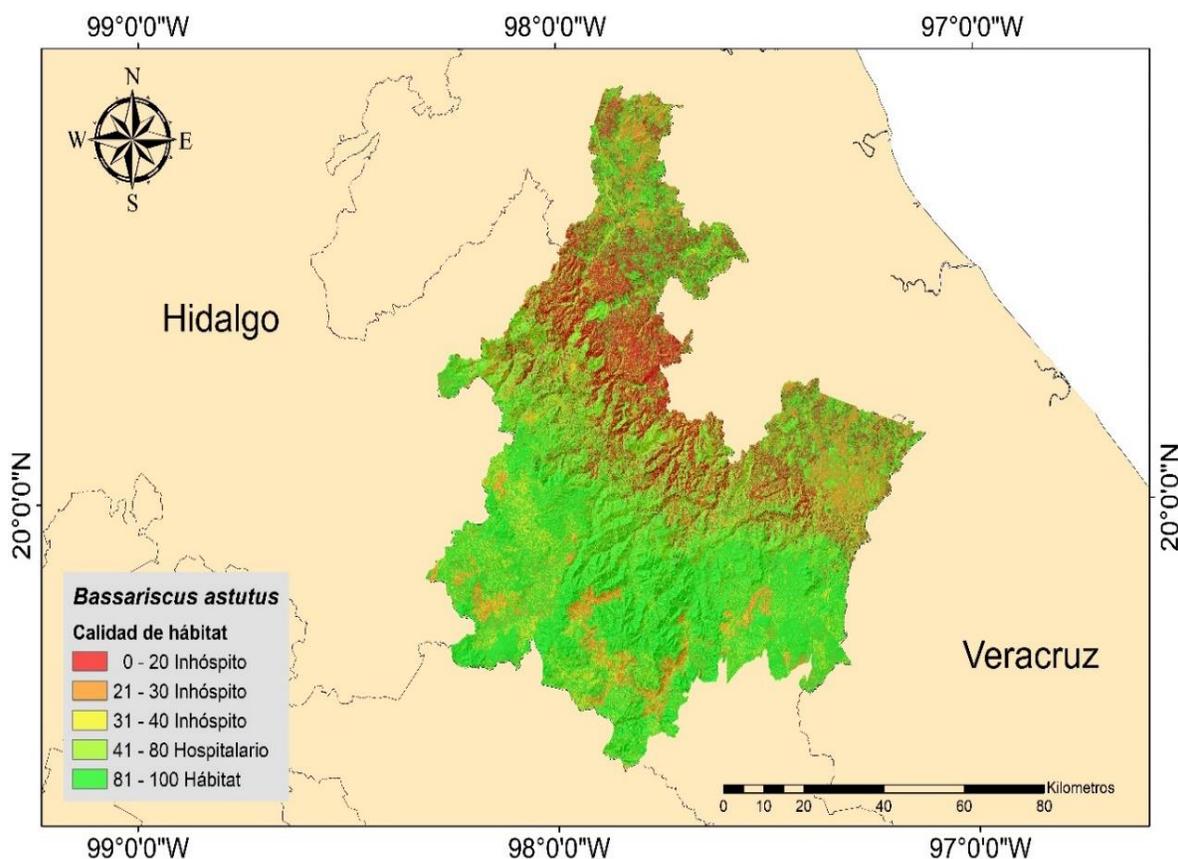


Figura 4. Preferencias de hábitat para *Bassariscus astutus* clasificado en inhóspito, hospitalario y hábitat en la Sierra Norte de Puebla.

Estimación de la aptitud de hábitat

En el cuadro 3 se presenta la clasificación utilizada para elaborar los mapas de aptitud de hábitat de *B. astutus*, la correspondiente categoría (0 a 100) se asignó a cada variable para reclasificarla y obtener el mapa de salida de aptitud de hábitat (Figura 5), el cual muestra un gradiente de aptitud de hábitat en la zona de estudio, este intervalo se dividió de 0 a 30 (nula a baja presencia), 31 a 60 (posible presencia y vía de paso), 61 a 100 (presencia y posibilidad de establecimiento de poblaciones).

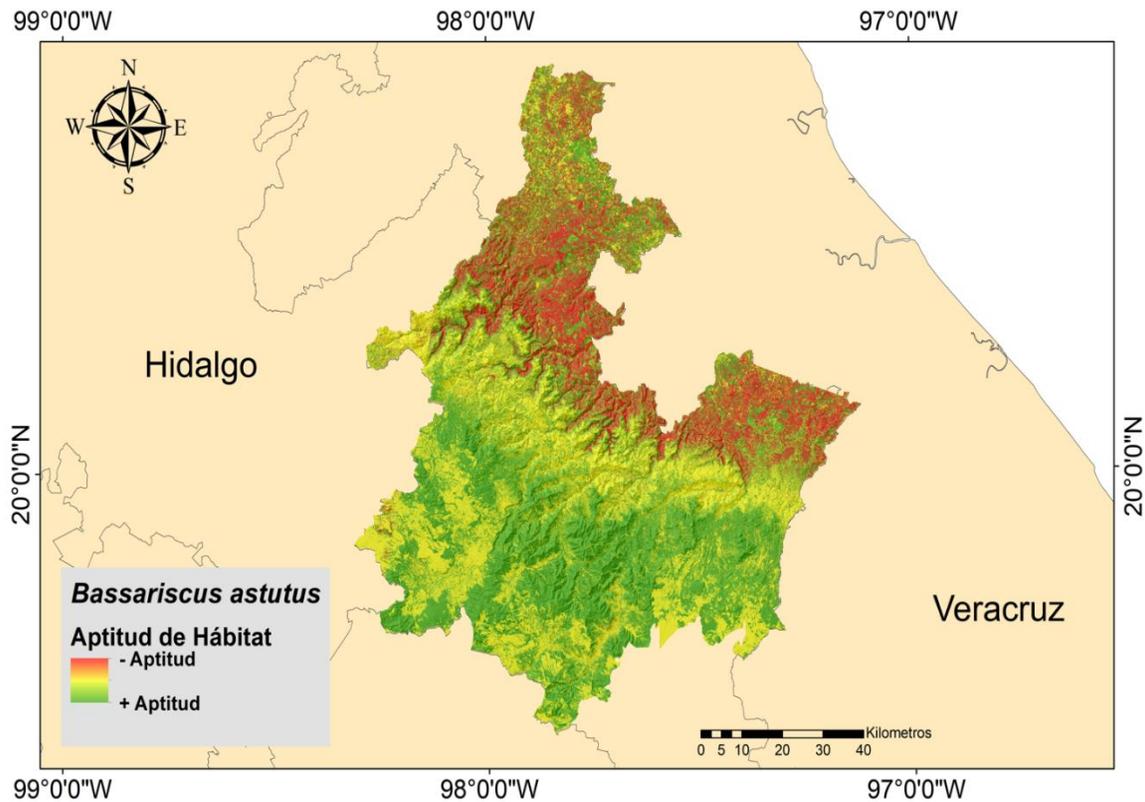


Figura 5. Aptitud de hábitat para *Bassariscus astutus* en la Sierra Norte de Puebla. Menor aptitud en color rojo, mayor aptitud en color verde.

Se valoró como el mejor hábitat a partir de los 1000 m de proximidad a carreteras. Por otro lado, en la variable de densidad el intervalo de 0.0 a 0.1 km de carretera/km² se calificó con la mejor aptitud y disminuyó gradualmente a medida que la densidad de carreteras aumenta. En cuanto a la variable de altitud, el cacomixtle presentó menor tolerancia en altitudes mayores a 3 500 m, en cambio, se calificó con la mejor aptitud entre 0 a 3000 m. La variable pendiente no presentó ninguna influencia sobre la aptitud de hábitat, todos los intervalos de pendiente se calificaron como la mejor aptitud de hábitat. La distancia a poblados se calificó con la mejor aptitud en todos los intervalos (Cuadro 2).

Cuadro 2. Valores de aptitud de hábitat asignados a pendiente, altitud y variables de disturbio para *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla.

Característica del paisaje	Valores de aptitud de hábitat
Distancia a carreteras	
0-200 m	30
200-500 m	60
500-1000 m	80
1000-1500 m	100
1500-2000 m	100
>2000 m	100
Distancia a poblados	
0-200 m	100
200-500 m	100
500-1000 m	100
1000-1500 m	100
1500-2000 m	100
>2000 m	100
Densidad de carreteras	
0.0-0.1 km/km ²	100
0.01-0.05 km/km ²	100
0.05-0.1 km/km ²	100
0.1-0.5 km/km ²	40
0.5-1 km/km ²	30
1 km/km ²	20
Altitud	
0-500 m	100
500-1000 m	100
1000-1500 m	100
1500-2000 m	100
2000-2500 m	100
2500-3000 m	100
3000-3500 m	0
>3500 m	0
Pendiente (grados)	
0-10	100
10-20	100
20-30	100
30-40	95
>40	92

Valoración del grado de resistencia del paisaje

La matriz del paisaje presentó los valores más altos de resistencia en 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 3). No obstante, la resistencia que le ofrecen los asentamientos humanos a *B. astutus* fue baja. Las coberturas vegetales valoradas con mayor resistencia en la zona de estudio corresponden a la selva alta, le siguen los pastizales inducidos, agricultura de temporal, cultivos agroforestales y 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 5 km de carretera por km² presentan alta resistencia (resistencia=23).

En cuanto a la distancia a carreteras, fue valorada con puntajes altos de resistencia, entre más cerca se esté a ellas; lo mismo sucedió con la distancia a poblados, entre más cerca se esté a un asentamiento mayor resistencia en la movilidad, aunque, *B. astutus* puede ser más tolerable a esta variable. La altitud y la pendiente no presentaron valores altos de resistencia. Sin embargo, en intervalos altitudinales mayores a 3 500 m *B. astutus* mostró valores altos de resistencia (Cuadro 3). En la figura 6 se muestra la distribución del grado de resistencia de la matriz para *B. astutus*.

Cuadro 3. Valores de resistencia del paisaje para *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla. Modificado de Correa-Ayram, (2012).

Característica del paisaje	Valor del grado de resistencia	Característica del paisaje	Valor del grado de resistencia	Característica del paisaje	Valor del grado de resistencia
Tipo de cobertura		Elevación	a	Densidad poblacional (hab/km²)	a
Agricultura	52	0-500 m	0	0-10 hab/km²	3
Cultivo agroforestal	40	500-1000 m	0	11-25 hab/km²	12
Asentamientos humanos	81	1000-1500 m	5	26-50 hab/km²	22
Bosque de coníferas	7	1500-2000 m	6	51-100 hab/km²	48

Bosque de encino	de	12	2000-2500 m	16	101-500 hab/km ²	70
Bosque pino-encino	de	7	2500-3000 m	28	501-1000 hab/km ²	87
Bosque encino-pino	de	7	3000-3500 m	78	Distancia a poblados	a
Cuerpo agua	de	88	>3500 m	82	0-199 m	67
Bosque mesófilo de montaña	de	40	Pendiente (grados)		200-499 m	40
Pastizal inducido		52	0-10	0	500-999 m	28
Selva alta subperennifolia		81	oct-20	0	1000-1499 m	16
			20-30	2	1500-1999 m	8
Distancia a carreteras	a		30-40	5	>2000 m	2
0-200 m		67	>40	8		
200-500 m		48	Densidad de carreteras			
500-1000 m		27	0.0-0.1 km/km ²	7		
1000-1500 m		20	0.1-1 km/km ²	10		
1500-2000 m		13	1-5 km/km ²	23		
>2000 m		7	5-10 km/km ²	13		
			>10 km/km ²	7		

Se consideró que un valor próximo a 100 corresponde 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*.

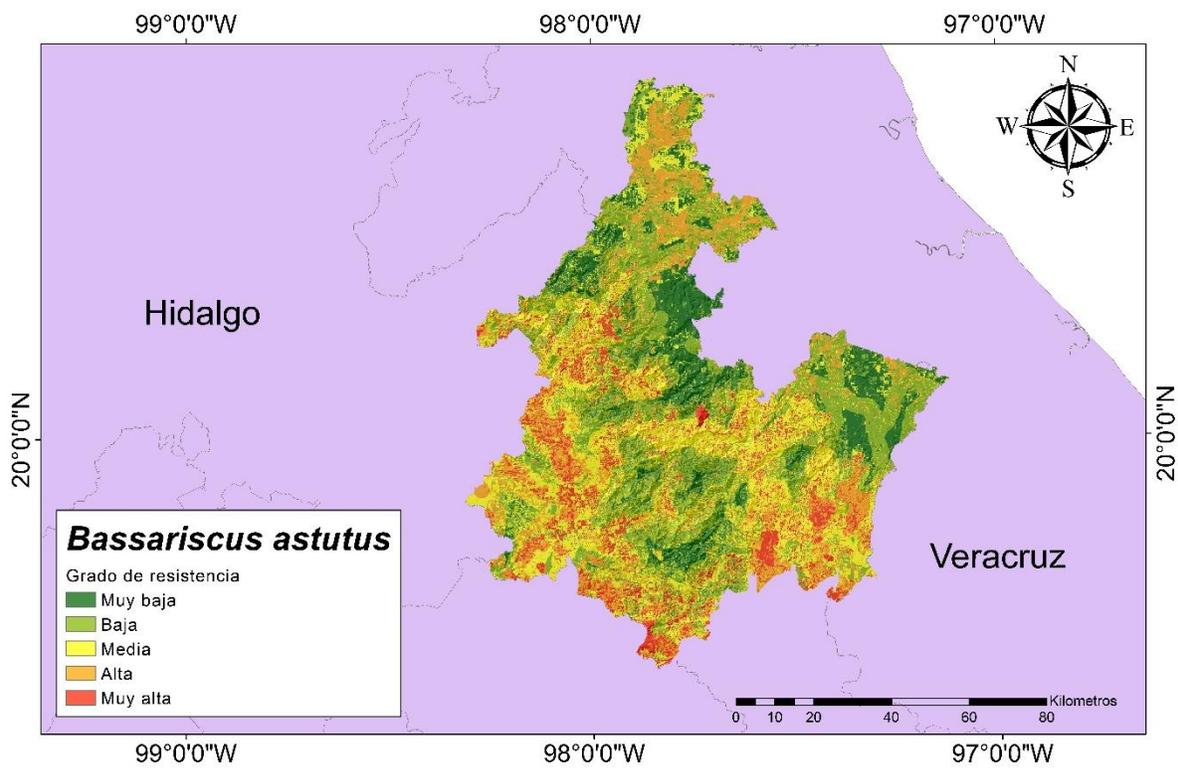


Figura 6. Grado de resistencia de los paisajes de la Sierra Norte de Puebla para *B. astutus*.

Selección final de fragmentos de hábitat

Los fragmentos clasificados como óptimos que no cumplieron con el tamaño mínimo de área (>100 ha) fueron reclasificados como subóptimos y se catalogaron como fragmentos de paso en el modelo de conectividad funcional. El área ocupada por el hábitat óptimo de *B. astutus* fue de 418 412 ha (49.37% de la superficie total), en contraste con el área de hábitat subóptimo y deficiente, que ocuparon 297 603 ha (35.11%) y 131 350 ha (15.50%), respectivamente (Figura 7).

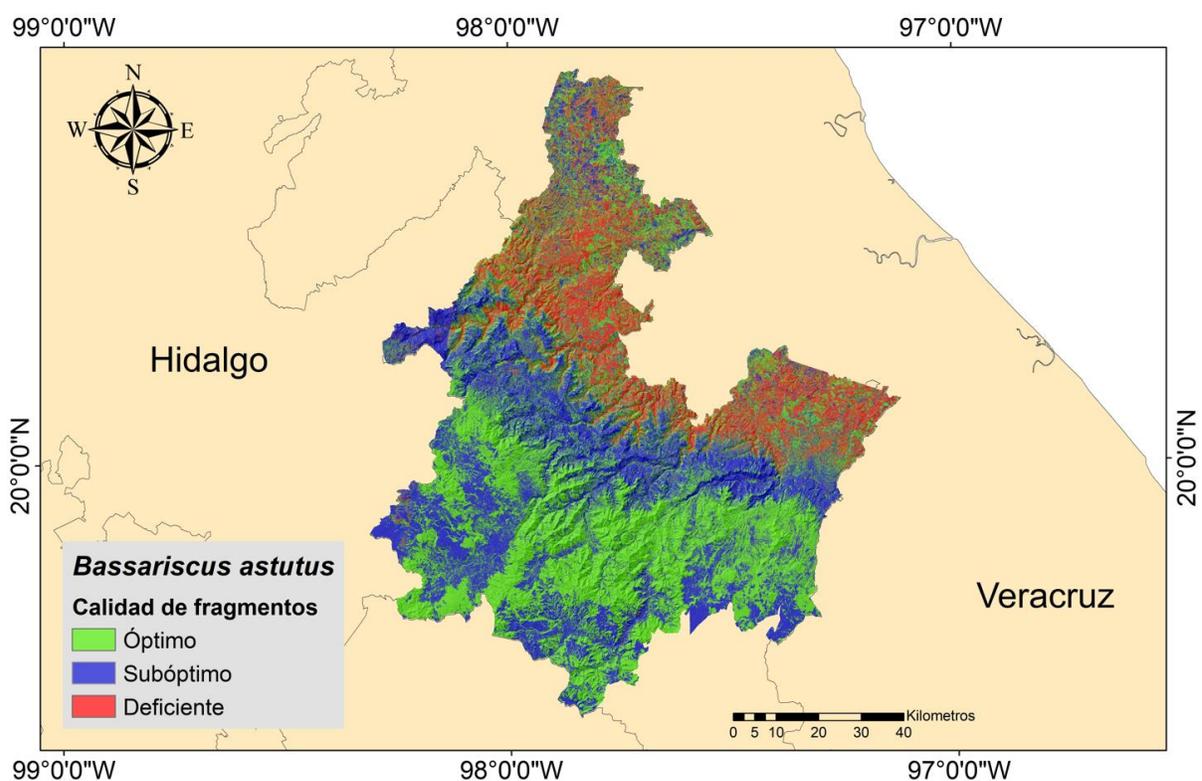


Figura 7. Calidad de fragmentos de hábitat de *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla, clasificado en tres categorías: óptimo, subóptimo y deficiente.

Entre los fragmentos de hábitat finales, incluidos en la categoría de hábitat óptimo, se consideraron fragmentos de hábitat fuera de la zona de estudio, con la finalidad de obtener un análisis continuo, ya que por distribución natural se reconoce que la extensión de hábitats no obedece a límites políticos (Figura 7). Se obtuvieron 162 fragmentos de hábitat óptimo

para *B. astutus*, con una superficie de 434 743 ha, de las cuales 386 823 ha se localizan en la Sierra Norte de Puebla, distribuidas en 117 fragmentos (Figura 8)

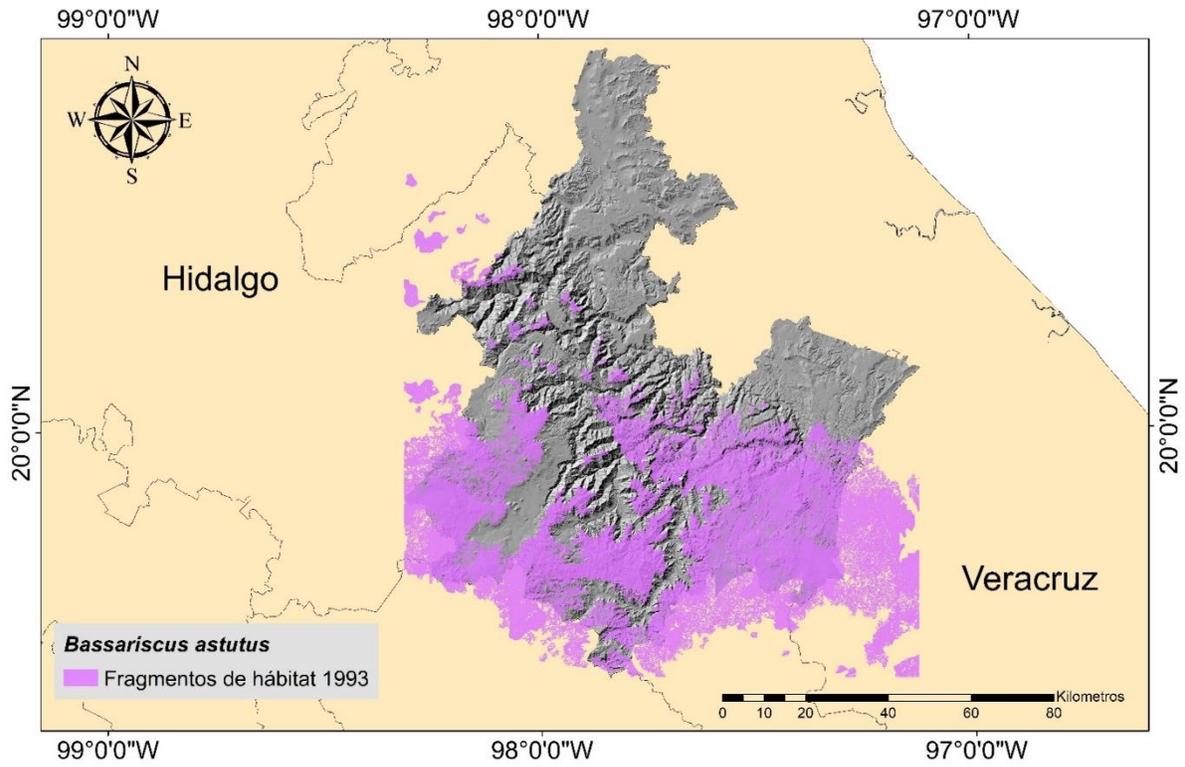


Figura 8. Fragmentos de hábitat de *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla para el año 1993.

Corredores potenciales

Sé obtuvieron 393 enlaces que conectan 163 corredores de hábitat con un promedio de longitud de 2.9 km, la longitud de las rutas de mínimo costo varía desde los 3.8 km hasta los 5610 km, con un total de 1189.3 km. El intervalo de distancia euclidiana fue de 0.008 km hasta 54.2 km, mientras que, el intervalo de distancia costo fue de 3.8 km a 5610 km, finalmente la distancia media de costo fue de 394.5 km (Cuadro 4).

Cuadro 4. Número de enlaces, intervalos de distancia euclidiana y distancia de costo, longitud promedio de las rutas de mínimo costo (RMC) y relación de la distancia de costo con la longitud de las rutas de mínimo costo (cwdtopathratio), para *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla.

Especie	Enlaces	Número de fragmentos de hábitat	Intervalo distancia euclidiana (km)	Distancia euclidiana Promedio \pm E.E. (km)	Intervalo distancia costo (km)	Distancia media \pm E. E. (costo km)	Longitud (RMC) media \pm E. E. (km)	Longitud (RMC) Intervalo	cwdToPathRatio promedio (LCP; km) (\pm E.E.)
<i>B. astutus</i>	393	163	0.008 – 54.2	2.8 \pm 0.6	3.8 – 5610.3	349.6 \pm 62.3	3.02 \pm 0.5	0.06 - 59.8	125 \pm 26.2

La figura 9 muestra las rutas de mínimo costo, la distribución de los corredores y el costo de movimiento entre fragmentos de hábitat para *B. astutus*. Además, se indica 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. El mayor número de fragmentos se localizó en la zona suroeste de la Sierra Norte de Puebla, la zona norte contiene un menor número de rutas al igual que la zona noreste.

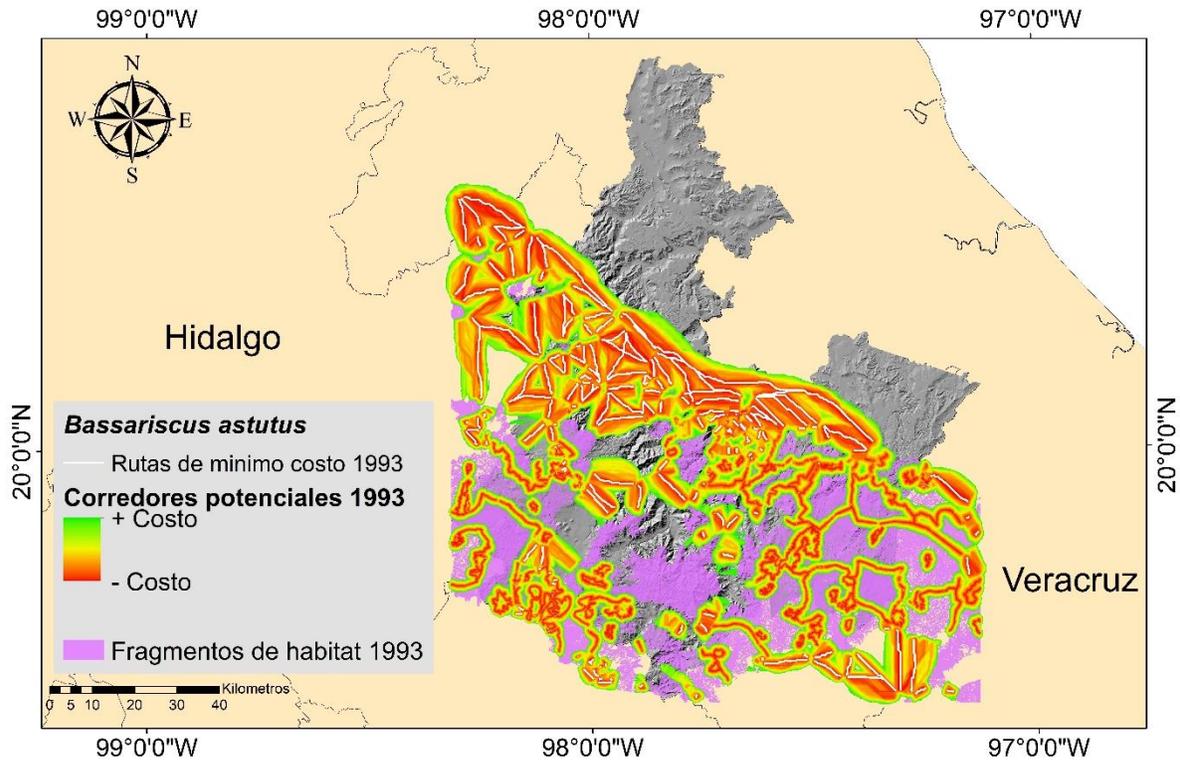


Figura 9. Corredores potenciales y rutas de mínimo costo para *Bassariscus astutus* durante el año 1993 en la Sierra Norte de Puebla. Se muestra un gradiente de color rojo (menor costo) a verde (mayor costo) de movimiento para *B. astutus*. En color blanco se muestran las rutas de mínimo costo, color morado indica los fragmentos de hábitat.

Los corredores para *B. astutus* 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 sureste de la zona de estudio (Figura 9). Además, se observó que 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.

En la figura 10 se muestran los fragmentos de hábitat, los cuales se mantienen como áreas grandes. Por otro lado, las zonas de amortiguamiento son áreas que circundan a los fragmentos de hábitat, aunque, ofrecen mayor resistencia a la movilidad en contraste con los enlaces, los cuales conectan los fragmentos de hábitat y las áreas de amortiguamiento. También se encuentran inmersos fragmentos de hábitat de menor superficie que no es

suficiente para mantener poblaciones viables de *B. astutus*, pero pueden ser aprovechados como hábitats de paso, reduciendo la resistencia a la movilidad.

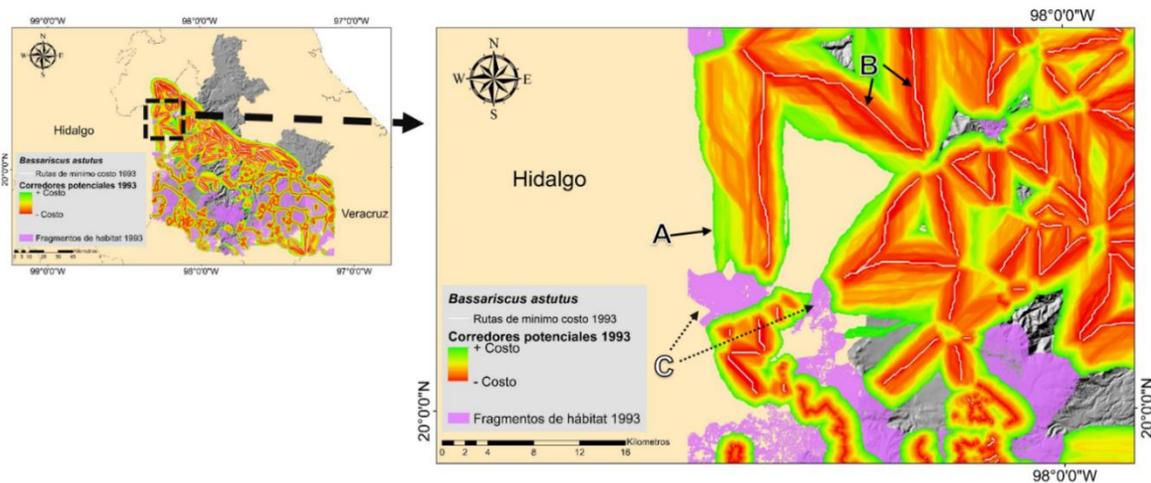


Figura 10. Corredores potenciales y rutas de mínimo costo de *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla. A.- Enlace alternativo; B.- Enlace y ruta óptima. C.- Parches de hábitat óptimos.

Contribución de los fragmentos de hábitat de *B. astutus* a la conectividad del paisaje de la Sierra Norte de Puebla

En el análisis de la contribución de los fragmentos de hábitat a la conectividad de paisaje de la Sierra Norte de Puebla, fueron seleccionados los fragmentos de hábitat con un valor ≥ 1 , excepto para el número de componentes (dNC), donde cada fragmento corresponde a un conjunto de índices individuales, los cuales indican el porcentaje de aportación que dicho fragmento contribuye al paisaje (Cuadro 5). El promedio de los enlaces entre los nodos (dNL) fue de 3.35, lo cual indica que cada fragmento de hábitat contribuye o interactúa en promedio con 3.35% en dichos enlaces. Además, la probabilidad de la formación de nuevos componentes disminuyó 3.94% (dNC). Los fragmentos de hábitat de *B. astutus*, contribuyen con la conectividad entre fragmentos dentro del umbral de dispersión en 11.03% (dIIC) y favorecen a la conectividad global entre fragmentos en 16.43% (dPC) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Índices de conectividad del hábitat de *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla. dNL = Número de enlaces; dNC = Número de componentes; dIIC = Índice integral de conectividad; dPC = Índice de probabilidad de conectividad.

Nodo/Fragmento	dNL	dNC	dIIC	dPC
120	5.34	-12.82	36.39	54.42
138	5.83	-10.26	34.47	55.13
137	1.94	-2.56	27.89	51.63
136	1.94	-2.56	27.26	51.21
124	3.40	-12.82	27.18	50.29
145	6.80	-5.13	26.33	18.21
122	5.83	-7.69	20.51	34.19
130	4.85	-7.69	16.71	33.97
111	5.83	-10.26	12.75	19.94
144	4.85	-5.13	10.12	9.54
135	4.37	0.00	7.15	5.68
139	1.94	-5.13	6.53	6.91
140	2.91	0.00	6.07	5.32
142	3.40	0.00	5.33	5.35
162	2.43	0.00	4.83	4.73
150	2.43	-7.69	4.53	8.48
153	4.37	-5.13	4.34	5.37
143	2.43	0.00	4.04	4.13
148	1.94	-7.69	3.58	6.56
161	1.46	0.00	3.56	3.64
155	3.40	0.00	3.26	3.33
114	1.46	-2.56	2.83	4.45
160	3.40	0.00	2.78	3.35
109	2.43	-2.56	2.72	4.32
159	1.94	0.00	2.21	2.15
149	2.43	-2.56	2.07	3.36
112	1.94	0.00	1.93	2.86
70	2.43	0.00	1.57	1.49

La importancia de los fragmentos se clasificó en 5 categorías de acuerdo al índice integral de conectividad (dIIC) (Cuadro 6). Se identificaron 134 fragmentos en la categoría muy baja, 14 en baja, 5 en media, 3 en alta y 6 a muy alta. El fragmento con mayor importancia presentó un dIIC de 36.3 con un área de 54 390 ha, lo cual representa 12.51%

del área total de los fragmentos de hábitat. Así mismo, 82% de los fragmentos de hábitat mostraron muy baja importancia con un área promedio de 546.5 ha.

Cuadro 6. Intervalo de los valores del índice integral de conectividad (dIIC) de los fragmentos de hábitat de *B. astutus* en la Sierra Norte de Puebla.

	dIIC		
	Mínimo	-	Máximo
Muy baja	0	-	1.56
Baja	1.57	-	4.83
Media	4.84	-	10.12
Alta	10.13	-	20.51
Muy alta	20.52	-	36.39

El valor dIIC disminuyó conforme se incrementó la distancia umbral (300 ha) del hábitat de *B. astutus* (Figura 11A). En cambio, conforme se incrementa el área de los fragmentos, aumenta la conectividad integral, debido a la importancia que estos cobran por su disponibilidad de hábitat para la especie (Figura 11B).

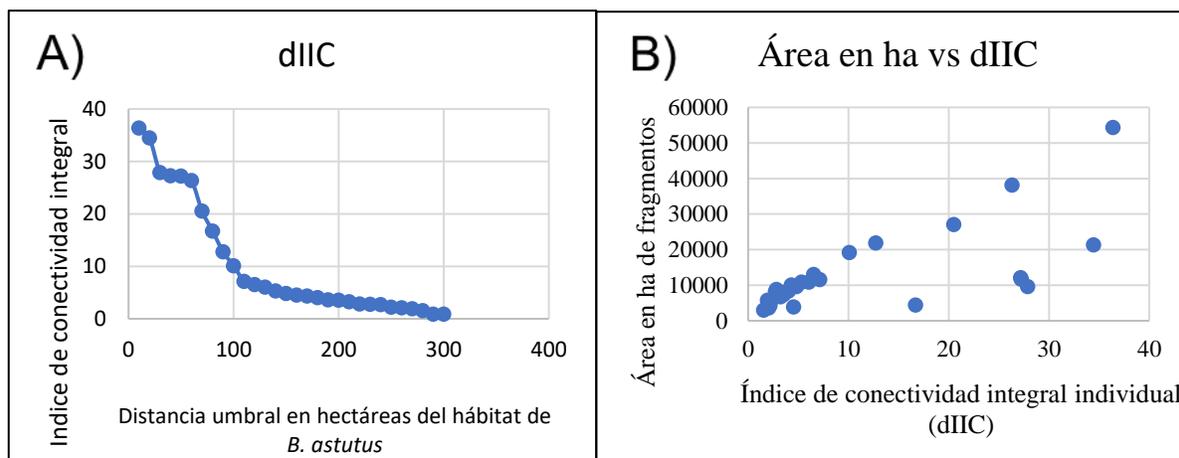


Figura 11. Valores del índice de conectividad integral individual (dIIC) respecto a la distancia umbral del hábitat de *B. astutus* (A) y el área de los fragmentos (B) en la Sierra Norte de Puebla.

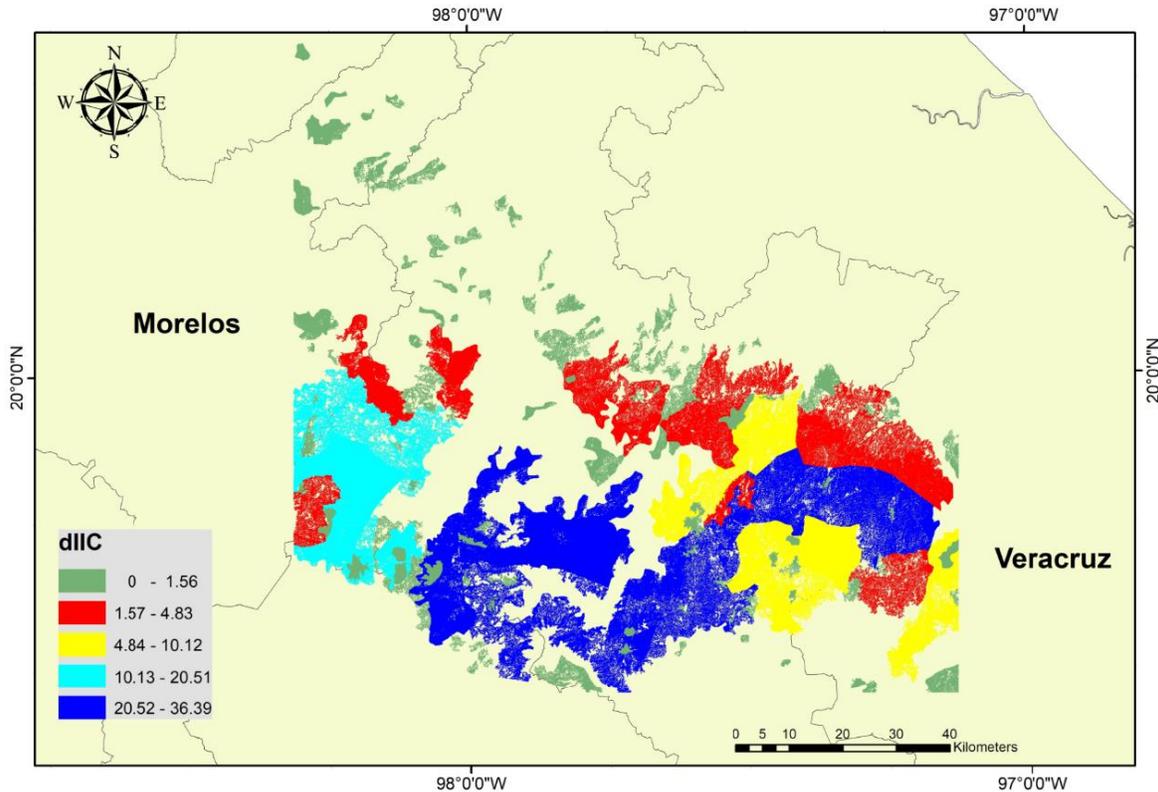


Figura 12. Intervalos de importancia de la conectividad del hábitat de *B. astutus* en la conectividad general de paisaje de la Sierra Norte de Puebla. Muy baja (0 – 1.56), baja (1.57 – 4.83), media (4.84 – 10.12), alta (10.13 – 20.51) y muy alta (20.52 – 36.39).

La figura 12 muestra la importancia de la conectividad del hábitat de *B. astutus* en la zona de estudio. El fragmento de hábitat más importante para la conectividad presenta un valor dIIC de 36.3 con un área de 54 390 ha. Lo que indica que, si este fragmento desapareciera, 11.18% de la conectividad funcional se perdería. En cambio, 1.4 y 17.3% de los fragmentos se encuentran en las categorías de muy baja y baja importancia, respectivamente, con una superficie de 42 428 ha y 125 790 ha, los cuales contribuyen poco a la conectividad de la zona de estudio.

Discusión

El modelo de distribución potencial puede considerarse también como modelo de hábitat potencial, que permite identificar el grado de hábitat adecuado para la especie, expresado en

qué tan favorables son las condiciones para que ésta exista, dicho modelo fue utilizado como base para la selección de fragmentos de hábitat de *B. astutus* (Decout *et al.*, 2012).

El modelo de distribución potencial indicó que, *B. astutus* tiene preferencia por hábitats rocosos, altitudes de 0 a 500 m, climas templados a fríos y vegetación característica de este clima; sin embargo, de acuerdo con Poglayen-Neuwall y Toweill (1988), *B. astutus* también pueden habitar chaparrales, desiertos y bosques tropicales secos. Además, los patrones de distribución de *B. astutus* en la zona de estudio, indican que esta especie se localiza a lo largo de la Sierra Madre Oriental y Eje Volcánico Transversal (Nava-Vargas, 2005). Sin embargo, se ha señalado que la baja aptitud de alguna variable ambiental crítica en uno o varios de los ambientes o comunidades que integran dicho hábitat, podría provocar una exclusión total de la misma (Quintana, 1996), en consecuencia, la inexistencia de registros para *B. astutus* en áreas con una aptitud significativa para la especie, es indicativo que una variable está siendo depreciada o sobrestimada. Por otra parte, un animal podrá satisfacer sus requisitos de vida en un sólo tipo de ambiente o en una combinación de ellos, lo cual implica que la aptitud del hábitat para una especie dependerá, no sólo de la calidad, sino también de la cantidad y posibilidad de uso efectivo del mismo (Gysel y Lyon, 1987).

Selección de fragmentos de hábitat

Se estimó una superficie de la zona de estudio de 434 743 ha, de las cuales 386 823 ha se ubicaron dentro de la Sierra Norte de Puebla, donde se distribuyeron 117 fragmentos que abarcaron 47919.7 ha durante el año de 1993. El tamaño promedio de los fragmentos (3965.7 ha) y su distribución, se considera suficiente para la persistencia de la especie acorde a Timm *et al.* (2008), que proponen un mínimo de 9.2 ha y un máximo de 63 ha como ámbito hogareño para *B. astutus*. En cambio, 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. Sin embargo, al comparar el área total con la señalada por Guerrero (2022), se estima una pérdida del 52.39% del hábitat. La disminución del área de los fragmentos de hábitat para *B. astutus*, podría estar relacionado con el incremento de la superficie de pastizal inducido y cultivos de agricultura de temporal en la región. Distintos estudios señalan que los ecosistemas húmedos de montaña y 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).

Resistencia al 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 consecuencia, 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. En el modelo de valoración de la resistencia, resaltan las de mayor restricción al movimiento de la especie, que corresponden a la subprovincia Chiconquiaco y Carso Huasteco, al norte de zona de estudio (Figura 5), donde la presencia de *B. astutus* fue escasa. En cambio, las concentraciones y áreas de hábitat disponibles identificadas en este estudio para *B. astutus*, corresponden a las características asociadas con la vegetación y usos de suelo del clima templado, distribuidas principalmente al sur de la zona de estudio.

A nivel mundial, *B. astutus* se encuentra en áreas con predominio templado, aunque también pueden habitar chaparrales, desiertos y bosques tropicales secos (Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988; Schmidly, 2004). Sin embargo, Castellanos (2006), realizó un estudio sobre el ámbito hogareño del cacomixtle en la reserva ecológica El Pedregal de San Ángel, en Ciudad Universitaria, México, encontró que los cacomixtles frecuentaban más de lo esperado el hábitat perturbado, los pastos y jardines, debido a que el cacomixtle ha sido más tolerante en cuanto a la urbanización (Pérez-Flores *et al.*, 2022), incluso beneficiado con dicho proceso (Castellanos-Morales *et al.*, 2009). 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 altitud y pendiente no presentaron valores altos de resistencia; sin embargo, en intervalos altitudinales mayores a 3500 m, presentó valores altos de resistencia. Aunque, algunos estudios han registrado presencia de cacomixtles en altitudes que van desde el nivel del mar hasta 2900 m (Kaufmann, 1982; Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988). La densidad de carreteras también fue una variable incluida en la valoración de la resistencia. Se

registraron valores altos de resistencia asociados a densidades altas de carreteras. Se identificaron un total de 9688 km de carreteras asfaltadas en la zona de estudio, que pasan a través del hábitat de *B. astutus*. 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, incrementan la fragmentación del hábitat (Saunders *et al.*, 2002). Grilo *et al.* (2009), describen que la mortandad de fauna por colisiones es una de las principales causas de la baja densidad de mamíferos carnívoros. Además del bloqueo del movimiento de fauna y su mortalidad 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

Los corredores generados a partir de la información de las coberturas de 1993, se distribuyeron y conectaron a fragmentos óptimos localizados en la zona noroeste y suroeste; además, los fragmentos subóptimos funcionaron como conectores o interconexiones (Figura 9). Los corredores potenciales presentaron un promedio de costo de movimiento de 3.02 y un valor de relación de distancia efectiva ponderada de costo entre fragmentos (*cwdToPathRatio*) de 125 km, los corredores de 1993 mostraron que eran más efectivos en comparación con lo obtenido para el año 2020, con valores de 5.3 y 171.8 km, respectivamente (Guerrero, 2022). Los corredores potenciales atravesaron 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* registrados por Guerrero (2022), sugieren malas condiciones generales para el movimiento de *B. astutus* entre fragmentos de hábitat para el año 2020, que, en su mayoría pasan por áreas de baja calidad de hábitat, en comparación con lo registrado en este estudio, cuyas condiciones de movimiento se encontraron en áreas de mejor calidad. En consecuencia, la movilidad y persistencia de *B. astutus* fue mayor en 1993 de la que registró Guerrero (2022) para el año 2020, así mismo, los corredores que conectaban la zona Noroeste y Suroeste desaparecieron en ese mismo año, posiblemente por la modificación antropogénica del

paisaje, relacionado con el incremento de áreas para de cultivos y carreteras, crecimiento poblacional, entre otros (Woodroffe, 2000; Cain *et al.*, 2003).

Se registró una disminución en la longitud promedio de las rutas de mínimo costo (RMC), de 3.03 en 1993 a 5.3 en 2020 para la misma área de estudio (Guerrero, 2022). Además, los corredores de mínimo costo para el cacomixtle (Figura 9) se distribuyen prácticamente en la mayor parte de la zona de estudio, encontrando enlaces entre los hábitats óptimos que se distribuyen en dicha zona, los cuales pueden relacionarse con la alta tolerancia a la resistencia del paisaje que caracteriza a *B. astutus* y con el tamaño de los fragmentos de hábitat. La matriz de pastizales inducidos y cultivos no ofrece una barrera para la movilidad de esta especie, probablemente relacionado con la capacidad de dispersión del cacomixtle (Castellanos, 2006). Sin embargo, debe considerarse que 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), explicando así la presencia de *B. astutus* en áreas antrópicas y la existencia de corredores con un considerable costo de movimiento que colindan o atraviesan dichas áreas. Además, el tamaño de ámbito hogareño reportado para el cacomixtle en áreas no urbanas (21-63 ha) (Timm *et al.*, 2008) puede indicar que la longitud promedio de los corredores puede ser relativamente adecuada para la movilidad del cacomixtle en ambos periodos si se considera el tamaño de los fragmentos de hábitat.

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 los mamíferos carnívoros (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. De manera simultánea ello 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, 162 fragmentos de hábitat óptimo para *B. astutus* con una superficie de 434 743 ha, la mayoría de los cuales deben protegerse, correspondientemente dichas áreas tienen una mayor probabilidad de sustentar hábitats óptimos para otras especies, debido a que la

superficie de estos fragmentos de hábitat es un atributo principal en el mantenimiento de la conectividad del paisaje (Laitha *et al.*, 2011; Schloss *et al.*, 2011). La probabilidad de dispersión del cacomixtle es parcialmente afectada por la cercanía a las zonas urbanas. Aunque, las áreas agrícolas también generan baja y media probabilidad de dispersión.

Importancia de los fragmentos

En la zona de estudio se registró que cada fragmento de hábitat contribuye o interactúa en promedio con 3.35% en los enlaces entre nodos (NL). Según Pascual-Hortal y Saura (2006) un componente corresponde a una región conectada en la que existe un enlace entre cada par de fragmentos, de esta forma, se asumiría que el cacomixtle tendría más regiones conectadas y por tanto un menor número de componentes. Debe considerarse que un fragmento aislado constituye un componente en sí mismo, por lo tanto, no existe ninguna relación funcional entre fragmentos que pertenecen a diferentes componentes (Saura y Pascual-Hortal, 2007). Por ello se debe tener especial cuidado en la interpretación del índice NC ya que una región conectada que se aísla de otra después de un cambio en el paisaje, puede incrementar el número de componentes y se considera que la conectividad no estaría aumentando, ya que no habría una relación funcional entre los distintos componentes.

Minor y Urban (2007); Galpern *et al.* (2011) y Saura y De-la-Fuente (2017), indican que un nuevo componente es generado cuando un fragmento o conjunto de éstos dejan de ser alcanzables por otros fragmentos dentro del umbral de dispersión de la especie de estudio, provocando un aumento en el número de componentes del paisaje, por el contrario, a medida que un paisaje esté más conectado, presentará menos componentes. Por lo tanto, se consideran de mayor importancia a aquellos fragmentos con $dNC \leq 0$, asumiendo que dicho valor indica la reducción al porcentaje de componentes que aporta la presencia del fragmento en el paisaje. Se observó que los fragmentos con mayor aportación presentan valores de $dNC = -12.8$ (fragmentos 120 y 124), lo cual concuerda con la ubicación central de los fragmentos en el paisaje, en donde su ausencia provocaría un aumento significativo en el número de componentes, en consecuencia, un aumento en el aislamiento de los fragmentos de hábitat.

El índice integral de conectividad (IIC) se basa en un modelo de dispersión binario, en el que dos fragmentos están conectados o no, sin ninguna modulación intermedia de la fuerza o viabilidad de la conexión entre cada par de fragmentos, evaluado de 0 a 100, donde a mayor valor se considera que está mejor conectado el fragmento con el resto de los

fragmentos que estén dentro del umbral de dispersión de la especie, en este caso 300 hectáreas para *B. astutus*, mientras que, el índice de probabilidad de conectividad (PC) se basa en un modelo de conexión probabilístico, donde se estima la probabilidad de que dos organismos ubicados al azar dentro del paisaje caigan en áreas de hábitat alcanzables entre sí. Los fragmentos con mayor relevancia para la conectividad entre fragmentos y a nivel de paisaje son el #120 (dIIC de 36.39 y dPC de 54.42) y el fragmento #138 (dIIC de 34.47 y dPC de 55.13), los cuales se ubican en la zona central del paisaje y poseen áreas ≥ 20000 ha (Figura 12).

El valor del índice integral de conectividad (IIC) del hábitat de *B. astutus* fue alto en comparación con los resultados obtenidos en otros estudios. Por ejemplo, Correa-Ayram *et al.* (2014), registraron valores de dICC para el hábitat de *B. astutus* de 0.048 a 0.12 entre 1975 y 1996, respectivamente, posteriormente entre 1996 y 2003 se estabiliza en 0.12 y decreció a un valor de 0.07 para el año 2008. Otros estudios de conectividad funcional en mamíferos terrestres, por ejemplo, el caso de la zorra gris y el tlacuache en los bosques mesófilos de montaña de Veracruz, México, indican que los valores bajos de dIIC muestran una seria amenaza para su persistencia en paisajes fragmentados. Los altos valores del índice dIIC muestran que la conectividad del hábitat de *B. astutus* es alta. Pascual-Hortal y Saura, (2008) consideran que el dIIC es un buen indicador de disponibilidad de hábitat por que integra la red de conectividad (en este caso expresada en distancias de costo) y el área de los parches como atributo.

Se observó que los fragmentos de mayor tamaño mantienen altos valores de dIIC, estos resultados coinciden con lo señalado por Saura y De la fuente (2017), quienes observaron que existe una relación positiva entre el tamaño del fragmento y su importancia para la conectividad, además indican que, si bien los fragmentos con mayor área tendrán mayor importancia en el paisaje, debido a que pueden fugir como fragmento de paso y hábitat al mismo tiempo, existirán fragmentos con áreas menores pero con una importancia similar a los de mayor tamaño, ya que pueden funcionar como único conector en el área entre conjuntos de fragmentos, evitando la formación de nuevos componentes o como reductores de la distancia entre un punto A y un punto B en el paisaje (Saura y Pascual-Hortal, 2007; Pascual-Hortal y Saura, 2008; Saura y Rubio, 2010).

Los resultados demuestran que existe una relación entre el tamaño del fragmento de hábitat y la importancia para la conectividad general. Los fragmentos más grandes necesariamente son los más convenientes para mantener la conectividad, asumiendo que el tamaño del fragmento ofrece mayor o menor aptitud de hábitat. De acuerdo con Pascual-Hortal y Saura (2008) el porcentaje de pérdida de conectividad calculado en este estudio muestra la contribución en términos de área de cada fragmento de hábitat a la conectividad general del paisaje. Otros estudios como el de Ferrari *et al.* (2007) y Saura y Rubio (2010) reportan la tendencia de los índices ICC y PC para asignar valores altos de conectividad individual a los fragmentos de tamaño más grande con diferentes distancias de dispersión. Sin embargo, no siempre el grado de conectividad es dependiente del área, por ejemplo, García-Feced *et al.* (2011), realizaron un estudio donde se analizó la conectividad para priorizar fragmentos agrícolas para reforestación, observaron que el tamaño del fragmento no es dependiente de la conectividad.

Conclusión

La disminución del número de corredores disponibles del paisaje fragmentado causa un aumento significativo de la resistencia al desplazamiento de *B. astutus* y disminuye la capacidad de dispersión y persistencia de los organismos que habitan en el área, por lo tanto, la identificación de fragmentos con índices de conectividad significativos, permitirá seleccionar áreas con mayor prioridad de conservación considerando como principal criterio a aquellos que funcionan como corredores potenciales y hábitat idóneo para *B. astutus*.

Los componentes identificados con capacidad de amortiguamiento a disruptores antropogénicos y naturales que poseen corredores y fragmentos con áreas de hábitat interior significativas, deben ser prioridad en las estrategias de conservación por su capacidad de fungir como reservas núcleo y en consecuencia mantener tanto la conectividad funcional de las especies focales, como de todos los demás procesos ecológicos. Un número significativo de fragmentos de hábitat ubicados en la parte sur de la zona de estudio fueron categorizados como importantes y muy importantes, preservar estos fragmentos permitiría conservar la conectividad funcional de la región en gran medida.

La creación de corredores en áreas perturbadas que conecten fragmentos naturales es una necesidad debido al crecimiento urbano en la zona de estudio, estos corredores pueden

ser estratégicos para la conservación de las especies residentes al disminuir la resistencia del paisaje, del mismo modo, se debe considerar a los fragmentos con un tamaño menor a la necesidad de hábitat de *B. astutus* como relevantes por su capacidad de conectores o puntos de flujo e inclusive de hábitats, dado que éstos usualmente son descartados por no cumplir con el área mínima registrada que requiere la especie focal.

Seleccionar únicamente como importantes a aquellos fragmentos con grandes áreas puede conllevar a la exclusión de fragmentos de importancia en la conectividad. En cualquier plan de conservación debe existir un equilibrio entre la importancia relativa asignada a la conectividad entre fragmentos, por un lado, y las características intrínsecas de los fragmentos de hábitat, por el otro, para la selección final de cualquier área a conservar.

Literatura citada

- Adriaensen, F., Chardon, J. P., de Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H., y Matthysen, E. (2003). The application of “least-cost” modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 64(4), 233–247.
- Ahern, J. F. (2002). *Greenways as strategic landscape planning: theory and application*.
- Alonso-F., A. M., Finegan, B., Brenes, C., Günter, S., y Palomeque, X. (2017). Evaluación de la conectividad estructural y funcional en el corredor de conservación Podocarpus-Yacuambi, Ecuador. *Caldasia*, 39(1), 143.
- 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.
- 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.
- Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C. E., y Galán-Acedo, C. (2017). La ecología del paisaje en México: logros, desafíos y oportunidades en las ciencias biológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 42–51.
- Bartesaghi-Villardino, M. L. (2015). *Fragmentación y conectividad del paisaje costero para vertebrados e invertebrados prioritarios para la conservación* [Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas]. Universidad De La Republica Uruguay.
- 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., y Noss, R. F. (1998). Do Habitat Corridors Provide Connectivity? *Conservation Biology*, 12(6), 1241–1252.
- Bennett, A. F. (1999). Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation (No. 1). *Iucn*.
- 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.
- Brodie, J. F., Giordano, A. J., Dickson, B., Hebblewhite, M., Bernard, H., Mohd-Azlan, J., Anderson, J., y Ambu, L. (2015). Evaluating multispecies landscape connectivity in a threatened tropical mammal community. *Conservation Biology*, 29(1), 122-132.

- Broquet, T., Ray, N., Petit, E., Fryxell, J. M., y Burel, F. (2006). Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). *Landscape Ecology* 21:6, 21(6), 877–889.
- Brown, J. H., Gilgooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., y West, G. B. (2004). toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789. <https://doi.org/10.1890/03-9000>
- Bunn, A. G., Urban, D. L., y Keitt, T. H. (2000). Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management*, 59(4), 265–278.
- Burel, F., y Baudry, Jacques. (1999). *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. 359.
- Cain, M. L., Nathan, R., y Levin, S. A. (2003). Long-Distance Dispersal. *Ecology*, 84(8), 1943–1944.
- Can-Chulim, A., Ortega-Escobar, H. M., Sánchez-Bernal, E. I., y Cruz-Crespo, E. (2014). Irrigation Water Quality in the Sierra Norte in Puebla. *México. Water Technology and Sciences (in Spanish)*, 5(5), 77–96.
- Capra, L., Lugo-Hubp, J., y Zamorano-Orózcó, J. J. (2006). La importancia de la geología en el estudio de los procesos de remoción en masa: el caso de Totomoxtla, Sierra Norte de Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 58(2), 205–214.
- Cardillo, M., Purvis, A., Sechrest, W., Gittleman, J. L., Bielby, J., y Mace, G. M. (2004). Human Population Density and Extinction Risk in the World's Carnivores. *PLOS Biology*, 2(7), e197.
- 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., García-Peña, N., y List, R. (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.
- Ceballos, G. (2014). *Mammals of Mexico. The most comprehensive reference on Mexico's diverse mammalian fauna.* Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- Ceballos, G., Arroyo-Cabrales, R., Medellín, L., Medrano, G., y Oliva, G. (2005). Diversidad y conservación de los mamíferos de México. En G. Ceballos y G. Oliva (Eds.), *Los mamíferos silvestres de México* (pp. 21–66). Comisión

Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica.

- 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 J. Sarukhán (Ed.), *Capital Natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio: Vol. II* (pp. 37–73). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Chardon, J. P., Adriaensen, F., y Matthysen, E. (2003). Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology* 2003 18:6, 18(6), 561–573.
- Chassot, O., Finegan, B., y Monge-Arias, G. (2011). Red de conectividad ecológica en el Caribe Norte de Costa Rica. *Revista Latinoamericana de Conservación*, 2(1), 60-70.
- Cisneros-Moreno, C., y Martínez-Coronel, M. (2019). Alimentación del cacomixtle (*Bassariscus astutus*) en un ambiente urbano y uno agrícola en los valles centrales de Oaxaca. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Época)*, 9(1), 31–43.
- CONABIO. (2011). La biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado. México. *México, CONABIO, BUAP*, 10–166.
- Correa, C. A., Mendoza, M. E., Etter, A., y Salicrup, D. R. P. (2016). Habitat connectivity in biodiversity conservation. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 40(1), 7–37.
- Correa-Ayram, C. A. (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, Camilo. A., Mendoza, Manuel. E., Pérez-Salicrup, Diego. R., 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(5), 424–435.
- Craven, D., Filotas, E., Angers, V. A., y Messier, C. (2016). Evaluating resilience of tree communities in fragmented landscapes: linking functional response diversity with landscape connectivity. *Diversity and Distributions*.
- Cristina-Morlans, M. (2014). *Estructura del paisaje (matriz, parches, bordes, corredores) sus funciones fragmentación del hábitat y su efecto borde*. Editorial Científica Universitaria - Universidad Nacional de Catamarca.

- 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* 2011 27:2, 27(2), 267–279.
- Dinerstein, E., Powell, G., Olson, D., Wikramanayake, E., Abell, R., Loucks, C., Underwood, E., Allnutt, T., Wettengel, W., Ricketts, T., Strand, H., O'Connor, S., y Burgess, N. (2000). *A workbook for conducting biological assessments and developing biodiversity visions for ecoregion-based conservation*. WWF.
- Driezen, K., Adriaensen, F., Rondinini, C., Doncaster, C. P., y Matthysen, E. (2007). Evaluating least-cost model predictions with empirical dispersal data: A case-study using radiotracking data of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Ecological Modelling*, 209(2–4), 314–322.
- 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.
- Ferrari, J. R., Lookingbill, T. R., y Neel, M. C. (2007). Two measures of landscape-graph connectivity: assessment across gradients in area and configuration. *Landsc. Ecol.* 22, 1315–1323.
- Ferreras, P. (2001). Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a metapopulation of the endangered Iberian lynx. *Biological Conservation*, 100(1), 125–136.
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M., y DeClerck, F. (2009). Loss of functional

- diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12(1), 22–33.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., y Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570–574.
- Forman, R., y Godron, M. (1986). Landscape ecology. *Landscape Ecology*. John Wiley and Sons Ltd., New York.
- Forman, R. T. (1996). Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions. *Journal of Environmental Quality*, 26, 918.
- Frate, L., Acosta, A. T. R., Cabido, M., Hoyos, L., y Carranza, M. L. (2015). Temporal Changes in Forest Contexts at Multiple Extents: Three Decades of Fragmentation in the Gran Chaco (1979-2010), Central Argentina. *PLOS ONE*, 10(12), e0142855.
- Galpern, P., Manseau, M., y Fall, A. (2011). Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation*, 144(1), 44–55.
- Galván, A., Vélez, H., Gómez, E., Becerril, A., y Luna, A. (1999). *Evaluación de impacto ambiental, informe final de actividades Sierra Norte de Puebla*. Secretaría de Agricultura y Ganadería, Banco Mundial, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa.
- García-Feced, C., Saura, S., y Elena-Rosselló, E. (2011). Improving landscape connectivity in forest districts: a two-stage process for prioritizing agricultural patches for conservation. *Forest Ecology and Management* 261: 154-161.
- GBIF. (2022). *Registros de Bassariscus astutus (Lichtenstein, 1830)*.
- Gibeau, M. L., y Heuer, K. (1996). *Effects of transportation corridors on large carnivores in the bow river valley, Alberta*.
- González-Saucedo, Z. Y., González-Bernal, A., y Martínez-Meyer, E. (2021). Identifying priority areas for landscape connectivity for three large carnivores in northwestern Mexico and southwestern United States. *Landscape Ecology* 2021 36:3, 36(3), 877–896.
- Grigione, M., y Mrykalo, S. R. (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.
- Guerrero, H. (2022). *Análisis de la conectividad funcional de los paisajes de la Sierra Norte de Puebla, México* [Tesis para obtener el título de licenciado en Biología, TESIUNAM]. UNAM.
- 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.
- 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.
- Gutiérrez, D. (2015). Morfología Craneal y Postcraneal de la Familia Procyonidae de México. [Tesis para obtener el título de Bióloga, UNAM-Fes Zaragoza]. *Repositorio Institucional de la UNAM*.
- Gysel, L., y Lyon, L. J. (1987). Análisis y evaluación de hábitat. En: H. S. Mosby, R. H. Giles-jr, y S. D. Schemnitz (Eds.), *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre* (pp. 321–344). The Wildlife Society, Inc.
- Hall, K. R., Anantharaman, R., Landau, V. A., Clark, M., Dickson, B. G., Jones, A., Platt, J., Edelman, A., y Shah, V. B. (2021). Circuitscape in Julia: Empowering Dynamic Approaches to Connectivity Assessment. *Land*, 10(3), 301.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., y Jarvis, A. (2005). Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978.
- Hulshoff, R. M. (1995). Landscape indices describing a Dutch landscape. *Landscape Ecology* 1995 10:2, 10(2), 101–111.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI]. (1993). Mapas. *Cartas de uso de suelo y vegetación*. Recuperado el 02 de enero del 2022 de: <https://www.inegi.org.mx/app/mapas/?tg=3587>.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI]. (2016). *Conjunto de Datos Vectoriales de Uso de Suelo y Vegetación, Serie VI, 1: 250 000*. México: Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI]. (2021). *Aspectos Geográficos Puebla 2021*. 2–45.

- Jiang, G., Hu, S., Shi, Y., Zhang, C., Wang, Z., y Hu, D. (2019). Terrestrial heat flow of continental China: Updated dataset and tectonic implications. *Tectonophysics*, 753, 36–48.
- Kattan, G. (2008). *Especies focales. Proyecto Río Bita View project STRONG High Seas View project*. 155–166.
- Kaufmann, J. H. (1982). Raccoon and allies. En: J. A. Chapman & G. Feldhamer (Eds.), *Wild mammals of North America: biology, management, and economics* (pp. 567–585). John Hopkins University Press.
- Laitha, A., Kotiaho, S., y Mönkkönen, M. (2011). Graph-theoretic connectivity measures: what do they tell us about connectivity? *Landscape Ecology*, 26, 951–967.
- Lambeck, R. J. (1997). Focal Species: A Multi-Species Umbrella for Nature Conservation. *Conservation Biology*, 11(4), 849–856.
- Laporta, G. Z., Ramos, D. G., Ribeiro, M. C., y Sallum, M. A. M. (2011). Habitat suitability of Anopheles vector species and association with human malaria in the Atlantic Forest in south-eastern Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 106(SUPPL. 1), 239–245.
- LaRue, M. A., y Nielsen, C. K. (2008). Modelling potential dispersal corridors for cougars in midwestern North America using least-cost path methods. *Ecological modelling*, 212(3), 372–381.
- Leija, E. G., y Mendoza, M. E. (2021). Estudios de conectividad del paisaje en América Latina: retos de investigación. *Madera y Bosques*, 27(1).
- Liu, S., Dong, Y., Deng, L., Liu, Q., Zhao, H., y Dong, S. (2014). Forest fragmentation and landscape connectivity change associated with road network extension and city expansion: A case study in the Lancang River Valley. *Ecological Indicators*, 36, 160–168.
- López, W., y Duque, Á. (2010). Patrones de diversidad alfa en tres fragmentos de bosques montanos en la región norte de los Andes, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 58(1), 483–498.
- 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.
- Lyra-Jorge, M. C., Ribeiro, M. C., Ciocheti, G., Tambosi, L. R., y Pivello, V. R. (2009). Influence of multi-scale landscape structure on the occurrence of carnivorous mammals in a human-modified savanna, Brazil. *European Journal of Wildlife Research* 2009 56:3, 56(3), 359–368.

- Martínez, M. Á., Evangelista, V., Basurto, F., Mendoza, M., y Cruz-Rivas, A. (2007). Flora útil de los cafetales en la Sierra Norte de Puebla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78(1), 15–40.
- McGarigal, K., y Marks, B. J. (1995). FRAGSTATS Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. *Corvallis: Oregon State University*.
- 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., y Kavanagh DM. (2011). Linkage Mapper Connectivity Analysis Software. *The Nature Conservancy*.
- Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. (2010). *Indicadores de fragmentación de hábitats causada por infraestructuras lineales de transporte. Documentos para la reducción de la fragmentación de hábitats causada por infraestructuras de transporte, número 4*. O.A. (Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ed.). Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.
- 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).
- Minor, E. S., y Urban, D. L. (2007). Graph Theory as a Proxy for Spatially Explicit Population Models in Conservation Planning. *Ecological Applications*, 17(6), 1771–1782.
- 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.
- Mitchell, M. G. E., Bennett, E. M., y Gonzalez, A. (2013). Linking Landscape Connectivity and Ecosystem Service Provision: Current Knowledge and Research Gaps. *Ecosystems 2013 16:5*, 16(5), 894–908.
- Moreno-Jiménez, A. (2006). Sistemas y análisis de la información geográfica: manual de autoaprendizaje con ArcGis (No. 910.011 S623s). *México, MX: Alfaomega*.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(2), 58–62.
- Murillo-Licea, D., López-Ramírez, E., Chávez-Hernández, P., Marañón-Pimentel, B., y Brie-Gowland, N. (2010). Gobernanza del agua en comunidades indígenas de la región nororiental de Puebla. *Exploraciones, intercambios y relaciones entre el diseño y la tecnología*, 57–79.

- Nava-Vargas, V. (2005). *Bassariscus sumichrasti* (Saussure, 1860). Pp. 408-410. Fondo de Cultura Económica. conabio. México, D. F. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.).
- 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).
- Noss, R., Quigley, H., Hornocker, M., Merrill, T., y Paquet, P. (1996). Conservation biology and conservation of carnivores in the Rocky Mountains. *Conservation Biology*, 10(4), 949–963.
- Oliveira, T. G. de. (1994). *Neotropical cats: ecology and conservation*. 220.
- O'Neil, R., Jones, K., Ritters, k, Wickham, j, y Goodman, I. (1994). Landscape monitoring and assessment research plan. *U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D.C., EPA/620/R-94/009 (NTIS PB94189446)*.
- 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 Saura, S. (2007). 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(1), 23–31.
- Pelletier, D., Clark, M., Anderson, M. G., Rayfield, B., y Wulder, M. A. (2014). Applying Circuit Theory for Corridor Expansion and Management at Regional Scales: Tiling, Pinch Points, and Omnidirectional Connectivity. *PLoS ONE*, 9(1), 84135.
- Pérez-Flores, G. A., Sánchez-Sánchez, M., Sánchez-Alarcón, J., García-de Jesús, S., y Flores-Morales, M. (2022). Dispersión endozoocórica de plantas en un bosque de encino de Tlaxcala por el cacomixtle (*Bassariscus astutus*). *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 8(3).
- Peterson, A. T., Papeş, M., y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213(1), 63–72.
- Phillips, S., Aneja, V., Kang, D., y Arya, S. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259.
- Phillips, S. J., y Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161–175.
- 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>*.
- Quintana, R. D. (1996). *Análisis y evaluación de la aptitud de hábitat del Carpincho (Hydrochaeris hydrochaeris) en relación con la heterogeneidad del paisaje y las interacciones con ganado doméstico* [Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires]. Repositorio digital de la Universidad de Buenos Aires, Facultad de ciencias exactas y naturales UBA.
- Ramírez-Bravo, O. E., y Hernandez-Santin, L. (2016). Carnivores (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. H. (2005). Carnivores from the mexican state of Puebla: Distribution, taxonomy, and conservation. *Mastozoología Neotropical*, 12(1), 37–52.
- Ramirez-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.
- Rayfield, B., Fortin, M. J., y Fall, A. (2010). The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values. *Landscape Ecology* 2009 25:4, 25(4), 519–532.
- Rey-Benayas, J. M., Cayuela, L., González-Espinosa, M., Echeverría, C., Manson, R. H., Williams-Linera, G., Castillo, R. F. del, 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: *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: the forests of montane Mexico and temperate South America* (pp. 43–68). CABI.
- Rudnick, D., Ryan, S., Beier, P., Cushman, S., Dieffenbach, F., Epps, C., Gerber, L., Hartter, J., Jenness, J., Kintsch, J., Merenlender, A., Perkl, R., Perziosi, D., y Trombulack, S. (2012). The Role of Landscape Connectivity in Planning and Implementing Conservation and Restoration Priorities. *Issues in Ecology*. https://scholars.unh.edu/geog_facpub/19
- Salazar, E., Mendoza, J., Ochoa-Gaona, S., Ku-Quej, V., y 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.

- San-Vicente, M. G., y Valencia, P. J. L. (2008). Evidencias sobre la eficacia de los corredores ecológicos: ¿Solucionan la problemática de fragmentación de hábitats? *Observatorio Medioambiental*, 11, 171-183.
- Sastre, P., Vicente De Lucio, J., y Martínez, C. (2002). Modelos de conectividad del paisaje a distintas escalas. Ejemplos de aplicación en la Comunidad de Madrid. *Ecosistemas*, 11(2).
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., y Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, 5, 18-32.
- 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.
- Saura, S. (2008). Evaluating Forest Landscape Connectivity through Conefor Sensinode 2.2. En: R. Laforzezza, J. Chen, G. Sanesi, y T. R. Crow (Eds.), *Patterns and Processes in Forest Landscapes* (pp. 403–421). Springer.
- Saura, S. (2013). Métodos y herramientas para el análisis de la conectividad del paisaje y su integración en los planes de conservación. En M. De-la-Cruz-Rot y F. Maestre (Eds.), *Avances en el Análisis Espacial de Datos Ecológicos: Aspectos Metodológicos y Aplicados* (pp. 1–37). ECESPA.
- Saura, S., y De la Fuente, B. (2017). Connectivity as the Amount of Reachable Habitat: Conservation Priorities and the Roles of Habitat Patches in Landscape Networks. En: S. E. Gergel y M. G. Turner (Eds.), *Learning Landscape Ecology A Practical Guide To Concepts and Techniques* (Second edition, pp. 229–252). Springer.
- 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 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(3), 523–537.
- 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(1), 135–139.
- Schloss, C. A., Lawler, J. J., Larson, E. R., Papendick, H. L., Case, M. J., Evans, D. M., DeLap, J. H., Langdon, J. G. R., Hall, S. A., y McRae, B. H. (2011). Systematic conservation planning in the face of climate change: Bet-hedging on the Columbia plateau. *PLoS ONE*, 6(12).

- 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*.
- SEMARNAT. (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 30 de diciembre de 2010.
- Shah, V. B., y Mcrae, B. (2008). *Circuitscape: A Tool for Landscape Ecology*.
- Silverio-Polo, L., y Ramírez-Bravo, O. 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.
- SNIB. (2020). *Acervo. Biodiversidad. Distribución potencial y registros de presencia. Mamíferos. Bassariscus astutus (Cacomixtle) delimitada, con base al atlas mastozoológico de México*.
- Stephens, D. W. (2008). Decision ecology: Foraging and the ecology of animal decision making. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience* 2008 8:4, 8(4), 475–484.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., y Merriam, G. (1993). Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos*, 68(3), 571.
- Taylor, P., Fahrig, L., y With, K. A. (2006). *Landscape connectivity: A return to the basics* (K. R. Crooks y M. Sanjayan, Eds.). Cambridge University Press.
- Tewksbury, J. J., Levey, D. J., Haddad, N. M., Sargent, S., Orrock, J. L., Weldon, A., y Townsend, P. (2002). Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12923-12926.
- Thornton, D. H., Branch, L. C., y Sunquist, M. E. (2011). The relative influence of habitat loss and fragmentation: Do tropical mammals meet the temperate paradigm? *Ecological Applications*, 21(6), 2324–2333.
- Timm, R., Reid, F., y Helgen, K. (2008). *Bassariscus astutus*. En: IUCN Red List of Threatened Species. *IUCN*.
- Tischendorf, L., Bender, D. J., y Fahrig, L. (2003). Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. *Landscape Ecology* 2003 18:1, 18(1), 41–50.
- University of Maryland, N. G.-G. (2020). *Global Land Cover Facility data*.

- Urban, D., y Keitt, T. (2001). Landscape Connectivity: A Graph-Theoretic Perspective. *Ecology*, 82(5), 1205.
- 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.
- USFWS. (1980). Habitat evaluation procedures. Ecological Service Manual. *Ecological Service Manual, Part 102 ESM.*, 2–80.
- Velázquez, A., Palacio, J. L., Mas, J. F., Díaz-Gallegos, J. R., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, P. C., Castro, R., Fernández, T., Bocco, G., y Ezcurra, E. (2002). Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica*, 62, 21–37.
- Vila-Subirós, J., Varga-Linde, D., Llausàs-Pascual, A., y Ribas-Palom, A. (2006). Conceptos y métodos fundamentales en ecología del paisaje (landscape ecology). Una interpretación desde la geografía. *Unitat de Geografia i Institut de Medi Ambient*, 48, 151–166.
- Vogt, P., Riitters, K. H., Iwanowski, M., Estreguil, C., Kozak, J., y Soille, P. (2007). Mapping landscape corridors. *Ecological Indicators*, 7(2), 481–488.
- 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.
- Weaver, J. L., Paquet, P. C., y Ruggiero, L. F. (1996). Resilience and Conservation of Large Carnivores in the Rocky Mountains. *Conservation Biology*, 10(4), 964–976.
- 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.
- Woodroffe, R. (2000). Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation*, 3(2), 165–173.
- Young, A., y Clarke, G. (2000). *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations* (A. G. Young Y G. M. Clarke, Eds.). Cambridge University Press.
- Zonneveld, I. S. (1989). The land unit — A fundamental concept in landscape ecology, and its applications. *Landscape Ecology* 3:2, 3(2), 67–86.