



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Lobo mexicano: Distribución histórica, hábitat
remanente y capacidad de carga ecológica

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. Alejandro González Bernal

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
UNAM - INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DR. RURIK HERMANN LIST SÁNCHEZ
UAM - LERMA

COMITÉ TUTOR: DR. MIGUEL ÁNGEL MARTÍNEZ MORALES
ECOSUR - CAMPECHE

Ciudad Universitaria, Ciudad de México. Octubre 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Lobo mexicano: Distribución histórica, hábitat
remanente y capacidad de carga ecológica

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. Alejandro González Bernal

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
UNAM- INSTITUTO DE BIOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: DR. RURIK HERMANN LIST SÁNCHEZ
UAM- LERMA

COMITÉ TUTOR: DR. MIGUEL ÁNGEL MARTÍNEZ MORALES
ECOSUR - CAMPECHE

Ciudad Universitaria, Ciudad de México. Octubre 2023

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
OFICIO: CGEP/CPCB/IB/592/2023
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **8 de mayo de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **GONZÁLEZ BERNAL ALEJANDRO** con número de cuenta **516021357** con la tesis titulada "**Lobo mexicano: distribución histórica, hábitat remanente y capacidad de carga ecológica**", realizada bajo la dirección del **DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidenta: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA
Vocal: DR. JORGE IGNACIO SERVÍN MARTÍNEZ
Vocal: DR. DAVID VALENZUELA GALVÁN
Vocal: DR. JUAN LUIS PEÑA MONDRAGÓN
Secretario: DR. RURIK HERMANN LIST SÁNCHEZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 03 de agosto de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/RGA/EARR/rga

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Quisiera agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas y a la Universidad Nacional Autónoma de México, por todo el apoyo directo e indirecto durante mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca numero 176133 otorgada para llevar a cabo mis estudios de doctorado.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM con el proyecto IN212217 el cual fue fundamental para poder realizar el monitoreo en campo.

A mi comité tutor, el Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr. Rurik List Dr. Miguel Ángel Martínez Morales por todo el apoyo y valiosos comentarios que moldearon enormemente mi tesis.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Dr. Enrique Martínez Meyer, por recibirme en su laboratorio, darme su confianza, por su apoyo moral y académico. Por siempre tener la disposición, la amabilidad y la paciencia para platicar, planear y replantear muchos de los aspectos de mi formación académica y personal. Al Dr. Rurik List por su apoyo, sus comentarios duros y técnicos que siempre me forzaron a replantear mis observaciones y a mejorar considerablemente mi escrito. Al Dr. Miguel Ángel Martínez Morales, (QEPD), que siempre contribuyó enormemente con observaciones puntuales que fueron de mucha utilidad para tener un planteamiento mucho más sólido, un abrazo hasta donde estés Miguel.

A mi jurado de candidatura, Dr. Jorge Servín, Dr. Salvador Mandujano, Dr. Eduardo Naranjo y Dr. José Cuauhtémoc Chávez, cuyos comentarios enriquecieron extraordinariamente mi tesis.

A los miembros de mi jurado de defensa: Dra. Tania Escalante, Dr. Jorge Servín, Dr. David Valenzuela, Dr. Juan Luis Peña y Dr. Rurik List, por sus sugerencias y correcciones que me ayudaron mucho a darle forma final a este documento.

Al grant número 23219-1 de la fundación Rufford que contribuyó enormemente a cumplir mis objetivos planteados.

Al Arizona Game and Fish Department por su apoyo logístico, en especial a Francisco "Paco" Abarca, Jim Heffelfinger and Julia B. Smith.

Al Fish and Wildlife Service por facilitarme la estancia y uso de sus instalaciones en Alpine, AZ., durante el periodo de monitoreo en campo, en especial a John Oakleaf, Allison Greenleaf, Janess Vartanian and Cyrenea Piper.

Al Dr. David Bergman del U.S. Department of Agriculture (Aphis) por el préstamo de las cámaras trampa que me permitió incrementar significativamente mis áreas

de estudio.

A todas las personas que directa e indirectamente me ayudaron a realizar el monitoreo en campo: Zaira, Yaya, Daniel, Jorge y Tavo del rancho El Diablo, a Lolo y Héctor, el Loco, vaqueros del Rancho Pilares; a las señoras Amelia, Pilar, y Jesús Meléndez (Ejido El Palomo); a German, del Rancho Campo Nuevo; a Mario y familia, del Rancho Apache y Agua Salada; Sterling Simpson del USDA que amablemente ayudó con la recolecta de las cámaras en algunos sitios durante la pandemia.

Al señor Guillermo Garay y Yedi Gaxiola del Rancho Pilares, por permitirnos entrar a su propiedad, su ayuda, apoyo y las largas e interesantes conversaciones que sin duda hicieron nuestra estancia muy placentera.

A Jorge y Dina Whetten y familia, del rancho El Diablo, con la cual pudimos establecer una estrecha relación de amistad.

A Alan Trejo del Rancho Campo Nuevo por permitirnos realizar el monitoreo de trampas cámara dentro de su propiedad.

A la Familia Escudero, Manuel y Silvia por darnos la oportunidad de colocar cámaras trampa en el rancho Apache y Agua Salada.

Al comisariado ejidal de El Palomo, Ezequiel Meléndez, por la ayuda logística para nuestra estancia en el ejido y el permiso para realizar el monitoreo en el ejido.

A Marcos González Alejandra Aguirre, Alejandra Ortiz, Abraham Bravo quienes ayudaron en la captura de información y bases de datos de las fotografías de las cámaras trampa.

A todos los integrantes del Laboratorio de Análisis Espaciales y amigos en el Instituto de Biología: Ana Gisel, Angela, Angelita, Yaya, Edith, Anny, Kary, Coco, Nati y Sofi.

A Rocío (Chio) González que con su ayuda y orientación, facilitaron enormemente todos mis procesos administrativos. En verdad, muchas gracias.

A toda mi familia, quiero agradecerles porque los momentos más memorables y felices los he pasado con ustedes, Arturo y Susy, sobrinos Arturo Iván, Fati y Sofi. A Bernardo y Jessi y sobrinos Pipo, Mariana, Mario y Cris, por muchas más aventuras. A mi Papá, Arturo González, por su total apoyo durante todos estos años y en especial a mi Mamá, Irma Bernal, también por su apoyo incondicional y amor. A los González-Saucedo de Aguascalientes que me recibieron como parte de la familia.

A Zaira, mi pareja de vida, gracias por llegar y por quedarte y a Leo, por hacer nuestros días más felices...y un poco caóticos, los amo.

ÍNDICE

RESUMEN.....	2
ABSTRACT.....	5
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	8
ESTRUCTURA DE LA TESIS	13
CAPÍTULO 1	14
<i>Climatic comparison of the gray wolf (Canis lupus) subspecies in North America using niche-based distribution models and its implications for conservation programs.....</i>	<i>14</i>
CAPÍTULO 2.....	25
<i>Rangewide habitat suitability analysis for the Mexican wolf (Canis lupus baileyi) to identify recovery areas in its historical distribution</i>	<i>25</i>
CAPÍTULO 3.....	39
<i>Densidad y abundancia de ungulados silvestres a escala de paisaje en el noroeste de México y suroeste de Estados Unidos</i>	<i>39</i>
CAPÍTULO 4.....	89
<i>Capacidad de carga de los ecosistemas montaños del noroeste de México y suroeste de Estados Unidos para el lobo mexicano con base en sus principales presas</i>	<i>89</i>
DISCUSIÓN GENERAL	109
CONCLUSIONES FINALES.....	117
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	120
MATERIAL SUPLEMENTARIO	136
ANEXOS	156
<i>ANEXO I.....</i>	<i>157</i>
<i>ANEXO II.....</i>	<i>158</i>
<i>ANEXO III.....</i>	<i>160</i>

RESUMEN

El lobo gris (*Canis lupus*), es una especie que tras ser perseguida históricamente se está recuperando lentamente a nivel mundial. En el norte de América, gracias a expansiones naturales ayudadas por la protección legal de la especie y de acciones de conservación, tales como los esfuerzos de reintroducción, las incipientes poblaciones de lobo están logrando reestablecerse en áreas que ocuparon históricamente. Tal es el caso de regiones como las Carolinas del Norte y Sur, Estados Unidos, con el lobo rojo (*Canis rufus*); lobos grises colonizando el norte de California y Oregón, y planes de reintroducción en Colorado; y en el norte de México y sur de Estados Unidos, en los estados de Arizona y Nuevo México, con el proyecto binacional de reintroducción de lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*). El lobo mexicano, la subespecie más pequeña de lobo en Norteamérica, ha sido centro de atención los últimos 40 años para diversas políticas de conservación y manejo. Existen opiniones encontradas respecto al papel que podría jugar México en la conservación de esta subespecie, debido al desconocimiento de las condiciones ambientales existentes en este país. Derivado de la falta de información, ha habido propuestas de expandir las poblaciones de lobo mexicano al norte de Arizona y Nuevo México e incluso en Colorado, áreas fuera de su distribución histórica. Debido a esto, esta tesis pretende cubrir estos vacíos de información que permitan comprender la función clave que tiene México en la conservación y restauración de esta subespecie. Esta investigación está dividida en cuatro capítulos. En el primer capítulo hice una comparación de la distribución histórica de las subespecies de lobo gris en Norteamérica con base en la modelación de su nicho climático. Encontré que los límites históricos propuestos no tienen una correspondencia climática, ya que los modelos resultantes presentan una gran sobreposición. Con un análisis de conglomerados, encontré que las poblaciones de los lobos en Norteamérica pueden separarse en cinco grupos climáticos: norte, oeste, este, costero y sur. El lobo mexicano está representado por el grupo del sur y sus características climáticas indican que su afinidad es con los ecosistemas montañosos del norte y centro de México y sur de Arizona y Nuevo México, siendo el centro de estos dos estados un límite

geográfico y climático, ya que los ecosistemas más al norte presentan condiciones ambientales menos favorables para el lobo mexicano y más favorables para otras subespecies de lobo. En el segundo capítulo realizamos un análisis de la calidad de hábitat remanente para el lobo mexicano tomando en cuenta variables como la densidad de caminos y humana, tipos de vegetación y la idoneidad climática basada en modelos de nicho ecológico. Encontramos que dentro de la distribución histórica del lobo, existen grandes parches remanentes de buena calidad que pueden ser aptos para restablecer esta especie. Particularmente encontramos tres grandes parches: centro de Arizona-Nuevo México, y dos parches en la Sierra Madre Occidental (SMOcc) que en conjunto tienen una extensión de ~81,000 km². El tercer capítulo consta del análisis de información recopilada en campo durante el periodo 2017-2019 para evaluar las poblaciones de presas silvestres de los carnívoros, en particular para el lobo mexicano. Con un esfuerzo de monitoreo de ~60,000 noches-trampa y aplicando modelos para especies sin marcaje (conteos espaciales y modelos Royle-Nichols), estimé la densidad y abundancia de las tres especies de ungulados. En el parche Arizona-Nuevo México, la densidad de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), venado, bura (*Odocoileus hemionus*) y wapití (*Cervus canadensis*) fue de 0.443 ind/km², 2.42 ind/km² y 0.951 ind/km², respectivamente, y para México la densidad de venado cola blanca en los parches Norte y Sur de la Sierra Madre Occidental fue de 0.525 ind/km² y 0.487 ind/km², respectivamente. Usando los modelos de abundancia de Royle-Nichols, estimé una abundancia aproximada a 132,600 venados cola blanca, 166,700 venados bura y 193,200 wapitíes en el parche de Arizona-Nuevo México, mientras que en México, las abundancias de venado cola blanca se estimaron en 52,700 y 83,100 individuos para los parches Norte y Sur, respectivamente. Finalmente, en el cuarto y último capítulo, hice una estimación del número de lobos que el ecosistema puede sostener (capacidad de carga), con base en la abundancia de sus presas dentro de las áreas de alta calidad de hábitat remanente. Encontré que existe un alto potencial para restaurar esta subespecie en ambos países. En Estados Unidos, la capacidad de carga es alta (21.4-52.7 lobos/1000 km²), debido a la alta densidad de los tres ungulados presentes. En México, debido a que sólo se

encuentra una especie de ungulado, el venado cola blanca, la estimación de capacidad de carga es relativamente menor (5.2-14.3 lobos/1000 km²). Las estimaciones de capacidad de carga ecológica en carnívoros, y en particular para especies candidatas a reintroducción, son importantes porque permiten conocer números poblacionales que minimicen la probabilidad de conflictos humano-carnívoro, además de ser un paso crucial en el proceso de planeación para la conservación, para fijar objetivos alcanzables y establecer los mecanismos para cumplirlos. En conclusión, esta tesis aporta información valiosa respecto a la importancia que tiene México en la recuperación del lobo mexicano. Existen áreas de calidad de hábitat remanente a lo largo de la Sierra Madre Occidental con un potencial alto para sustentar manadas de lobo y cumplir con los diferentes objetivos de recuperación. En estas áreas, un factor clave será el trabajo con los pobladores locales, quienes incursionarán en estos esfuerzos de conservación y manejo, que además tendrá un papel fundamental en el futuro del lobo mexicano. La conservación de lobo mexicano tiene un alto componente social y dependerá del trabajo sinérgico que hagan las autoridades responsables y los grupos académicos y de la sociedad civil involucrados en el programa de recuperación del lobo mexicano, con los pobladores locales para promover la coexistencia humano-lobo e incorporar una visión socioecológica en la toma de decisiones del programa de recuperación de lobo mexicano.

ABSTRACT

The gray wolf (*Canis lupus*), a species historically persecuted by humans, is slowly recovering worldwide. In Northamerica, thanks to natural expansions aided by legal protection of the species and conservation actions such as reintroduction efforts, incipient wolf populations are being re-established in areas where they were historically present. This is the case of the red wolf (*Canis rufus*) in North and South Carolina, gray wolves colonizing California and Oregon, and reintroduction plans in Colorado, as well as and in the states of Arizona and New Mexico, in the southern United States, and in northern Mexico with the binational project for the reintroduction of the Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*). The Mexican wolf, the smallest subspecies of gray wolf in North America, has been the focus of conservation and management policies for the last 10 years. There are contrasting opinions regarding the role that Mexico could play in the conservation of this subspecies, due to the lack of knowledge about the environmental conditions in this country. As a result of the lack of information, there have been proposals to expand Mexican wolf populations to the north of the states of Arizona and New Mexico, and even in Colorado, areas outside their historical distribution. Therefore, this thesis, divided into four chapters, aims to cover these gaps in information to understand the key role that Mexico plays in the conservation and restoration of this subspecies.

In the first chapter, I conducted a comparison of the historical distribution of gray wolf subspecies in North America based on their climatic niche. I found that proposed historical boundaries do not have climatic correspondence, as resulting models present a large overlap. From the cluster analysis, we found that North American wolves can be separated into five climatic groups: North, West, East, Coastal, and South. The Mexican wolf is represented by the South group, and its climatic characteristics indicate that it is rooted in the mountainous ecosystems of central and northern Mexico and into southern Arizona and New Mexico, with the central part of these two states being both a geographic and climatic boundary as the ecosystems further north provide more favorable environmental conditions for other subspecies of wolves.

In the second chapter, we carried out an analysis of the quality of remaining habitat for the Mexican wolf, taking into account variables such as human and road density, types of vegetation, and climatic suitability based on ecological niche models. We found that within the historical distribution of the wolf, there are large remaining patches of good quality that can be considered for the restoration of this species. In particular, we found three large patches: the center of Arizona-New Mexico, and two patches in the Sierra Madre Occidental (SMOcc) that together have an area of approximately 81,000 km².

The third chapter consists of the analysis of information collected in the field during the period 2017-2019 to evaluate the populations of wild prey for carnivores, and particularly for the Mexican wolf. With a monitoring effort of approximately 60,000 trap nights and applying models for unmarked species (spatial counts and Royle-Nichols models) I estimated the density and abundance of the three wild ungulate species. In the Arizona-New Mexico patch, the density of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), mule deer (*Odocoileus hemionus*), and elk (*Cervus canadensis*) was 0.443 ind/km², 2.42 ind/km², and 0.951 ind/km², respectively, and for Mexico, the density of white-tailed deer in the North and South patches of the Sierra Madre Occidental was 0.525 ind/km² and 0.487 ind/km². Using Royle-Nichols abundance models, I estimated 132,600 white-tailed deer, 166,700 mule deer, and 193,200 elk in the Arizona-New Mexico patch, while in Mexico, white-tailed deer abundances were estimated at 52,700 and 83,100 individuals for the North and South patches, respectively.

Finally, in the fourth and last chapter, I estimated the number of wolves that the ecosystem can support (carrying capacity) based on the abundance of their prey within the areas of high-quality remaining habitat. I found that there is a high potential for restoring this subspecies in both countries. In the United States, the carrying capacity is high (21.4-52.7 wolves/1000 km²), due to the high density of the three ungulates present. In Mexico, given the presence of only one species of ungulate, white-tailed deer, the carrying capacity estimate is lower (5.2-14.3 wolves/1000 km²). Estimates of ecological carrying capacity in carnivores and particularly for species candidate to reintroduction are important because they

allow the estimation of optimal population numbers that minimize the probability of human-carnivore conflicts, as well as being a crucial step in the conservation planning process to establish achievable objectives and mechanisms to reach them.

In conclusion, this thesis provides valuable information regarding Mexico's importance in the recovery of this subspecies. It is not recommended to introduce the Mexican wolf to the north of its historical distribution, but it is also unnecessary. There are high-quality habitat areas remaining throughout the Sierra Madre Occidental with a high potential to sustain wolf packs and achieve different recovery objectives. In these areas, key actors will be local communities, who hold the future of the Mexican wolf in their hands. The conservation of the Mexican wolf has a high social component and will depend on researchers and the relevant authorities promoting human-wolf coexistence and incorporating a socio-ecological vision into the decision-making process of the Mexican wolf recovery program.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Históricamente, las poblaciones de carnívoros han disminuido en todo el mundo principalmente por causas antropogénicas, como la pérdida de hábitat, la cacería dirigida y el conflicto con los humanos (Woodroffe 2001; Inskip and Zimmermann 2009; Ripple et al. 2014). El caso de los lobos (*Canis lupus*) no es la excepción. Su distribución, que alguna vez abarcó casi todo el hemisferio norte del planeta (Hall 1981; Nowak 1991), se vio reducida marcadamente después de ser perseguidos y exterminados en prácticamente toda su distribución histórica. En América, la historia de su erradicación está bien documentada (Lopez 1978; Brown 1983; McIntyre 1995). La erradicación del lobo en Norteamérica está intrínsecamente ligada a la llegada y conquista del “salvaje oeste” por parte de los colonos europeos. Esta expansión, que comenzó a principios de 1800 y que duraría todo ese siglo, desató una catástrofe ecológica que llegó a su clímax con la construcción del ferrocarril, entre 1863 y 1869. Este nuevo medio de transporte incrementó la movilidad de personas y multiplicó los asentamientos humanos a lo largo de las rutas y, por lo tanto, la necesidad de bienes y suministros, propiciando una extracción de fauna silvestre sin control y a su vez, una disminución de las poblaciones de presas silvestres, principalmente de ungulados. Estas especies fueron cazadas como alimento y más tarde por su piel, para satisfacer la demanda de pieles exóticas de Europa. A la par, la disminución de presas silvestres fue suplantada por ganado doméstico (Brown 1983).

A medida que disminuía la abundancia de presas silvestres, la creciente población humana demandaba más alimentos, por lo que la cría de ganado se expandió y reemplazó gradualmente a los ungulados silvestres y nativos (Brown 1983). La presencia de poblaciones de carnívoros, en especial de lobos, la falta de presas silvestres y la abundancia de ganado doméstico establecieron las bases para el inicio del conflicto humano-lobo. Para 1917, bajo el argumento de grandes pérdidas de ganado, las asociaciones ganaderas de los Estados Unidos en conjunto con agencias de gobierno, crearon el Departamento de Control de Depredadores (PARC, por sus siglas en inglés). Este departamento, que en un

inicio tenía el propósito de controlar las poblaciones de depredadores y roedores para minimizar las pérdidas económicas, pronto se transformó en un programa de erradicación de depredadores. Fue tan exitoso, que para 1950 los lobos habían sido exterminados de la mayoría de los estados de Estados Unidos, y para 1960, las únicas poblaciones presentes se encontraban al norte de Michigan, cerca de la frontera con Canadá y al sur, en México, desde donde lobos se dispersaban hacia áreas del centro y sur de Arizona y Nuevo México (Lopez 1978; Brown 1983; McIntyre 1995). En 1949 se firmó un tratado entre México y Estados Unidos para establecer esquemas de control de rabia y depredaciones (Baker and Villa 1960) en los estados de Chihuahua y Sonora, y la impartición de talleres sobre el uso de venenos, en especial del monofluoracetato de sodio, conocido como compuesto 1080. La aplicación de estos venenos fue masiva y excesiva (USFWS 1982), a tal grado que en menos de 20 años, el avistamiento o captura de ejemplares de lobos eran ya eventos raros.

El lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*), la subespecie más pequeña de Norteamérica (Goldman 1944a; Hall and Kelson 1959; Nowak 1995), históricamente se distribuía desde el sureste de Arizona, sur de Nuevo México y oeste de Texas, en Estados Unidos de América, hasta Oaxaca en México, habitando diversos hábitats en prácticamente todos los sistemas montañosos del norte y centro de México (Parsons 2009), pero prefiriendo aquellos con alta biomasa de ungulados (Gish 1977; McBride 1980). Aunque no se tiene una fecha exacta de su extinción en vida libre (Leopold 1949; Hoffmeister 1986), en 1976 las autoridades de vida silvestre de Estados Unidos designaron al lobo (*C. lupus*) como una especie en peligro de extinción (Parsons 1996). La estimación poblacional de lobo mexicano en México era de menos de 50 individuos, ubicados en la Sierra Madre Occidental, México (Brown 1983). Con la captura de cinco individuos silvestres en los estados mexicanos de Durango y Chihuahua (más tarde conocido como el linaje McBride) se inició un programa binacional de reproducción en cautiverio, con el objetivo de preservar esta subespecie y reintroducirla en el medio silvestre en el futuro. Algunos años después, con el reconocimiento e incorporación al programa de dos linajes de lobos en cautiverio,

Ghost Ranch y Aragón (Hedrick et al. 1997) el programa binacional se fortaleció aún más. En el 2001, con la publicación de la primer Norma Oficial Mexicana de especies en riesgo en México, el lobo se consideró extinto en vida libre.

Con el éxito del programa de reproducción en cautiverio (Siminski 2016), en 1998 el gobierno federal de los E.U.A. realizó las primeras liberaciones en Arizona, con el objetivo de conservar y asegurar la supervivencia de esta subespecie mediante el restablecimiento de una población viable (USFWS 1982) que actualmente cuenta con más de 240 individuos. En México se iniciaron esfuerzos paralelos impulsado por un grupo interdisciplinario de profesionistas interesados en restaurar el lobo mexicano y generar diferentes iniciativas para determinar los mejores sitios para reintroducción (CONANP 2009). En octubre de 2011, el primer grupo familiar de lobos mexicanos fue liberado en el norte de Sonora (Moctezuma-Orozco et al. 2011). Dos años después, con la liberación de una pareja de lobos en un rancho privado en Chihuahua se produjo la primera camada en vida silvestre en México. Hasta el 2021 se contaba con una población de aproximadamente 40 ejemplares en vida libre, por lo tanto, en 2020 el lobo mexicano pasó a la categoría de “*Extinto en vida libre*” a “*En peligro de Extinción*” en la legislación mexicana. Sin embargo, desde el 2022, los conflictos con los propietarios de ranchos en Chihuahua se han agudizado, afectando a la población de lobos. Los esfuerzos de reintroducción continúan en ambos países, lo que destaca la necesidad de identificar sitios potenciales para la reintroducción y establecimiento de manadas que contribuyan a establecer poblaciones viables. En Estados Unidos, existen propuestas para reintroducir lobo mexicano en áreas al norte de Arizona y Nuevo México e incluso en Colorado, los cuales están fuera de la distribución histórica reconocida para esta subespecie (Heffelfinger et al. 2017b). En este sentido, surgen varias preguntas relevantes: ¿Cuál es la distribución histórica del lobo mexicano? Dentro de esta distribución histórica, ¿cuáles áreas son las de mayor calidad de hábitat, candidatas para reintroducir individuos de lobo mexicano?; y finalmente, ¿cuál es el número potencial de lobos que podrían sustentar estas áreas de alta calidad?

Por un lado, una definición precisa de la distribución histórica puede tener impactos profundos en la conservación de especies en recuperación, particularmente para los programas de reintroducción, ya que restaurar especies dentro de las áreas en donde la especie evolucionó, le proporciona ventajas para su establecimiento exitoso (Seddon and Soorae 1999). El lobo mexicano, debido a cambios en la taxonomía de ésta y otras subespecies de lobo gris en América, también se le han atribuido diferencias en sus áreas de distribución histórica, y aunque todos los estudios coinciden en que esta subespecie es la más diferenciada tanto genética como morfológicamente, algunos autores han establecido los límites de su distribución cerca de la frontera entre Estados Unidos y México, otros lo han propuesto en las porciones centrales de Arizona y Nuevo México (Bogan and Mehlhop 1983; Hoffmeister 1986; Nowak 1995; Parsons 1996), e incluso, usando marcadores moleculares, tan al norte como Nebraska (Leonard et al. 2005). Entre los diversos análisis utilizados para reconocer (o diferenciar) subespecies y sus distribuciones (i.e., medidas craneales, análisis genético, color de pelaje, etc.) un aspecto que no ha sido considerado es el climático. Actualmente, el modelado del nicho ecológico (ENM) es un enfoque que ha demostrado su utilidad para la delimitación taxonómica con base en las características ambientales en donde viven las entidades en cuestión (Graham et al. 2004; Raxworthy et al. 2007).

Por otro lado, en los últimos 20 años se han publicado varios estudios que han identificado áreas de calidad de hábitat remanente para la recuperación del lobo mexicano, ya sea en los E.U.A. o en México (Carroll et al. 2003, 2004; Martínez Gutiérrez 2007; Carnes 2011; Araiza et al. 2012). A pesar de que la distribución de esta subespecie abarca México y Estados Unidos, solo dos estudios (i.e., (Carroll et al. 2004; Hendricks et al. 2016) han realizado el análisis considerando a ambas naciones. Sin embargo, ambos usaron algunos criterios metodológicos de manera arbitraria y sin sustento, que sesgan los resultados a condiciones más favorables en Estados Unidos y una baja calidad de hábitat en México. Por ende,

sus conclusiones y recomendaciones no son robustas ni confiables para informar acciones de recuperación de esta subespecie dentro de su distribución histórica. Es por eso que un análisis de calidad de hábitat remanente que ayude en la toma de decisiones para la reintroducción del lobo mexicano tanto en México como en Estados Unidos, es un elemento clave para la recuperación de la especie en estado silvestre. Además, otro aspecto importante es que en ningún análisis se ha estimado la capacidad de carga (en términos de número de individuos de lobo gris mexicano que podría soportar el ecosistema) en la selección de las áreas potenciales para reintroducir lobo. En este sentido, la capacidad de carga ecológica (considerando hábitat remanente y densidad de presas) de esta especie resulta primordial para identificar no solamente aquellas áreas potenciales para su reintroducción, sino también las densidades óptimas en las que la especie podría perdurar en el ecosistema. Para contar con un marco de información que permita tomar decisiones sustentadas para la recuperación de la especie, los objetivos de la presente tesis son:

- Realizar un análisis comparativo del nicho ecológico de las subespecies de lobo en Norteamérica.
- Realizar un análisis de calidad de hábitat para el lobo gris mexicano en México y Estados Unidos.
- Estimar la densidad y abundancia de las principales presas de ungulados silvestres del lobo gris mexicano.
- Estimar la capacidad de carga ecológica para el lobo gris mexicano en México y Estados Unidos.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

La tesis está dividida en cuatro capítulos que corresponden a los objetivos generales y están escritos en formato de artículo. En el primer capítulo hice una comparación de la distribución histórica de las subespecies de lobo gris en Norteamérica con base en su nicho climático. Este es el artículo requisito de mi tesis con título “*Climatic comparison of the gray wolf (Canis lupus) subspecies in North America using niche-based distribution models and its implications for conservation programs*”, el cual fue aceptado y publicado en julio del 2022 en la revista Journal of Mammalogy (<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyac066>). El segundo capítulo consta de un análisis de la calidad de hábitat remanente para el lobo mexicano, el cual fue aceptado y publicado en enero del 2021 (<https://doi.org/10.1111/ddi.13222>) en la revista Diversity and Distributions con título, “*Rangewide habitat suitability analysis for the Mexican wolf (Canis lupus baileyi) to identify recovery areas in its historical distribution*”. Mi tercer capítulo consta del análisis de información recopilada en campo durante el periodo 2017-2019 para evaluar las densidades poblacionales de las presas de ungulados silvestres de los carnívoros y en particular para el lobo mexicano. En este capítulo, titulado “*Estimación de la densidad de ungulados silvestres a escala de paisaje*”, hago uso de modelos de abundancia y captura-recaptura para especies sin marcaje para la estimación de la densidad de ungulados dentro de la distribución histórica del lobo mexicano. Finalmente, en el cuarto y último capítulo, titulado “*Capacidad de carga ecológica para el lobo mexicano con base en sus presas principales*”, hago una estimación de la capacidad de carga para el lobo mexicano en toda su distribución potencial actual, en el cual integro la información generada en los capítulos previos (i.e., abundancia de sus presas y las áreas de alta calidad de hábitat remanente) para determinar áreas potenciales de reintroducción.

CAPÍTULO 1

Artículo de requisito

Climatic comparison of the gray wolf (*Canis lupus*)
subspecies in North America using niche-based distribution
models and its implications for conservation programs

Revista
Journal of Mammalogy
Aceptado Julio 2022

DOI:
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyac066>



Climatic comparison of the gray wolf (*Canis lupus*) subspecies in North America using niche-based distribution models and its implications for conservation programs

ALEJANDRO GONZÁLEZ-BERNAL,¹ OCTAVIO ROJAS-SOTO,² AND ENRIQUE MARTÍNEZ-MEYER^{1,*}

¹Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City 04510, Mexico
²Laboratorio de Bioclimatología, Instituto de Ecología A.C., km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec, Xalapa, Veracruz 91070, Mexico

*To whom correspondence should be addressed: emm@ib.unam.mx

The gray wolf, *Canis lupus*, once inhabited much of the northern hemisphere worldwide; however, persecution drove its populations almost to extinction. In North America, diverse conservation programs have been implemented in the last decades to recover its populations in the wild, many of them guided by the historical distribution of the gray wolf subspecies. Over time, several authors have proposed different subspecies classifications. Nevertheless, most of them are mutually inconsistent regarding the number and distribution of subspecies, creating controversy when implementing conservation programs. This study used niche-based distribution models and cluster analysis to explore the bioclimatic profiles of *C. lupus* across North America and compare them with different subspecies classifications to identify environmental correlates that support the proposed designations. Our cluster analysis results indicate that the optimal number of climatic groups was five, designated as Northern, Eastern, Western, Coastal, and Southern groups, with transitional overlap boundaries located at their peripheries, indicating climatic gradients between them and supporting the idea of intergrading zones. The geographic ranges of these groups mismatched to a different extent with all subspecies delimitations. In general, the boundaries of putative subspecies did not match the climatic patterns of North America. Our results may contribute to the recovery programs underway for this carnivore by identifying suitable areas for the release of individuals from specific lineages. New approaches to characterizing the intraspecific variation of the gray wolf should include all evidence available, including genetic, morphological, and ecological information.

Key words: *Canis lupus*, conservation, gray wolf, niche-based distribution models, North America, subspecies

El lobo gris, *Canis lupus*, habitó gran parte del hemisferio norte en todo el mundo; sin embargo, su persecución condujo a sus poblaciones casi a la extinción. En Norteamérica, se han implementado diversos programas de conservación en las últimas décadas para recuperar algunas de sus poblaciones silvestres, muchos de éstos apeándose a la distribución histórica de sus subspecies. No obstante, a lo largo del tiempo, diversos autores han propuesto diferentes esquemas subespecíficos para el lobo gris en Norteamérica que, en su mayoría, son inconsistentes entre sí en términos del número del número de subspecies comprendidas y de la distribución geográfica de las mismas, generando así controversias en cuanto a la implementación de programas de conservación. En este estudio utilizamos modelos de distribución de nichos de especies y análisis de conglomerados para explorar los perfiles bioclimáticos de *C. lupus* en Norteamérica y compararlos con los diferentes esquemas de subspecies, con el objetivo de identificar correlaciones ambientales que respalden dichos esquemas. Nuestros resultados del análisis de conglomerados indican que el número óptimo de grupos climáticos es cinco, denominados: Grupos del Norte, Este, Oeste, Costero y Sur. Los grupos mostraron áreas de solapamiento en sus periferias, sugiriendo gradientes climáticos entre ellos, corroborando el concepto de zonas de transición. Las distribuciones de estos grupos no coincidieron con las de las subspecies reconocidas históricamente, lo que sugiere que los límites históricos de las subspecies no siguen los patrones climáticos de Norteamérica. Este trabajo puede contribuir a los programas de recuperación que existen para esta especie mediante la identificación de lugares adecuados para la liberación de individuos de linajes particulares. Los

nuevos enfoques para caracterizar y entender la variación intraespecífica del lobo gris deben incluir toda la evidencia disponible, incluyendo información genética, morfológica y ecológica.

Palabras clave: *Canis lupus*, conservación, lobo gris, modelos de distribución de nichos de especies, Norteamérica, subespecies

Knowing the original and current geographic distribution of an endangered species and its intraspecific units, considering its genetic and ecological variability, is crucial for developing effective conservation strategies and recovery actions (Wilting et al. 2015). The gray wolf (*Canis lupus*) was one of the most widespread species globally—once inhabiting much of the northern hemisphere—but now it has been extirpated from most of its former range owing mainly to human persecution (Mech and Boitani 2003). In North America, the gray wolf occurred from the Canadian Arctic to southern Mexico, but it was extirpated from many regions during the 19th and 20th centuries (McIntyre 1995). Although in Canada it is considered a game species, in the United States it was removed from the “Endangered species” list in 2020 (U.S. Fish and Wildlife Service 2020), but federal protection was recently reinstated in 44 states (Wetzel 2022), whereas in Mexico it was upgraded from “Extinct in the wild” to “Endangered” in 2020 (CONANP 2020).

Some initiatives to recover gray wolf populations in different parts of its historical range are underway (Boitani 2003; Chapron et al. 2014). However, one recurrent problem is to decide the release locations of captive animals belonging to specific genetic lineages or intraspecific units (e.g., subspecies) adapted to particular ecological conditions. The release of individuals in inadequate sites may reduce their probability of survival or cause unwanted ecological or genetic consequences (IUCN 2013). Conversely, to maximize the possibility of success, it is better to release individuals of a given lineage within the geographic distribution and ecological conditions under which such lineage originally lived and evolved.

Different intraspecific units have been proposed for the gray wolf in North America since its earliest descriptions at the beginning of the 20th century, based initially on morphological differences or ecological affinities (Miller 1912; Pocock 1935; Goldman 1937, 1941; Anderson 1943). Goldman (1944) proposed the first depiction of the geographic distribution of 23 subspecies (Supplementary Data SD1—Fig. A1). Later, Hall (1981) generally acknowledged the subspecies previously described (Goldman 1944; Hall and Kelson 1952) but modified the geographic range of several of them and proposed a new classification with 24 units (Supplementary Data SD1—Fig. A2).

Subsequent taxonomic assessments indicated that subspecies descriptions overlapped substantially or were not generally supported by morphological evidence, suggesting a reduction in the number of subspecies. For example, a study in Alaska recognized only two of the three subspecies previously described (*Canis lupus ligoni* and *C. l. pambasileus*; Pedersen 1982). Friis (1985) and, more recently, O’Keefe et al. (2013) found extensive individual variation and trait overlap among

designated wolf subspecies and proposed that a latitudinal gradient better described intraspecific differences. Moreover, in the southwestern United States, Bogan and Mehlhop (1983) found support for only three (*C. l. baileyi*, *C. l. youngi*, and *C. l. nubilus*) of the five subspecies previously proposed. Finally, Nowak (1995) suggested only five subspecies for *C. lupus* in North America based on morphological information: *C. l. baileyi*, ranging from southern Arizona and New Mexico, and possibly west Texas down into Mexico; *C. l. nubilus*, which includes a large portion of central United States; *C. l. occidentalis*, in the northwestern United States and western Canada; *C. l. arctos*, in the tundra; and *C. l. lycaon*, in southeastern Ontario and Quebec (Supplementary Data SD1—Fig. A3).

Currently, this is the classification most widely accepted, but not without controversy regarding taxonomy (Cronin et al. 2015; Weckworth et al. 2015) and the geographic distribution of intraspecific units; for example, the Mexican wolf (Hendricks et al. 2016, 2017; Heffelfinger et al. 2017a; Odell et al. 2018; Martínez-Meyer et al. 2021). The historical range of this subspecies was consistently recognized to include the sky island mountain ranges in southern New Mexico and Arizona and the Sierra Madre Occidental in Mexico (Nelson and Goldman 1929; Young and Goldman 1944; Hall and Kelson 1959; Hoffmeister 1986; Nowak 1995, 2003; Chambers et al. 2012). Later, based on skull measurements and estimated dispersal distances, some authors included an area where *C. l. baileyi* overlapped with *C. l. nubilus* in central Arizona and New Mexico (Bogan and Mehlhop 1983; Parsons 1996). More recently, the detection of mitochondrial DNA haplotypes related to those found in extant Mexican wolves led Leonard et al. (2005) and Hendricks et al. (2016) to propose that the historical range of the Mexican wolf may have extended as far north as Nebraska and northern Utah, and to the west into California.

Taxonomic and geographic delimitations of intraspecific units of the gray wolf have been traditionally based on morphologic (e.g., cranial measurements, pelage color), ecologic (e.g., habitat affinities), and more recently, genetic information (Geffen et al. 2004; Weckworth et al. 2015). Nonetheless, a quantitative evaluation of the environmental characteristics that populations inhabit(ed) remains unexplored. In this regard, niche-based species distribution models (SDM) have proven helpful for taxonomic and geographic delimitation (e.g., Graham et al. 2004; Raxworthy et al. 2007; Martínez-Gordillo et al. 2010; Smith et al. 2019). Here, we propose a bioclimatic grouping of *C. lupus* across North America to compare with the putative subspecies classifications and implement a species distribution modeling approach to these new units based on the climatic and prey characteristics of the gray wolf to explore the underlying environmental factors that may have molded its geographic variation across North America.

MATERIALS AND METHODS

We gathered all available gray wolf occurrences from an electronic database (GBIF 2020) and specialized literature (Nowak 1979; Hall 1981; Brown 1983; Martínez-Meyer et al. 2006; Araiza et al. 2012; O’Keefe et al. 2013; Martínez-Meyer et al. 2021). Although there are several classifications of wolf subspecies, only three authors have published explicit geographic descriptions of all subspecies distributions across North America, namely Goldman (1944), Hall (1981), and Nowak (1995), hereafter called putative subspecies classifications (PSC). Although they were proposed several decades ago, most subspecific names are still used when referring to wolves at a local and regional scale (Weckworth et al. 2015; Cho et al. 2019).

Given that some morphometric and genetic diagnostic traits link to climate (Schweizer et al. 2016), we first evaluated the degree of climatic support for all three PSC under a species distribution modeling approach, as follows. First, we created three data sets corresponding to each PSC by assigning the occurrence records falling within each subspecies distribution map. To calibrate the models, we only used those records associated with specimens deposited in natural history collections. Due to the high aggregation of records in some regions, we filtered the occurrences using the *spThin* R package considering a minimum separation distance of 25 km (Aiello-Lammens et al. 2015). We then downloaded 19 bioclimatic variables from the WorldClim database (Hijmans et al. 2005), a gridded global climatic database produced with monthly averages of precipitation and minimum and maximum temperature between 1960 and 1990. WorldClim summarizes annual, seasonal, and extreme climatic patterns worldwide at a spatial resolution of 1 km at the Equator (Hijmans et al. 2005) and is extensively used for ecological analyses (Bouli and de Lima 2009; Wilting et al. 2010; Silva et al. 2013). However, it is important to note that the temporal coverage of WorldClim corresponds only to a fraction of the total span of wolf records. This mismatch may underestimate the climatic niche (and distribution) for those modeling entities for which most of their records are from a time with significant climatic differences from that of WorldClim. Next, using a maximum entropy approach (MaxEnt; Phillips et al. 2006), we produced 10 replicate SDM for each subspecies of the PSC under the following parameters: 70% of occurrences for calibration, regularization parameter = 1, and default feature class selection (see Supplementary Data SD1 for details). Finally, we compared the range maps of the PSC against their corresponding niche-based distribution models and found a high mismatch, suggesting a lack of climatic support for the proposed subspecific classifications (Supplementary Data SD1).

To identify consistent environmental units across the distributional range of the gray wolf, we applied a cluster analysis. To do this, we assigned the values of the 19 WorldClim variables to each occurrence record of the gray wolf in North America, applied a correlation analysis between variables, and retained those with a correlation coefficient < 0.8 to reduce collinearity. Next, we performed a principal components analysis to

examine the bioclimatic structure of wolf occurrences. Finally, we carried out a cluster analysis using the *FactoMineR* package (Lê et al. 2008) to obtain a grouping of the occurrences based on the retained climatic variables (hereafter called bioclimatic groups; Supplementary Data SD2). We used the R software for all statistical analyses (R Development Core Team 2008).

The next step was to produce SDM for the bioclimatic groups using the occurrences of each bioclimatic group and the WorldClim variables to estimate their geographic distribution. However, it is well-known that prey availability is also a critical variable determining the distribution and abundance of the gray wolf (Pilot et al. 2006; Musiani et al. 2007; Muñoz-Fuentes et al. 2009; Schweizer et al. 2016); therefore, we included an additional variable representing the potential prey biomass. To do so, we downloaded the range maps of all North American ungulates from the IUCN database (<https://www.iucnredlist.org/resources/spatial-data-download>) and rasterized them at the same resolution of the bioclimatic variables. Then, we estimated an ungulate biomass index (UBI) for each ungulate species, following Fuller et al. (2003), and assigned that value to its raster map. The UBI is a numerical quantity that reflects a relative biomass value for different species. To calculate the UBI, we used the average biomass reported for each ungulate species and standardized the index based on the biomass of a reference species, in this case, the elk (*Cervus canadensis*). Therefore, the UBI for the elk was 1, so species larger or smaller than the elk had UBI values proportionally higher or lower than 1, respectively. For instance, if a species is twice the biomass of the elk, its UBI value is 2; conversely, if a species is half the biomass of the elk, its UBI is 0.5. Next, once we had all raster maps with their UBI values, we summed them together in a GIS to produce a cumulative UBI map, in which each pixel represented the sum of all individual UBIs of the ungulate species that occur in that location.

Once we had the occurrences and all environmental variables ready, we generated 10 replicate SDM in the same fashion as mentioned above. The representative model of each bioclimatic group was the average of its 10 replicates, which we converted into an absence-probability of presence map, that is, a map to which we reclassified the lowest suitability values as absence (0) based on a threshold value that maintained the test omission < 10% and a low fractional predicted area to minimize the commission error (Supplementary Data SD3–Table C1). Finally, we evaluated model performance with the 30% of presence records not used for calibration in two ways: (i) The suitability map produced by MaxEnt was via the area under the receiver-operator curve implemented in MaxEnt (Phillips et al. 2006); and (ii) for the binary map, we built a confusion matrix to calculate the sensitivity, specificity, and Kappa indices (Fielding and Bell 1997) using the same set of presences plus another set 1.5 times higher of absences obtained from the occurrence points of the bioclimatic groups different from the target one selected randomly within a buffer of 1,000 km around its distribution.

Finally, we compared the SDM of the bioclimatic groups with the distributions of the PSC, estimating the percentage area of each subspecies predicted by each bioclimatic group.

We considered that a subspecies was within a particular bioclimatic group when that group predicted more than 50% of its range.

RESULTS

We gathered a total of 4,453 records of the gray wolf across North America, of which 2,352 corresponded to specimens deposited in natural history collections. Of the total occurrences, 2,277 were from the United States, 1,233 from Canada, and 943 from Mexico. After the spatial filtering, we retained 1,196 records across North America (Table 1).

The cluster analysis indicated that the optimal number of bioclimatic groups was five, designated as *Northern*, *Western*, *Eastern*, *Coastal*, and *Southern* groups (Fig. 1). Validation metrics of the distribution models of all five bioclimatic groups were generally high (Kappa > 0.82), except for the Coastal group that presented a low sensitivity value (0.48) and a Kappa = 0.61 (Supplementary Data SD3—Table C2).

Interestingly, the climatic drivers of the distribution models were different for each bioclimatic group (Table 1): the environmental suitability of the Northern group was driven by low temperatures during the warmest trimester (Bio 10) and showed the highest modeled suitability at low mean annual temperature values (Bio 01), high values of the annual temperature range (Bio 07), and also of the precipitation in the wettest trimester (Supplementary Data SD3—Fig. C1). In contrast, the Eastern group was responsive to low values of Bio 07 and

intermediate values of precipitation in the driest month (Bio 14; Supplementary Data SD3—Fig. C2). The latter was similar for the Western group, which was also the most responsive to precipitation variables: intermediate and high values of precipitation in the wettest month (Bio 13) and the coldest trimester (Bio 19), and to intermediate and low values of precipitation on the warmest trimester (Bio 18). This group also responded to low values of the coldest month (Bio 06; Supplementary Data SD3—Fig. C3). The Southern group inhabits the arid lands of the southwestern United States and northern Mexico; thus, it responded to high temperatures in the warmest month (Bio 05), but also low temperatures in the coldest trimester (Bio 11) and low precipitation in the warmest quarter (Bio 18; Supplementary Data SD3—Fig. C4). Finally, the model of the Coastal group was determined mainly by some precipitation variables, including high precipitation in the warmest and coldest trimesters (Bio 18 and Bio 19; Supplementary Data SD3—Fig. C5).

When we compared the bioclimatic groups with the distribution of PSC, we found that all putative subspecies were totally or partially predicted by at least one bioclimatic cluster. For the subspecies recognized by Goldman (1944) and by Hall (1981), the clusters grouped the subspecies similarly (Table 2), as follows. The bioclimatic group that included more subspecies was the Northern group with 10 (*C. l. labradorius*, *C. l. hudsonicus*, *C. l. manningi*, *C. l. pambasileus*, *C. l. tundrarum*, *C. l. mackenzii*, *C. l. occidentalis*, *C. l. bernardii*, *C. l. arctos*, and *C. l. orion*), followed by the Western group with

Table 1.—Total number of records associated with each bioclimatic group and number of records used for the niche-based species distribution models after the spatial filtering. Most important variables for each bioclimatic group: bio_01: annual mean temp.; bio_02: mean diurnal temp. range; bio_03: isothermality; bio_04: temp. seasonality; bio_05: max. temp. of the warmest month; bio_06: min. temp. of the coldest month; bio_07: temp. annual range; bio_08: mean temp. of wettest quarter; bio_09: mean temp. of driest quarter; bio_10: mean temp. of warmest quarter; bio_11: mean temp. of coldest quarter; bio_12: annual precip.; bio_13: precip. of wettest month; bio_14: precip. of driest month; bio_15: precip. seasonality; bio_16: precip. of wettest quarter; bio_17: precip. of driest quarter; bio_18: precip. of warmest quarter; bio_19: precip. of coldest quarter.

Variable	Northern	Eastern	Western	Southern	Coastal	Total number of records
bio_01	*	*			*	
bio_02		*	*			
bio_03	*	*		*		
bio_04	*					
bio_05		*		*	*	
bio_06	*	*	*			
bio_07	*	*		*		
bio_08						
bio_09	*		*			
bio_10	*	*	*			
bio_11	*	*		*		
bio_12	*		*			
bio_13		*	*	*		
bio_14	*	*	*			
bio_15		*	*	*		
bio_16	*	*		*		
bio_17			*			
bio_18		*	*	*	*	
bio_19	*	*	*		*	
iucn_ubi2		*	*			
Records with specimen/records filtered	611/605	522/261	540/179	384/93	295/58	2,352/1,196

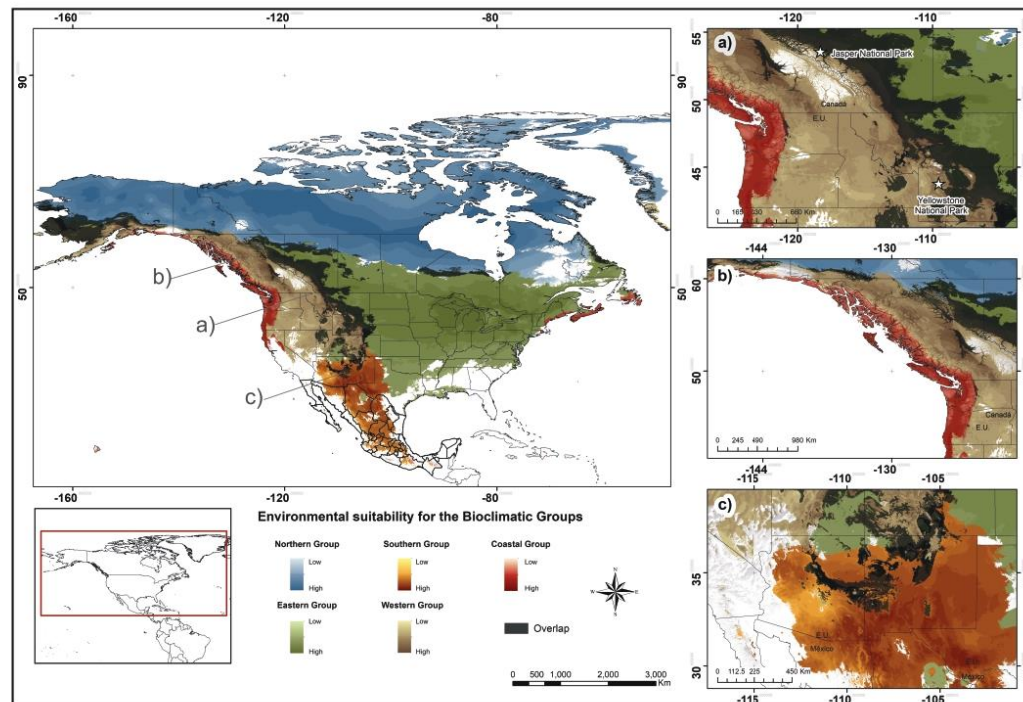


Fig. 1.—Niche-based species distribution models (SDM) of five bioclimatic clusters. (a) Western group. Notice that wolves from Jasper National Park and those historically present in Yellowstone belong to this group. (b) Coastal group. This group differentiates climatically from the Western group. (c) Comparison of the Western and Southern groups. The overlap between the two groups occurs in the Mogollon area, between Arizona and New Mexico, where the Mexican wolf recovery program is currently operating.

five subspecies (*C. l. youngi*, *C. l. irremotus*, *C. l. fuscus*, *C. l. columbianus*, and *C. l. alces*). The Coastal group included three subspecies, one of them shared with the Western group (*C. l. crassodon*, *C. l. ligoni*, and *C. l. fuscus*), followed by the Southern group, which also held three subspecies (*C. l. baileyi*, *C. l. monstrabilis*, and *C. l. mogollonensis*). Finally, the Eastern group included two subspecies (*C. l. nubilus* and *C. l. Lycaon*; Table 2).

The bioclimatic groups most resembled the subspecies recognized by Nowak (1995), except for the Coastal group, which differed from any subspecies recognized by this author (Table 2). The Northern group enclosed two subspecies (*C. l. occidentalis* and *C. l. arctos*). The Eastern group coincided with *C. l. lycaon*, and the Southern group was related to the Mexican wolf *C. l. baileyi*. The subspecies *C. l. nubilus* was shared by three climatic groups (Northern, Eastern, and Western). Finally, we found overlap among bioclimatic clusters at their peripheries, especially for the Western group that overlapped with the Eastern and Northern groups in Alberta and British Columbia and with the Southern groups in Arizona and New Mexico (Fig. 1).

DISCUSSION

The recognition of subspecies within the gray wolf, *C. lupus*, has been a controversial topic in North America (Leonard et al. 2005; Cronin et al. 2015; Fredrickson et al. 2015). Traditional approaches to differentiate gray wolf subspecies include cranial morphometry, genetic analysis, and pelage color, but environmental information has been seldom considered to support these designations (Hendricks et al. 2016; Schweizer et al. 2016; Martínez-Meyer et al. 2021), although it has proven informative to identify intraspecific units in mammals and other vertebrates (Graham et al. 2004; Raxworthy et al. 2007; Martínez-Gordillo et al. 2010). Here, we found that the boundaries of most putative subspecies proposed for the gray wolf do not match the spatial patterns of climate in North America, suggesting complex relationships between the environmental conditions (abiotic and biotic) through time and the history of lineages. Consequently, we identified climatically consistent groups and modeled their geographic distribution with a combination of climatic variables and, for the first time, an UBI as a proxy for potential prey availability.

Table 2.—Percentage of area predicted by each bioclimatic group (N = Northern; E = Eastern; W = Western; S = Southern; C = Coastal) on each of the putative subspecies recognized by Goldman (1944), Hall (1981), and Nowak (1995). NA = subspecies not recognized by the author.

		Bioclimatic group compared to Goldman (1944)					Bioclimatic group compared to Hall (1981)					Bioclimatic group compared to Nowak (1995)				
		N	E	W	S	C	N	E	W	S	C	N	E	W	S	C
1	<i>C. l. baileyi</i>	0.0	2.8	0.0	78.8	0.5	0.0	2.0	0.0	77.1	1.3	0.0	1.7	0.0	77.1	1.7
2	<i>C. l. monstabilis</i>	0.0	15.5	0.0	48.8	0.0	0.0	37.7	0.0	45.9	0.0	NA	NA	NA	NA	NA
3	<i>C. l. mogollonensis</i>	0.0	0.5	1.1	83.8	0.0	0.0	1.1	6.3	84.2	0.0	NA	NA	NA	NA	NA
4	<i>C. l. youngi</i>	0.0	12.7	52.0	22.5	0.0	0.0	9.4	63.3	8.8	1.1	NA	NA	NA	NA	NA
5	<i>C. l. nubilus</i>	0.0	88.8	2.6	8.2	0.0	0.0	93.4	0.7	5.5	0.0	32.1	34.3	17.8	5.6	3.0
6	<i>C. l. irremotus</i>	0.0	24.4	74.3	0.5	0.0	0.0	23.9	75.5	0.0	0.0	NA	NA	NA	NA	NA
7	<i>C. l. fuscus</i>	0.0	0.0	49.7	0.0	47.4	0.0	0.0	46.0	0.0	49.0	NA	NA	NA	NA	NA
8	<i>C. l. lycaon</i>	4.4	84.6	0.0	0.0	4.4	8.5	81.5	0.2	0.0	2.5	0.2	92.1	0.0	0.0	5.4
9	<i>C. l. labradorius</i>	55.9	17.9	1.1	0.0	0.0	71.4	12.9	1.2	0.0	0.0	NA	NA	NA	NA	NA
10	<i>C. l. beothucus</i>	0.0	20.4	0.1	0.0	32.0	0.0	20.4	0.1	0.0	32.0	NA	NA	NA	NA	NA
11	<i>C. l. hudsonicus</i>	98.5	1.4	0.0	0.0	0.0	99.3	0.7	0.0	0.0	0.0	NA	NA	NA	NA	NA
12	<i>C. l. manningi</i>	95.3	0.0	0.0	0.0	0.0	95.1	0.0	0.0	0.0	0.0	NA	NA	NA	NA	NA
13	<i>C. l. crassodon</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	NA	NA	NA	NA	NA
14	<i>C. l. columbianus</i>	2.5	0.6	78.4	0.0	11.8	4.2	4.7	80.7	0.0	4.7	NA	NA	NA	NA	NA
15	<i>C. l. pambasileus</i>	62.3	3.8	29.2	0.0	2.3	61.9	4.2	30.0	0.0	1.7	NA	NA	NA	NA	NA
16	<i>C. l. ligoni</i>	0.0	0.0	11.8	0.0	86.5	0.0	0.0	8.2	0.0	89.9	NA	NA	NA	NA	NA
17	<i>C. l. alces</i>	0.0	0.0	88.6	0.0	11.4	0.0	0.0	83.3	0.0	16.6	NA	NA	NA	NA	NA
18	<i>C. l. tundrarum</i>	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	NA	NA	NA	NA	NA
19	<i>C. l. mackenzii</i>	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	NA	NA	NA	NA	NA
20	<i>C. l. occidentalis</i>	64.4	28.1	5.4	0.0	0.0	70.7	19.1	7.9	0.0	0.0	62.5	18.3	16.7	0.0	0.4
21	<i>C. l. bernardii</i>	85.5	0.0	0.0	0.0	0.0	90.7	0.0	0.0	0.0	0.0	NA	NA	NA	NA	NA
22	<i>C. l. arctos</i>	83.1	0.0	0.0	0.0	0.0	80.1	0.0	0.0	0.0	0.0	89.5	0.0	0.0	0.0	0.0
23	<i>C. l. orion</i>	88.0	0.0	0.0	0.0	0.0	84.2	0.0	0.0	0.0	0.0	NA	NA	NA	NA	NA
24	<i>C. l. griseoalbus</i>	NA	NA	NA	NA	NA	50.7	47.1	0.0	0.0	0.0	NA	NA	NA	NA	NA

Early analysis on the drivers of species distributions recognized the paramount importance of climatic variables, particularly at broad spatial scales (Grinnell 1917). More recently, and in the context of niche and distribution modeling, researchers have acknowledged the importance of biotic variables as drivers of geographic distributions of linked interactors at broad scales (Anderson 2017). Our results indicate that the most informative variables were climatic for the distribution models of all the bioclimatic groups, whereas the UBI was marginal (Supplementary Data SD3—Table C3). This result is not unexpected since we carried out the cluster analysis to define coherent groups with climatic variables only; therefore, the distribution models were driven mainly by these variables. However, when we included the UBI in the cluster analysis, the results were geographically inconsistent, displaying discontinuous distributions for several groups. Another possibility is that ungulate biomass may not be the main attribute of prey driving wolf variation; prey type, ecology, and behavior may be relevant in their availability. For example, a large prey such as the bison (*Bison bison*) was historically present in the North American plains and was hunted by *C. l. nubilus*, a medium-sized subspecies, whereas the wolves from the northernmost region are the largest in North America, and their main prey is medium-sized ungulates such as caribou (*Rangifer tarandus*; Merkle et al. 2017). Conversely, the Mexican wolf, the smallest wolf on the continent, was reintroduced for the first time in Arizona, and people expected that they would prey on the white-tailed (*Odocoileus virginianus*) and mule deer (*O. hemionus*), its historic main prey, but instead

the primary prey are elk (*C. canadensis*). So, it is likely that the way we included prey biomass as a predictor variable may be overly simplistic.

Regarding the comparison of our bioclimatic groups with previous classifications, we found several differences and some similarities. The earliest subspecies designations of the North American gray wolf were based primarily on cranial morphometry and coloration (Miller 1912; Pocock 1935; Goldman 1937, 1941; Anderson 1943), recognizing as many as 24 units (Hall 1981). Our cluster analysis indicated that the number of bioclimatic groups is five (Northern, Southern, Eastern, Western, and Coastal), which agrees with the most recent subspecies classification proposed by Nowak (1995) and the east-west and south-north pattern found by O'Keefe et al. (2013). Interestingly, the geographic distribution of our bioclimatic groups somewhat resembles some subspecies recognized by Nowak (1995): *C. l. lycaon* with the Eastern group, *C. l. baileyi* with the Southern group, and *C. l. occidentalis* with the Northern group. *Canis l. nubilus* is shared by the Northern, Eastern, and Western groups, reflecting the sizeable climatic variability across the historical range of this subspecies. In turn, we found a bioclimatic group that Nowak (1995) did not recognize, the Coastal group (Table 2). Moreover, we found areas of overlap in the periphery of the bioclimatic groups that represent transition zones, indicating climatic gradients between them and supporting the idea of intergrading zones proposed by Chambers et al. (2012), rather than rigid boundaries, as has been traditionally depicted in the distribution of subspecies (Fig. 1).

The three most significant differences between our bioclimatic groups and the subspecies distribution proposed by Nowak (1995) are in the north-central areas of North America (between the Western, Eastern, and Northern groups), along the West Coast, where the Coastal group occurs, and between the Southern and Western groups. In the first case, our models support the idea of a climatic break that separates the Northern group from those located in the conterminous United States. This break trends in a south-southeast direction, from south-western Alaska crossing the western Canadian provinces transversally to the Great Lakes region, instead of a line closely following the border between the United States and Canada (Skeel and Carbyn 1977; Nowak 1995). This geographic pattern is similar to that found by Geffen et al. (2004), who observed significant genetic differences between these populations, where isolation by distance was higher in the east-west axes, probably due to climatic gradients, associated vegetation types, and migration of prey, mainly in a north-south direction. Musiani et al. (2007) also found differences in wolf populations of the tundra/taiga versus boreal coniferous forest that were associated with habitat transitions, latitude, and type of prey. Furthermore, this division is closely related to the geographic limits of *C. l. hudsonicus*, *C. l. mackenzii* (in the north), and *C. l. occidentalis* and *C. l. griseoalbus* (in the south), recognized by Skeel and Carbyn (1977) and Hall (1981). Moreover, our results show climatic suitability for three bioclimatic groups in northwestern Canada and Alaska, although Pedersen (1982) suggested that only two subspecies live in this area (*C. l. ligoni* and *C. l. pambasileus*).

Environmental associations of wolf subspecies have implications beyond taxonomic debates. They can contribute to identifying suitable sites for particular genetic groups in ongoing and future recovery programs. In Yellowstone, for example, there has been controversy regarding the release of individuals of *C. l. occidentalis* from Jasper National Park (in the Canadian Rockies) because they belong to a different subspecies from the one extirpated from Yellowstone (*C. l. irremotus*; Brown 2000). Interestingly, our results suggest that wolves from Jasper and those historically present in Yellowstone belong to the same bioclimatic group (i.e., Western group; Fig. 1a).

The second major difference was probably one of the most striking findings of our study. The slim distribution of the Coastal group, which was limited to the northwestern coast of North America, highlights the climatic uniqueness of that area. Weckworth et al. (2005) found a genetic relationship between wolf populations from southeastern Alaska and the interior, suggesting a differentiation supported by environmental factors. The geographic position of the Coastal group, which resembles the distribution of *C. l. crassodon* and *C. l. ligoni* proposed by Goldman (1941) and Hall (1981; Fig. 1b), clearly indicates a climatic differentiation between the populations of coastal British Columbia, Washington, and Oregon from those of the interior. Other authors have found that these differences also exist at the genetic, phenotypic, and ecological levels (Muñoz-Fuentes et al. 2009; Schweizer et al. 2016), which could justify a genetic ancestry (Hendricks et al. 2019).

However, these genetic differences between nearby populations cannot be interpreted in terms of geographic distance or dispersal barriers. Thus, different hypotheses accounting for behavioral and ecological factors have been proposed, including differences in the preferred prey items between populations of the interior (ungulates) from those of the coast (salmon and marine mammals) and the affinity of dispersal individuals to settle in similar habitats in which they were born, among others (Geffen et al. 2004; Muñoz-Fuentes et al. 2009; Stronen et al. 2014; Weckworth et al. 2015; Cullingham et al. 2016). Further studies comparing genetic, morphologic, climatic, and ecological data are required to test these hypotheses due to their potential implications in conservation and management.

Finally, we found a clear differentiation between the Western and Southern bioclimatic groups consistent with the distribution of *C. l. nubilus* and *C. l. baileyi*, respectively (Nowak 1995). The Western group tends toward higher and colder areas, while the Southern group finds its most suitable conditions under much warmer areas, in the Mexican Sierra Madre Occidental and Oriental. The overlap area between these two groups extends along the Mogollon Rim in Arizona, an area of probable intermixing and further colonization of individuals from Mexico after the extermination of local wolves during the 19th century (Heffelfinger et al. 2017a).

Interestingly, the Mexican wolf (*C. l. baileyi*) reintroduction in Arizona–New Mexico is in this overlapping area (Parsons 1996), with positive results so far. However, the bioclimatic suitability for the Southern group decreases to the northwest of the Mogollon Rim, where it becomes suitable mainly for the Western group (Fig. 1c). This result supports the concerns raised by Heffelfinger (2017a, 2017b) and Odell et al. (2018) regarding recent proposals to reintroduce Mexican wolves in the Grand Canyon area and the southern Rockies (Carroll et al. 2014; Hendricks et al. 2016). This is a risky idea because although these areas hold sufficient prey densities and are presumably safe against human-induced mortality, climatic conditions are not suitable, compromising the probability of success, especially when there are regions climatically more suitable to the south (Martinez-Meyer et al. 2021).

In sum, we found five bioclimatic groups, and their distributions are different from most previous classifications, although the most similar is that of Nowak (1995). The correct designation of the geographic limits of subspecies represents an important advance in clarifying intraspecific variation patterns and the dynamics of microevolutionary processes. Conversely, failing to do so may have negative taxonomic, conservation, legal, and sociopolitical implications (Smith et al. 2019). Gray wolves were extirpated from most of their historical distribution in North America; therefore, knowing their environmental affinities can support decisions for appropriate source stocks for translocations and recovery areas and to identify potential conservation units (Smith et al. 2019).

Our findings may contribute to future recovery actions, as they may help identify areas where natural colonization could occur. More importantly, to maximize the probability of success of conservation and recovery programs for the gray wolf,

they should consider all relevant information available, including historical, genetic, ecological, economic, and social, and not only guided by genetic criteria and habitat features (e.g., prey availability). In this context, our results can be used to strengthen current protocols to pinpoint release/translocation sites for specific lineages by considering climatic suitability.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Jim Heffelfinger for his comments on the manuscript and the Manuscript Writing Training Team (CEMAI for its Spanish acronym) of Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for their help with the manuscript's structure, reviews, and constructive criticisms. AG-B thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for its logistic support. The Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), UNAM, Project number IN212217 provided financial support, and CONACyT provided the PhD scholarship number 176133 to AG-B. The authors also thank Zaira Gonzalez Saucedo for her help with the figures. The authors declare no conflicts of interests.

SUPPLEMENTARY DATA

Supplementary data are available at *Journal of Mammalogy* online.

Supplementary Data SD1.—Distribution ranges and species distribution models (SDM) according to Goldman (1944), Hall (1981), and Nowak (1995).

Supplementary Data SD2.—Principal component and cluster analysis.

Supplementary Data SD3.—MaxEnt results, validation metrics, and response curves of clusters groups.

LITERATURE CITED

- Aiello-Lammens E., Boria R.A., Radosavljevic A., Vilela B., Anderson R.P. 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography* 38:541–545.
- Anderson R.M. 1943. Summary of the large wolves of Canada, with description of three new arctic races. *Journal of Mammalogy* 24:386–393.
- Anderson R.P. 2017. When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions? *Journal of Biogeography* 44:8–17.
- Araiza M., Carrillo L., List R., Lopez Gonzalez C.A., Martinez Meyer E., Martinez Gutierrez P.G., Moctezuma Orozco O., Sanchez Morales N.E., Servin J. 2012. Consensus on criteria for potential areas for wolf reintroduction in Mexico. *Conservation Biology* 26:630–637.
- Bogan M.A., Mehlhop P. 1983. Systematic relationship of gray wolves (*Canis lupus*) in Southwestern North America. *Occasional Papers, The Museum of Southwestern Biology* 4:1–21.
- Boitani L. 2003. Wolf conservation and recovery. In: Mech L.D., Boitani L., editors. *Wolves: behavior, ecology and conservation*. University of Chicago Press; p. 317–340.
- Boubli J.P., de Lima M.G. 2009. Modeling the geographical distribution and fundamental niches of *Cacajao* spp. and *Chiropotes israelita* in Northwestern Amazonia via a maximum entropy algorithm. *International Journal of Primatology* 30:217–228.
- Brown D.E. 1983. *The wolf in the Southwest: the making of an endangered species*. University of Arizona Press, Tucson; p. 195.
- Brown E.C. 2000. The wholly separate truth: did the Yellowstone wolf reintroduction violate section 10(j) of the Endangered Species Act? *Boston College Environmental Affairs Law Review* 27:425–466.
- Carroll C., Fredrickson R., Lacy R.C. 2014. Developing metapopulation connectivity criteria from genetic and habitat data to recover the endangered Mexican wolf. *Conservation Biology* 28:76–86.
- Chambers S., Fain S., Fazio B., Amaral M. 2012. An account of the taxonomy of North American wolves from morphological and genetic analyses. *North American Fauna* 77:1–67.
- Chapron G., ET AL. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346:1517–1519.
- Cho H., Kim B.M., Lee W.Y., Rhee J.-S. 2019. Complete mitochondrial genome of the Greenland wolf, *Canis lupus orion*. *Mitochondrial DNA Part B* 4:2836–2838.
- CONANP. 2020. El lobo Mexicano vuelve a la vida libre. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). <https://www.gob.mx/conanp/articulos/el-lobo-mexicano-vuelve-a-la-vida-libre>. Accessed 25 April 2021.
- Cronin M.A., Cánovas A., Bannasch D.L., Oberbauer A.M., Medrano J.F. 2015. Wolf subspecies: reply to Weckworth *et al.* and Fredrickson *et al.* *Journal of Heredity* 106:417–419.
- Cullingham C.I., Thiessen C.D., Derocher A.E., Paquet P.C., Miller J.M., Hamilton J.A., Coltman D.W. 2016. Population structure and dispersal of wolves in the Canadian Rocky Mountains. *Journal of Mammalogy* 97:839–851.
- Fielding A.H., Bell J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38–49.
- Fredrickson R.J., Hedrick P.W., Wayne R.K., vonHoldt B.M., Phillips M.K. 2015. Mexican wolves are a valid subspecies and an appropriate conservation target. *Journal of Heredity* 106:415–416.
- Friis L.K. 1985. An investigation of subspecific relationships of the grey wolf, *Canis lupus*, in British Columbia. M.Sc. thesis, University Victoria, Victoria, British Columbia, Canada.
- Fuller T.K., Mech L.D., Cochrane J.F. 2003. Wolf population dynamics. In: Mech L.D., Boitani L., editors. *Wolves: behavior, ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago; p. 161–191.
- GBIF. 2020. GBIF occurrence download. <https://doi.org/10.15468/dl.52uqje>. Accessed 11 December 2020.
- Geffen E., Anderson M.J., Wayne R.K. 2004. Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf. *Molecular Ecology* 13:2481–2490.
- Goldman E. 1937. The wolves of North America. *Journal of Mammalogy* 18:37–45.
- Goldman E. 1941. Three new wolves for North America. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 54:109–114.
- Goldman E.A. 1944. Classification of wolves: part II. In: Young S.P., Goldman E.A., editors. *The wolves of North America*. Washington, District of Columbia, USA; p. 389–636.
- Graham C.H., Ron S.R., Santos J.C., Schneider C.J., Moritz C., Cunningham C. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58:1781–1793.
- Grinnell J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist* 51:115–128.

- Hall E.R. 1981. The mammals of North America. 2nd ed. Vol. II. Wiley, New York.
- Hall E.R., Kelson K.R. 1952. Comments on the taxonomy and geographic distribution of some North American marsupials, insectivores and carnivores. University of Kansas Publications. Museum of Natural History 5:319–341.
- Hall E.R., Kelson K.R. 1959. The mammals of North America, volume II. The Ronald Press, New York City, New York, USA.
- Heffelfinger J., Nowak R.M., Paetkau D. 2017a. Clarifying historical range to aid recovery of the Mexican wolf. *The Journal of Wildlife Management* 81:766–777.
- Heffelfinger J.R., Nowak R.M., Paetkau D. 2017b. Revisiting revisiting Mexican wolf historical range: a reply to Hendricks et al. *The Journal of Wildlife Management* 81:1334–1337.
- Hendricks S.A., ET AL. 2019. Natural re-colonization and admixture of wolves (*Canis lupus*) in the US Pacific Northwest: challenges for the protection and management of rare and endangered taxa. *Heredity* 122:133–149.
- Hendricks S.A., Clee P.R.S., Harrigan R.J., Pollinger J.P., Freedman A.H., Callas R., Figura P.J., Wayne R.K. 2016. Re-defining historical geographic range in species with sparse records: implications for the Mexican wolf reintroduction program. *Biological Conservation* 194:48–57.
- Hendricks S.A., Koblmüller S., Harrigan R.J., Leonard J.A., Schweizer R.M., vonHoldt B.M., Kays R., Wayne R. 2017. Defense of an expanded historical range for the Mexican wolf: a comment on Heffelfinger et al. *The Journal of Wildlife Management* 81:1331–1333.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- Hoffmeister F.D. 1986. *Mammals of Arizona*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- IUCN. 2013. Guidelines for reintroductions and other conservation translocations. Version 1.0. IUCN Species Survival Commission, Gland, Switzerland; viiii + 57 pp.
- Lê S., Josse J., Husson F. 2008. FactoMineR: an R package for multi-variate analysis. *Journal of Statistical Software* 25:1–18.
- Leonard J.A., Vilà C., Wayne R.K. 2005. Legacy lost: genetic variability and population size of extirpated U.S. grey wolves (*Canis lupus*). *Molecular Ecology* 14:9–17.
- Martínez-Gordillo D., Rojas-Soto O., Espinoza de los Monteros A. 2010. Ecological niche divergence as an exploratory tool for identifying species limits: an example based on Mexican murid rodents. *Journal of Evolutionary Biology* 23:259–270.
- Martínez-Meyer E., González-Bernal A., Velasco J.A., Swetnam T.L., González-Saucedo Z.Y., Servín J., López-González C.A., Oakleaf J.K., Liley S., Heffelfinger J.R. 2021. Rangewide habitat suitability analysis for the Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*). *Diversity and Distributions* 27:642–654.
- Martínez-Meyer E., Peterson A.T., Servín J.I., Kiff L.F. 2006. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx* 40:411–418.
- McIntyre R. 1995. War against wolf. America's campaign to exterminate the wolf. Voyageur Press, Stillwater, Minnesota.
- Mech L.D., Boitani L. 2003. *Wolves: behavior, ecology and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Merkle J.A., Polfus J.L., Derbridge J.J., Heinemeyer K.S. 2017. Dietary niche partitioning among black bears, grizzly bears, and wolves in a multiprey ecosystem. *Canadian Journal of Zoology* 95:663–671.
- Miller G.S. 1912. The names of the large wolves of northern and western North America. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 59:1–5.
- Muñoz-Fuentes V., Darimont C.T., Wayne R.K., Paquet P.C., Leonard J.A. 2009. Ecological factors drive differentiation in wolves from British Columbia. *Journal of Biogeography* 36:1516–1531.
- Musiani M., Leonard J., Cluff H.D., Gates C., Mariani S., Paquet P., Vilà C., Wayne R. 2007. Differentiation of tundra/taiga and boreal coniferous forest wolves: genetics, coat colour and association with migratory caribou. *Molecular Ecology* 16:4149–4170.
- Nelson E.W., Goldman E.A. 1929. A new wolf from Mexico. *Journal of Mammalogy* 10:165–166.
- Nowak R.M. 1979. North American quaternary *Canis*. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas 6:1–154.
- Nowak R.M. 1995. Another look at wolf taxonomy. In: Carbyn L.N., Fritts S.H., Seip D.R., editors. *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. Proceedings of the Second North American Symposium on Wolves. Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada; p. 375–397.
- Nowak R.M. 2003. Wolf evolution and taxonomy. In: Mech L.D., Boitani L., editors. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago; p. 239–258.
- O'Keefe F.R., Meachen J., Fet E.V., Brannick A. 2013. Ecological determinants of clinal morphological variation in the cranium of the North American gray wolf. *Journal of Mammalogy* 94:1223–1236.
- Odell E.A., Heffelfinger J.R., Rosenstock S.S., Bishop C.J., Liley S., González-Bernal A., Velasco J.A., Martínez-Meyer E. 2018. Perils of recovering the Mexican wolf outside of its historical range. *Biological Conservation* 220:290–298.
- Parsons D. 1996. Case study: the Mexican wolf. New Mexico's natural heritage: biological diversity in the land of enchantment. *New Mexico Journal of Science* 36:101–123.
- Pedersen S. 1982. Geographic variation in Alaskan wolves. In: Harrington F.H., Paquet P.C., editors. *Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation*. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA; p. 345–361.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259.
- Pilot M., Jedrzejewski W., Branicki W., Sidorovich V.E., Jedrzejewska B., Stachura K., Funk S.M. 2006. Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves. *Molecular Ecology* 15:4533–4553.
- Pocock R.I. 1935. The races of *Canis lupus*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 105:647–686.
- R Development Core Team. 2008. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>.
- Raxworthy C., Ingram C., Rabibisoa N., Pearson R. 2007. Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* 56:907–923.
- Schweizer R.M., vonHoldt B.M., Harrigan R., Knowles J.C., Musiani M., Coltman D., Novembre J., Wayne R.K. 2016. Genetic subdivision and candidate genes under selection in North American grey wolves. *Molecular Ecology* 25:380–402.
- Silva A.P., Kilshaw K., Johnson P.J., Macdonald D.W., Rosalino L.M. 2013. Wildcat occurrence in Scotland: food really matters. *Diversity and Distributions* 19:232–243.
- Skeel M., Carbyn L. 1977. The morphological relationship of gray wolves (*Canis lupus*) in national parks of central Canada. *Canadian Journal of Zoology* 55:737–747.

- Smith A.B., Godsoe W., Rodríguez-Sánchez F., Wang H.-H., Warren D. 2019. Niche estimation above and below the species level. *Trends in Ecology and Evolution* 34:260–273.
- Stronen A.V., Navid E.L., Quinn M.S., Paquet P.C., Bryan H.M., Darimont C.T. 2014. Population genetic structure of gray wolves (*Canis lupus*) in a marine archipelago suggests island-mainland differentiation consistent with dietary niche. *BMC Ecology* 14:11.
- U.S. Fish and Wildlife Service. 2020. Removing the gray wolf (*Canis lupus*) from the list of endangered and threatened wildlife. Final Rule.
- Weckworth B.V., Dawson N.G., Talbot S.L., Cook J.A. 2015. Genetic distinctiveness of Alexander Archipelago wolves (*Canis lupus ligoni*). *Journal of Heredity* 106:412–414.
- Weckworth B.V., Talbot S., Sage G.K., Person D.K., Cook J. 2005. A signal for independent coastal and continental histories among North American wolves. *Molecular Ecology* 14:917–931.
- Wetzel C. 2022. Judge restores federal protections for gray wolves in 44 states. *Smithsonian Magazine*. <https://www.smithsonianmag.com/smart-news/gray-wolves-headed-back-to-the-endangered-species-list-180979575/>. Accessed 30 June 2022.
- Wilting A., ET AL. 2010. Modelling the species distribution of flat-headed cats (*Prionailurus planiceps*), an endangered South-East Asian small felid. *PLoS One* 5:e96121–e96118.
- Wilting A., ET AL. 2015. Planning tiger recovery: understanding intra-specific variation for effective conservation. *Science Advances* 1:1–13.
- Young S.P., Goldman E.A. 1944. *The wolves of North America: part I*. Washington, District of Columbia, USA.

Submitted 10 August 2021. Accepted 16 June 2022.









Associate Editor was Deyan Ge.

CAPÍTULO 2

Rangewide habitat suitability analysis for the Mexican wolf
(*Canis lupus baileyi*) to identify recovery areas in its
historical distribution

Revista
Diversity and Distributions
Aceptado Enero 2021
DOI:
<https://doi.org/10.1111/ddi.13222>

Rangewide habitat suitability analysis for the Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*) to identify recovery areas in its historical distribution

Enrique Martínez-Meyer¹  | Alejandro González-Bernal¹  | Julián A. Velasco²  |
Tyson L. Swetnam³  | Zaira Y. González-Saucedo¹  | Jorge Servín⁴  |
Carlos A. López-González⁵  | John K. Oakleaf⁶ | Stewart Liley⁷ | James R. Heffelfinger⁸ 

¹Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Mexico City, Mexico

²Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Mexico City, Mexico

³Bio5 Institute, University of Arizona, Tucson, AZ, USA

⁴Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco, Mexico City, Mexico

⁵Universidad Autónoma de Querétaro, Querétaro, Mexico

⁶Mexican Wolf Project, United States Fish and Wildlife Service, Albuquerque, NM, USA

⁷New Mexico Game and Fish, Santa Fe, NM, USA

⁸Arizona Game and Fish Department, Phoenix, AZ, USA

Correspondence

Alejandro González-Bernal, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Mexico City 04510, Mexico.
Email: alejandro.gonzalez@st.ib.unam.mx, alejandrog@gmail.com

Funding Information

DGAPA-PAPIIT-UNAM, Grant/Award Number: IN212217; Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Grant/Award Number: 176133 and 333463/230736; Arizona Game and Fish Department, Grant/Award Number: 2016-0429

Editor: Luca Santini

Abstract

Aim: To develop an updated distribution model and habitat suitability analysis for the Mexican wolf, to inform the recovery efforts in Mexico and the United States.

Location: Mexico and the southwestern United States.

Methods: We used an ensemble species distribution modelling (SDM) approach and a spatial analysis combining anthropogenic and ecological variables, including, for the first time, rangewide relative density estimates of wild ungulates, to determine the extent of suitable habitat for wolves within a region that includes the known historical range of the Mexican wolf and adjacent areas.

Results: The results showed that the modelled distribution of the Mexican wolf extended from central Arizona and New Mexico, and western Texas in the United States, southwards along the Sierra Madre Occidental and the Sierra Madre Oriental, to the high sierras of Oaxaca, in Mexico. The habitat suitability models indicated that large tracts (>81,000 km²) of high-quality habitat still exist for the Mexican wolf in the southwestern United States, and the Sierra Madre Occidental and the Sierra Madre Oriental in Mexico, which could ensure recovery within its historical range.

Main conclusions: The recovery of the Mexican wolf is a complex, multidimensional socio-ecological challenge, which requires binational cooperation guided by reliable information and robust scientific procedures. The next step is to carry out specific socio-ecological studies and actions for selected candidate sites to assess their viability for hastening its recovery.

KEY WORDS

Canis lupus baileyi, ecological niche modelling, habitat suitability, Mexican wolf, recovery, reintroduction

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2021 The Authors. *Diversity and Distributions* published by John Wiley & Sons Ltd.

1 | INTRODUCTION

The Mexican wolf, *Canis lupus baileyi* (Nelson & Goldman, 1929), the smallest and genetically most distinct grey wolf subspecies in North America (Nowak, 1995), formerly inhabited the temperate forests of Mexico and the southwestern United States before being nearly extirpated during the 20th century (Gish, 1977; McBride, 1980). In 1976, the U.S. Fish and Wildlife Service (USFWS) listed the Mexican wolf as an endangered species (USFWS, 1976). At that time, there were fewer than 50 individuals in the wild, all in the Sierra Madre Occidental, Mexico (Brown, 1983).

In 1998, after a successful captive breeding programme (Siminski, 2016), the USFWS and its partners released the first wolves from captivity into central parts of Arizona and New Mexico (currently designated as the Mexican Wolf Experimental Population Area or MWEPA), to establish a self-sustaining wild population (USFWS, 1982). Currently, this area has a wild population of at least 163 individuals (USFWS, 2020). In the early 1980s, recovery efforts began in Mexico with initiatives to identify appropriate sites to establish a Mexican wolf population (CONANP, 2009). In 2011, the recovery programme released the first group of Mexican wolves to the wild in northern Sonora, Mexico (CONANP, 2011). Since then, 14 additional releases have occurred in the wild, with the first wild-born litter in 2014 (CONANP, 2016). Currently, an estimated 35 individuals are living in the wild in Mexico (CONANP, 2020). Additional releases in Mexico are necessary to secure the long-term persistence of the Mexican wolf in the wild.

In the last 20 years, several efforts, using information available at the time, have been undertaken to identify suitable areas for the recovery of the Mexican wolf. Most of these efforts have focused on specific regions of the United States and Mexico (Araiza, 2001; Araiza et al., 2012; Carnes, 2011; Carroll et al., 2003, 2006, 2014; Carroll et al., 2004; Martínez-Gutiérrez, 2007). One of the challenges to complete past rangewide habitat analyses has been the availability of reliable information spanning both countries, particularly on the availability of wild ungulate prey (Carroll et al., 2004). However, in recent years, regional and global databases have been available to help overcome this limitation. To our knowledge, only one study (Hendricks et al., 2016) has attempted a rangewide analysis to redefine the historical distribution of the Mexican wolf and to identify suitable areas in its expanded range to guide recovery. Unfortunately, their analysis contains critical methodological flaws for delineating suitable areas that render their results and conclusions questionable for informing recovery planning (Heffelfinger et al., 2017a).

Here, we present the modelled distribution and habitat suitability analysis for the Mexican wolf that was developed for, and integrated into, the Revised Mexican Wolf Recovery Plan (USFWS, 2017). This analysis used a niche-based species distribution modelling approach and incorporated natural and anthropogenic factors, derived from global databases, that previously were identified as influencing wolf population establishment and persistence, including land cover and vegetation, human population density and road density (Carroll

et al., 2014; Jedrzejewski et al., 2004; Oakleaf et al., 2006). Working with the agencies responsible for the management and monitoring of wild ungulate populations, we included information on relative wild prey density for the first time, one of the key factors influencing wolf population success (Fuller et al., 1992, 2003).

2 | METHODS

We carried out the analysis in four steps: (1) modelled the distribution of the grey wolf in the southwestern United States and Mexico using an ensemble niche-based modelling approach; (2) compiled and standardized ecological and anthropogenic habitat variables for Mexico and the United States; (3) modelled the habitat suitability for the Mexican wolf throughout the modelled distribution; and (4) quantified the largest, continuous high-quality habitat patches across its modelled distribution. We describe each step below and include details in the Appendix S1, Detailed methodology.

2.1 | Modelling the distribution of the grey wolf in Mexico and the southwestern United States

The delineation of the historical distribution of Mexican wolves has been controversial during the last two decades of recovery planning (Heffelfinger et al., 2017a; Heffelfinger et al., 2017b; Hendricks et al., 2016, 2019; Leonard et al., 2005). For our analysis, we designated the extent of the modelling area ("M" sensu Barve et al., 2011) from central Utah and Colorado in the United States to southern Mexico (Figure 1). In this way, we included an area beyond the historical distribution of the subspecies and the expanded distribution recognized by Parsons (1996) adopted by the USFWS.

To model the distribution of the grey wolf in the southwestern United States and Mexico, we followed a niche-based species distribution modelling (SDM) approximation. Niche modelling algorithms characterize the ecological niche (sensu Hutchinson, 1957) of a taxon by looking for non-random associations between a collection of occurrence records and environmental conditions of the region where this taxon occurs. Then, similar conditions across the study region are identified and potential distribution is mapped (Guisan & Thuiller, 2005; Guisan et al., 2017; Pearson & Dawson, 2003; Peterson et al., 2011).

2.1.1 | Input data

We established an area ("operational area"; Figure 1) that not only included the geographic delineation of the Mexican wolf historical range proposed by Goldman (1944), Hall (1981) and Nowak (1995), but also the expanded delineation used by the USFWS (Parsons, 1996), based on Bogan and Mehlhop (1983), who incorporated *C. l. mogolionensis* and *C. l. monstabilis* into *C. l. baileyi*. Therefore, we included the totality of records of specimens recognized as *Canis lupus baileyi*

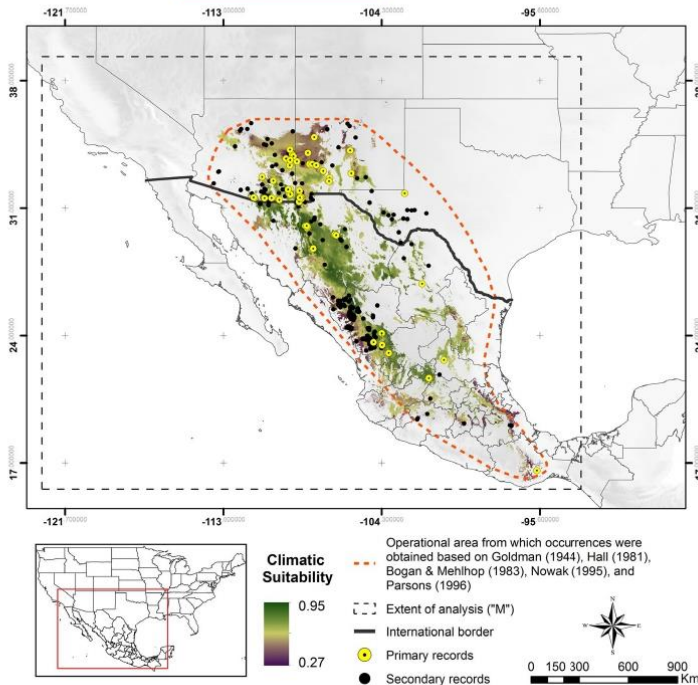


FIGURE 1 Occurrence records used for the construction of niche models. Primary records (yellow dots) were used for calibration and secondary records (black dots) for validation. The dashed orange area was established to obtain the gray wolf occurrences and was delineated based on the taxonomic classification for *Canis lupus baileyi* by Goldman (1944), Hall (1981) and Nowak (1995), and the extended range proposed by Parsons (1996), based on Bogan and Mehlhop (1983). The dashed square represents the extent of analysis ("M" sensu Barve et al., 2011)

by all the authors, but also the records within the operational area of specimens classified as *C. l. baileyi*, *C. l. mogollensis*, *C. l. nubilus*, *C. l. youngi* or *C. l. monstabilis*, depending on the author. We acknowledge that our operational area includes areas of intermixing between the Mexican wolf and its neighbouring subspecies, but because range limits are not rigid and our knowledge of them is incomplete, any delineation will be somewhat imprecise.

We gathered grey wolf occurrences within this operational area from the literature (Araiza et al., 2012; Brown, 1983; Goldman, 1944; Hall, 1981; Martínez-Meyer et al., 2006; Nowak, 1995), electronic databases (i.e., GBIF, VertNet) and oral records from local trappers (Brown, 1983; Servín et al., 2007), from 1848 to 1980. We excluded existing records for the Mexican wolf after 1980 because these correspond exclusively to individuals reintroduced or born in the areas designated for its recovery in the United States and Mexico. We reviewed each record and discarded those for which location description was too ambiguous for accurate georeferencing. Next, we divided the records according to their reliability into *primary* (specimens preserved in natural history collections) and *secondary* (observations or interviews with no physical evidence). We used only the primary records to calibrate ecological niche models and secondary records for model validation. Due to the strong clustering observed in the primary records in some areas, we filtered occurrences at 25 km separation distance, that is, we eliminated records that were <25 km apart, aiming to reduce clustering and thus over-representing in the model the environmental conditions of such areas (Boria et al., 2014). To do so, we used the *thin* function in the

spThin R package (Aiello-Lammens et al., 2015). Our final data set consisted of 41 primary and 296 secondary spatially unique occurrences (Figure 1).

We used 19 bioclimatic variables obtained from the WorldClim database (Hijmans, Cameron, et al., 2005; Table S1) and three topographic variables: elevation, slope and topographic heterogeneity from the HYDRO1k database (USGS, 2001). To avoid model overfitting, we used only the most informative variables (>1% contribution) selected via the permutation method implemented in the MAXENT program (Phillips et al., 2004, 2006; Searcy & Shaffer, 2016). The final set included 15 variables at 30 arc seconds (approx. 1 km² spatial resolution (Table S1).

2.1.2 | Ecological niche and distribution modelling

Considering that no single niche modelling algorithm performs better under any condition (Qiao et al., 2015), we tested eight algorithms under default settings: Bioclim, boosted regression trees (BRT), classification and regression trees (CART), generalized additive model (GAM), generalized linear model (GLM), multivariate adaptive regression splines (MARS), maximum entropy (Maxent), random forest (RF), and support vector machine (SVM). We ran all algorithms in the R packages *sdm* (Naimi & Araújo, 2016) and *dismo* (Hijmans, Phillips, et al., 2005), except Maxent, for which we used its stand-alone interface (Phillips et al., 2006; see Detailed methodology in Appendix S1). All models had a final spatial resolution of 30 arc seconds.

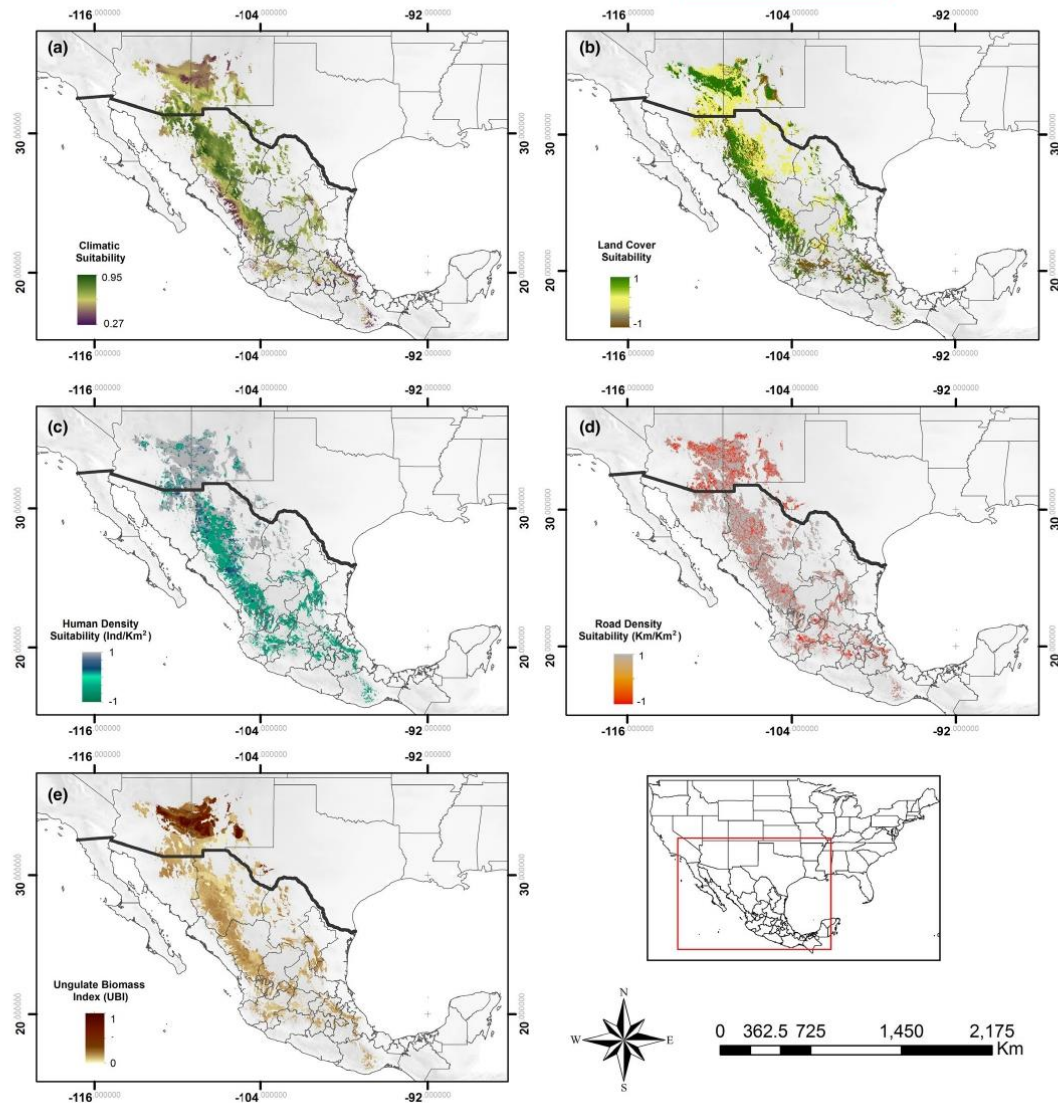


FIGURE 2 Individual suitability maps of environmental and anthropogenic variables rescaled to generate the composite habitat suitability model, (a) climate, (b) land cover, (c) human density, (d) road density, and (e) Ungulate Biomass Index (UBI)

We converted the resulting continuous maps into binary (presence-absence, Figure S1) based on a 10-percentile threshold value to account for undetected uncertainty/error in occurrences (Liu et al., 2005), and validated each model using a combination of four metrics: omission and commission errors (i.e., the number of presences predicted as absences and vice versa), true skill statistic (TSS) and a chi-square test (Allouche et al., 2006; Fielding & Bell, 1997). Then, we generated a consensus map with the four algorithms

that performed best by summing each binary map, selected the areas where two or more models coincided and converted that into a binary map, resulting in the modelled distribution map (i.e., areas where suitable climatic conditions for the Mexican wolf exist, Figure S2). We approximated the historical distribution of Mexican wolves from the modelled distribution map (Figure S2) by clipping off climatically suitable areas in biogeographic provinces with no historical occurrence records of the subspecies, that is Mediterranean

California (Comer et al., 2003) and Baja California (Morrone, 2005), assuming that such biogeographic boundaries have represented barriers to the dispersal or establishment.

Finally, we characterized climatic suitability across our modelled distribution of Mexican wolves based on the notion that optimal conditions for a species prevail towards the ecological centroid of its multidimensional niche (Hutchinson, 1957; Maguire, 1973). We estimated the distance to the ecological niche centroid as a biologically meaningful measure of environmental suitability (Manthey et al., 2015; Martínez-Meyer et al., 2013; Osorio-Olvera et al., 2019, 2020; Yañez-Arenas et al., 2012). To do so, we calculated the multivariate Euclidean distance of each pixel to the multidimensional mean in environmental space (i.e., the niche centroid). Then, we rescaled these distances from 0 to 1, where 0 corresponded to the least climatically suitable areas and values near one corresponded to pixels with the highest suitable conditions (Martínez-Meyer et al., 2013; Yañez-Arenas et al., 2012).

2.2 | Environmental and anthropogenic habitat variables

We considered the following natural variables for the habitat analysis: (1) the climatic suitability score described above; (2) land cover and vegetation types; and (3) ungulate biomass. The anthropogenic variables considered were as follows: (1) human population density and (2) road density. All variables were clipped to our modelled distribution map of the Mexican wolf (Figure 2a) and resampled from their native spatial resolution to 30 arc seconds (approx. 1 km²) to have the same extent and spatial resolution for further analysis.

2.2.1 | Land cover and vegetation types

We used land cover information for the entire study region generated by the European Space Agency (CCI-LC, 2015). This map represents the major land cover and vegetation types of the world produced for 2015 at a spatial resolution of 300 m. We performed a use/availability analysis for the Mexican wolf via a chi-square test (Table S2). Finally, the land cover layer was standardized to values from -1 to 1 based on the proportional occurrence of wolf records in the different land cover classes in the raster calculator of ArcGIS 10.2 (ESRI, 2014; see Appendix S1).

2.2.2 | Human population density

We used the Gridded Population of the World, ver. 4 (GPWv4) raster map (CIESIN-FAO-CIAT, 2005) at 1-km resolution. We rescaled the original density values from -1 to 1 using the raster calculator of ArcGIS 10.2 (Figure S3). Negative values represent human population densities unfavourable for the Mexican wolf under three scenarios (optimistic, intermediate and pessimistic). Threshold

values for those scenarios were defined by experts participating in the Mexican wolf Recovery Workshop in April 2016. Based on Mladenoff et al. (1995), we established a threshold value of 1.52 humans/km² for the pessimistic scenario, so we rescaled pixel values below this density from 0 to 1 (with 1 being a human population density = 0), and we rescaled values above this threshold from 0 to -1 (where -1 was the maximum population density in the region). We calculated 1 and 2 SE above the pessimistic threshold resulting in a human population density of 3.13 humans/km² and 4.74 humans/km², which corresponded to the threshold values of the intermediate and optimistic scenarios, respectively. Then, these layers were also rescaled from -1 to 1.

2.2.3 | Road density

We used two data sources for roads: OpenStreetMap (<http://www.openstreetmap.org/>), downloaded from Geofabrik (<http://download.geofabrik.de/>), which is a vector map of the roads of the world at a maximum scale of 1:1,000 in urban areas, and we complemented this information with a road map for Mexico at a scale of 1:250,000 (INEGI, 2015). From these two maps, we selected paved roads and dirt roads suitable for two-wheel-drive vehicles and combined them into one consistent layer. From the unified, binational map we calculated road density (linear km/km²) using the Line Density function in ArcGIS 10.2. Previous studies have found that wolves can persist in human-dominated landscapes with varying road density thresholds, ranging from 0.15 to 0.74 km/km² before wolf populations are affected (Fuller et al., 1992; Mladenoff et al., 1995, 2009; Sazatornil et al., 2016; Thiel, 1985; Vickery et al., 2001). Road density values were rescaled from -1 to 1 in the same way as we did with the human density map to construct pessimistic, optimistic, and intermediate scenarios (Figure S4) using the following threshold values: 0.74 km/km² for the optimistic, 0.15 km/km² for the pessimistic and the average of these two values, 0.445 km/km², for the intermediate.

2.2.4 | Ungulate density

We used ungulate density estimations in the United States and Mexico to calculate an Ungulate Biomass Index (UBI) across wolf modelled distribution (Table S3). The UBI is a standardized value that uses a weighting factor based on mean animal mass to compare relative biomass available across different predator-prey systems (Fuller et al., 2003). Ungulate density estimates in the United States came from aerial surveys of elk (*Cervus canadensis*), mule deer (*Odocoileus hemionus*) and white-tailed deer (*O. virginianus*) in 23 Game Management Units (GMUs) in Arizona and seven in New Mexico. In New Mexico, survey observations of mule and white-tailed deer were aggregated and could not be used for species-specific analysis. For Mexico, we used white-tailed deer density estimates from camera-trap surveys conducted from 2012 to 2014 in Sonora and Chihuahua (López-González, García-Chávez,

TABLE 1 Model performance metrics for binary maps generated by ecological niche modelling algorithms

Metrics	Bioclim	BRT	CART	GAM	GLM	Maxent	RF	SVM
OER	0.23	0.06	0.15	0.13	0.02	0.07	0.19	0.03
CER	0.18	0.38	0.14	0.13	0.42	0.12	0.04	0.27
TSS	0.60	0.56	0.72	0.74	0.55	0.81	0.77	0.70
Chi-squared	928.88	402.05	1,513.69	1,312.72	352.03	1,768.84	4,091.42	753.43
p-value	<.001	<.001	<.001	<.001	<.001	<.001	<.001	<.001

Note: Bold numbers correspond to the selected algorithms for the ensemble.

Abbreviations: BRT, boosted regression trees; CART, classification and regression Trees; CER, commission error rate; GAM, generalized additive model; GLM, generalized linear model; Maxent, maximum entropy; OER, omission error rate; RF, random forest; SVM, support vector machines; TSS, true skill statistics.

et al., 2014; López-González et al., 2012, 2013, 2015) and from 193 *Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre* (UMAs) in four states of Mexico: Sonora, Chihuahua, Durango, and Sinaloa, from 1999 to 2010 (Servín et al., 2008, 2018). We also used camera-trap surveys for mule deer density estimates in northern Mexico (López-González, Lara Díaz, et al., 2014).

After preliminary analyses to model the UBI across the study area, we made several adjustments to improve the accuracy of our predictions for each species (see Appendix S1). We analysed range-wide density estimations for the three ungulate species using a generalized linear model (GLM) and random forest (RF) modelling to establish the best parameters to estimate UBI. For calibrating the model, we used 15 climatic, topographic and ecological variables (selected from an initial set of 27 based on their levels of significance; Table S4). We measured the reliability of individual species' models with a Pearson correlation analysis (r^2) and Akaike's information criterion (AIC). We calculated the UBI within the modelled distribution considering the ungulate abundance/density information and a weighting factor (β) for each species (see Appendix S1). We built the UBI distribution maps of each species across the whole study area in QGIS (QGIS Development Team, 2016) using the best fit GLM/RF models. Then, the UBI map of each species was clipped to its known distribution using the IUCN polygon maps (IUCN, 2016; Figure S5). The three individual UBI maps were summed together in QGIS to produce a combined UBI map (Figure S6), which was then clipped to our modelled distribution and finally rescaled from 0 to 1 to match the other layers for the habitat suitability model. This map represented the first spatial layer ever developed to estimate relative ungulate biomass available to Mexican wolves across their range.

2.3 | Habitat suitability models

We implemented an additive model with the rescaled variables to produce two sets of habitat models, with and without the UBI map, to assess the sensitivity to this variable. For models without UBI, we summed the climatic suitability model (with values from 0 to 1) + land cover + human density + road density maps (all with a scale of -1 to 1) using the raster calculator in ArcGIS 10.2; hence, values of the resulting map could range from -3 to 4. For models including the

rescaled UBI map (with values from 0 to 1), we added this variable to the previous maps; thus, the resulting maps could hold values from -3 to 5. Consequently, values lower than zero represented unsuitable areas, whereas positive values represented progressively higher habitat quality.

We built pessimistic, intermediate and optimistic scenarios based on the three versions of human and road density maps, whereas climatic suitability and land cover maps were fixed for all scenarios. We present results for the intermediate scenario (optimistic and pessimistic scenarios can be found in Appendix S1, Figures S7 and S8). Finally, we identified and quantified the areas of high-quality habitat across the modelled distribution of the Mexican wolf in each scenario using the *aggregate polygons* tool of ArcGIS 10.2. To identify large areas of high-quality habitat, we selected groups of pixels in the upper quartile for each scenario with and without UBI (≥ 3.57 and ≥ 2.513 , respectively) that represented areas $\geq 2,500$ km² in which high-quality pixels were not separated by more than 10 km.

3 | RESULTS

3.1 | Distribution modelling of the grey wolf in the southwestern United States and Mexico

According to validation metrics, the niche modelling algorithms that performed best were Maxent, RF, CART, and GAM (Table 1). The resulting ensemble model showed that the ecological conditions defining the modelled distribution of the grey wolf in this region extended from central Arizona and New Mexico and western Texas in the United States, southwards to Mexico along the Sierra Madre Occidental and in scattered mountain ranges in the Sierra Madre Oriental, along the Transvolcanic Belt, and in the high sierras of Oaxaca (Figure 1).

3.2 | Environmental and anthropogenic habitat variables

The climatic suitability map showed that the highest suitability scores were found in the western portion of the modelled distribution

TABLE 2 Percentage of the UBI variance explained and mean of squared residuals of the GLM/RF models for the three ungulates

Species	% of variance explained (r^2)	Mean of squared residuals
Elk	43.5	9.33
Mule deer	25.49	0.2
White-tailed deer	9.39	1.94

(Sierra Madre Occidental) and in smaller scattered areas in the Sierra Madre Oriental, in northeastern Mexico (Figure 1).

The resulting land cover preference map shows that the largest areas with adequate natural vegetation cover for the Mexican wolf were in the Mogollon Rim area in Arizona and New Mexico and in the Sierra Madre Occidental, in Mexico (Figure 2b). Those were also the areas with the lowest human population density (Figure 2c) and road density (Figure 2d). Other minor areas with similar conditions were scattered in southern Arizona, southern New Mexico and northeastern Mexico.

Ungulate density estimations were affected by methodological differences between sources of data. In general, the variance explained with the RF regression models was relatively high for elk but low for the mule deer and white-tailed deer (Table 2). Low r^2 values for deer data were a consequence of the large dispersion of density data values, where wide variability existed within and among similar climate and topographic conditions. Despite this, we found a relationship with predictor variables, which suggests that the model conservatively estimates the central tendency for the broader landscape of interest here. The pattern reflected by the combined UBI maps of the three species showed that UBI values were much higher where elk occurred in Arizona and New Mexico than in the rest of the modelled distribution. Elk is the largest of all three ungulates and is naturally absent in Mexico (Carrera & Ballard, 2003), so it was not a natural prey item throughout most of Mexican wolf historical range (Figure 2e).

3.3 | Habitat suitability without the Ungulate Biomass Index (UBI)

Results of the additive habitat suitability models excluding the UBI for the intermediate scenario indicated that large areas (>98,000 km²) of high-quality habitat exist for Mexican wolves mainly in Arizona and New Mexico in the United States and the Sierra Madre Occidental, with scattered smaller suitable areas in the Sierra Madre Oriental, in Mexico (Table 3). Although high-quality patches remain in the Mexican Transvolcanic Belt and southwards, these are not large enough or sufficiently connected to form continuous areas, and thus are not suitable to maintain long-term Mexican wolf populations (Figure 3a). In the United States, high-quality areas were located in the MWEPA. In Mexico, the Sierra Madre Occidental held large

TABLE 3 Area estimates (km²) of high-quality patches for the intermediate scenario without and with the UBI layer (see Figure 3 for reference of the spatial distribution of the four regions)

Region	Area without UBI	Area with UBI
Arizona and New Mexico (MWEPA)	33,093	33,020
Northern Sierra Madre Occidental	22,509	18,922
Southern Sierra Madre Occidental	36,286	25,196
Sierra Madre Oriental	6,339	4,508
Total	98,227	81,646

areas of high-quality habitat concentrated in two main regions, one in western Chihuahua and eastern Sonora, and the other in Durango southwards to western Zacatecas and northern Jalisco. The Sierra Madre Oriental held high-quality areas, but mountain ranges in that region are naturally more fragmented than in the Sierra Madre Occidental (Figure 3a).

We calculated the area of high-quality habitat patches (upper quartile) in the four regions with the largest contiguous areas: (1) Arizona and New Mexico, (2) Northern Sierra Madre Occidental, (3) Southern Sierra Madre Occidental and (4) Sierra Madre Oriental (Table 3). Individually, the Southern Sierra Madre Occidental region held the largest amount of high-quality habitat, followed by the Arizona–New Mexico region, the Northern Sierra Madre Occidental and Sierra Madre Oriental (Table 3). The two large areas of suitable habitat in the Sierra Madre Occidental, although presented separately, are extensively connected by suitable habitat of variable quality, forming the largest continuum of habitat for the Mexican wolf (Figure 3a).

3.4 | Habitat suitability including the Ungulate Biomass Index (UBI)

When the UBI layer was included in the model, the general geographic patterns remained unchanged, but the estimated amount of high-quality habitat changed in most areas (Figure 3b). The Arizona–New Mexico region maintained almost the same amount (>33,000 km²) of high-quality habitat as the scenarios without UBI, but Northern and Southern Sierra Madre Occidental and Sierra Madre Oriental had relatively smaller areas of high-quality habitat (Table 3). This is not surprising as the Arizona–New Mexico region held the highest UBI due to the presence of all three ungulate species. In contrast, only white-tailed deer occur naturally in most wolf habitat in Mexico. The addition of UBI data changed the amount of high-quality habitat in Mexico in a relative sense because rangewide values were rescaled, thereby reducing the relative proportion of high-quality habitat in Mexico compared to the United States.

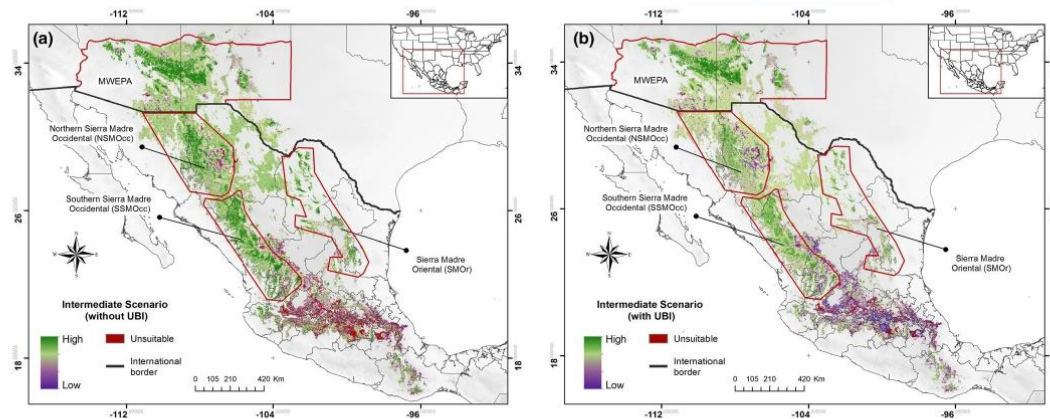


FIGURE 3 Intermediate habitat suitability scenarios for the Mexican wolf based on the combination of climatic suitability, land cover use, human population density and road density (a); plus UBI (b)

4 | DISCUSSION

The recovery of Mexican wolves has been a tremendous endeavour undertaken by governments, scientists and conservation agencies in the United States and Mexico over the last 40 years (CONANP, 2009; Moctezuma-Orozco et al., 2011; Servin et al., 2008; Siminski, 2016; USFWS, 1982). Today, more than 190 Mexican wolves roam free in two areas designated for their recovery, with at least 163 individuals in the United States (USFWS, 2020) and about 30 in Mexico (CONANP, 2020). However, the long-term persistence of this subspecies will be enhanced with additional recovery areas, highlighting the need for a comprehensive analysis of habitat suitability for the Mexican wolf throughout its historical range to identify potential areas to conduct specific investigations of local conditions, both ecological and sociological, to select suitable release sites.

We first determined the geographic extent of ecological conditions that potentially could have supported the Mexican wolf. Different niche-based distribution models concordantly identified a region that included central Arizona and New Mexico southwards into Mexico. This area was then the logical focus of the subsequent evaluation of habitat suitability to refine the areas that meet the ecological conditions that could maximize the probability of successful recovery. Therein, we identified large enough areas (>81,000 km²) of highly suitable habitat to support the recovery of the Mexican wolf, both in Mexico and in the United States (Figure 3, Table 3).

4.1 | Habitat suitability for the Mexican wolf

One of the limitations to evaluate habitat suitability for the Mexican wolf has been a lack of information on prey availability (Araiza et al., 2012; Carroll et al., 2003, 2014). In this analysis, we addressed this limitation for the first time by modelling relative ungulate density across the entire range of the Mexican wolf using empirical data

to calculate an Ungulate Biomass Index (UBI, Fuller et al., 2003). Ungulate density is higher at the northern periphery of suitable range in central Arizona and New Mexico primarily because of the presence of elk and mule deer (Figure 2e), and more effective protection and management of ungulate populations than in Mexico. Elk did not historically occur in Mexico (Carrera & Ballard, 2003), and desert mule deer occur mainly at lower elevations. Therefore, wolves in Mexico have historically had a more diverse diet of smaller prey items (Saldivar Burrola, 2015) and thus suitability of Mexican wolf habitat there may not have been so closely related to ungulate density as it was in the United States. Regardless, based on our field knowledge of the study region, we consider that the habitat suitability model including the UBI is more realistic, so we focus our discussion based on this scenario (Figure 3b).

Highly suitable areas are concentrated in four main regions: (1) the Mogollon Rim and areas to the south (MR; where the MWEPA is located); (2) Northern Sierra Madre Occidental (NSMOcc); (3) Southern Sierra Madre Occidental (SSMOcc); and (4) Sierra Madre Oriental (SMOr; Figure 3b). These areas maintain habitat connectivity within and among them, but all have different ecological, social and political landscapes that may favour or limit Mexican wolf recovery.

The MR holds the largest contiguous area of high-quality habitat when all factors are considered together (climate, land cover, human population, roads and UBI; Table 3). Despite its geographic location on the northern edge of suitable habitat for the Mexican wolf (Figure 1), the high density of elk, as well as habitat and ungulate management practices in the MWEPA has made this area conducive to successful recovery of Mexican wolves. Interestingly, not all the MWEPA is occupied by the subspecies; there are extensive areas in MR adjacent to the current distribution where wolves have not established. The ecological reasons for this lack of expansion are unknown, but some plausible, non-exclusive hypotheses include: (1) wolf densities and prey availability within core area have not reached

the point to force expansion; (2) high mortality rates in areas where people are unaccustomed to wolves; (3) high mortality rates of dispersing wolves; (4) lack of detection of a small number of wolves; and (5) this northern ecological zone represents environmental conditions that are peripheral to those in which the Mexican wolf evolved. Our analyses partially support hypothesis (5), but further data and analyses are needed to clarify this intriguing question.

The NSMOcc and SSMOcc also hold extensive areas of highly suitable habitat interspersed in a mosaic of varying quality habitat (Figure 3). The smaller Mexican wolf evolved preying on Coues' white-tailed deer (*Odocoileus virginianus couesi*) and smaller mammals and birds (Brown, 1983), but seems to have benefited from the multispecies ungulate guild in the northern periphery of its historical range. Finally, the SMOcc also holds patches of high-quality habitat and may also play a role in the recovery of wolf populations, but the mountain ranges in that region are naturally smaller and more sparsely distributed than in the SMOcc (Figure 3). This analysis shows that there is ample high-quality habitat in Mexico for the Mexican wolf to be recovered in its historical range.

4.2 | Comparison with other habitat suitability analyses

Most previous habitat suitability analyses have focused only on select geographic areas in the United States or Mexico, in part because of the lack of comparable source data for the two relevant countries (Araiza et al., 2012; Carroll et al., 2004, 2006, 2014). Carroll et al. (2004) used what geospatial data and tools were available at the time to evaluate habitat throughout the Mexican wolf's historical range and extralimital areas to the north, prior to wolves being released in Mexico. However, their analysis was influenced by the application of a differential spatial adjustment to base mortality risk that decreased the suitability of most habitat in Mexico and boosted suitability of extralimital areas, such as the privately owned Vermejo Park Ranch and Grand Canyon National Park. Despite these adjustments, they concluded that Mexico had suitable quality habitat to sustain 2,600 Mexican wolves (Carroll et al., 2004). On the other hand, the work of Araiza et al. (2012) was not intended to be a comprehensive analysis of Mexican wolf historical range, but rather an evaluation of six areas identified by knowledgeable biologists as holding potential for wolf recovery in Mexico. Unfortunately, this analysis has been portrayed inaccurately (Carroll et al., 2014; Hendricks et al., 2017) as evidence that Mexico does not have enough suitable habitat for wolf recovery.

Hendricks et al. (2016) addressed the question of the historical distribution of the Mexican wolf under an ecological niche modelling approach and analysed habitat suitability across the entire range, integrating land cover and human population density information. However, their results differed substantially from ours and warrant further discussion.

We found problems in several steps taken by Hendricks et al. (2016) to produce their niche models that we detail in Appendix S1, Extended discussion. First, the authors built two

different niche models with Maxent (Phillips et al., 2004, 2006), one "typological," using occurrence records from individuals morphologically recognized as Mexican wolves, and another "genealogical," in which they included additional occurrences from individuals belonging to a genetic cluster referred to as the "southern clade" (Hendricks et al., 2016, 2019; Leonard et al., 2005), but morphologically recognized as a different subspecies. The records used for the typological model were highly clustered and did not include available records associated with museum specimens in the southern portions of the historical distribution of the Mexican wolf. Because the authors did not reduce the sampling bias, the resulting model included areas that the Mexican wolves rarely occupied, such as the lowlands of the Chihuahuan Desert (Brown, 1983; Gish, 1977; McBride, 1980). Furthermore, the genealogical model was more problematic. Besides including seven additional northern wolf samples—including one from Nebraska and two from Utah—Hendricks et al. (2016) changed the parameterization of Maxent without explanation to produce a more widespread distribution (Merow et al., 2013), resulting in a misleading model extending far to the north of the known historical and extended distribution, even as far north as Oregon (Goldman, 1944; Hall, 1981; Heffelfinger et al., 2017a; Nowak, 1995; Parsons, 1996). Nonetheless, even with these changes, the resulting model still did not capture the locations of four of the seven "southern clade" northern wolf records. In our analysis, we used similar sources to obtain the occurrence records, but we avoided these pitfalls and obtained a distribution model that better resembles the historical and extended distribution of this subspecies (Figure 1).

Another substantial difference between our results and those of Hendricks et al. (2016) was that they determined habitat in Mexico, changing abruptly at the international border with the United States, to be mostly unsuitable (Heffelfinger et al., 2017a). The starkly artificial difference at a political boundary and their general depiction of "not suitable" habitat on the Mexican side of the boundary is inconsistent with recent human impact analyses, such as the global data set of the Human Influence Index (WCS-CIESIN, 2005) and two recent countrywide assessments of the human footprint (González-Abraham et al., 2015) and ecological integrity (CONABIO, 2018; Mora, 2017) in Mexico (Figure S9). These independent sources represent a unifying theme that are in agreement with our finding that the Sierra Madre Occidental and the Sierra Madre Oriental currently present mostly high to medium levels of ecological integrity with few heavily impacted areas. In sum, the overly simplistic modelling strategy of Hendricks et al. (2016) and the unexplained inconsistencies in their suitability analysis raise concerns about the reliability of their results for inferring the historical distribution and habitat suitability of the Mexican wolf.

4.3 | Informing recovery actions

Our geographic description of ecological conditions associated with the Mexican wolf's historical occurrences coincides with all historical range delineations, as summarized by Heffelfinger

et al. (2017a), but made before the more recent advocacy of an expanded range to facilitate recovery only in the United States (Carroll et al., 2014; Hendricks et al., 2016, 2017, 2019; Leonard et al., 2005). The latter position seems especially incongruous because the greater part of the historical range of the Mexican wolf was in Mexico (Heffelfinger et al., 2017a; Parsons, 1996). Some have suggested that a significant portion of the subspecies' range must be occupied before delisting (Vucetich et al., 2006); if such a position were adopted, the Mexican wolf could not be recovered without extensive efforts in Mexico. Furthermore, the recovery of a subspecies outside of the ecological conditions in which it evolved is fraught with legal and ecological concerns (Odell et al., 2018).

The Mexican wolf was extirpated both in Mexico and in the United States mainly because of conflicts with livestock operations and not because of habitat destruction. Nonetheless, in past analyses Mexico has been marginalized or parameterized in such a way as to make it appear unsuitable (Carroll et al., 2014; Hendricks et al., 2016, 2019). In contrast, we found that abundant high-quality habitat still exists across the historical range of the Mexican wolf to ensure recovery and allow Mexico to play a vital role in this endeavour.

Until now, all efforts to recover the Mexican wolf in Mexico have focused on the northern portion of the Sierra Madre Occidental (SMO_{cc}). Here, we demonstrate that the alternatives are much broader as large tracts of highly suitable habitat remain in the southern SMO_{cc} and to a lesser extent in the Sierra Madre Oriental. In fact, there is a continuum of suitable habitat among the four regions that we identified in our analyses (Table 3): the SMO_{cc} connects with the Mogollon region through the Madrean Sky Islands; the SMO_{cc} and the Sierra Madre Oriental are connected from the south across the mountains of the states of Jalisco, Zacatecas and San Luis Potosí. Likewise, a connection between the Sierra Madre Oriental and the suitable habitat available in western Texas exists in the Big Bend region, closing the circuit across eastern New Mexico (Figure 3).

Recovery efforts for the Mexican wolf must favour a collaborative process of common conservation interests to strengthen the currently successful binational effort to return Mexican wolves to the landscape where they can play their historical ecological role. Therefore, we suggest building on the present analysis to identify additional candidate areas to implement detailed local ecological and social analyses, including prey availability assessments, potential conflicts with livestock, social tolerance, safety issues for the field teams and the ability to maintain a long-term monitoring programme, all with the inclusion of stakeholders in the process.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Paul Beier, Carlos Carroll, Jeff Dolphin, Phil Hedrick, Alberto Lafon, Mike Phillips, Gary Roemer, Jeff Stetz and Adrian Wydeven, who provided a thorough review and valuable comments to the report delivered to the U.S. Fish and Wildlife Service (USFWS) that was the basis of this contribution. Also, we thank the USFWS

for organizing and all the experts who attended the Mexican wolf Recovery Workshops for their discussions and ideas that greatly improved this analysis, in alphabetic order: Francisco Abarca, Sherry Barrett, José Bernal, Kevin Bunnell, Martin Bushman, Florentino Chillopa, Ismael Cruz, Lizardo Cruz, Matthew Clement, Mónica de la Fuente, Jim deVos, Maggie Dwire, Sara Eno, Rich Fredrickson, Kim Hersey, Nalleli Lara-Díaz, Randy Larsen, Rurik List, Craig McLaughlin, Tracy Melbiness, Phil Miller, Eric Odell, Mike Phillips, Eric Rominger, Matthias Sayer, Peter Siminski, Doug Smith, Ernest W. Taylor, John Vucetich, Seth Willey, Roberto Wolf and Adrian Wydeven. Many people provided useful information on the ecology of Mexican wolves: Edward Davis, Genevieve Fuller, Julia Smith and Jeff Dolphin from the AZGFD generously provided data from the free-ranging wolves in the United States. Nalleli Lara-Díaz, Christian Aguilar-Miguel, Carmen Chávez-García, Dora Carreón-González, F. Castro-Campos and Luis González-Saravia helped with the prey data in Mexico. The Arizona Game and Fish Department (project number 2016-0429) and PAPIIT-UNAM (project number IN212217) provided financial support for the study. AGB and ZYGS thank the CONACyT for the scholarships 176133/176133 and 333463/230736, respectively, and the Posgrado en Ciencias Biológicas and Posgrado en Ciencias de la Sostenibilidad, UNAM, for all their support in their PhD programmes.

PEER REVIEW

The peer review history for this article is available at <https://publons.com/publon/10.1111/ddi.13222>.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The occurrences data base and environmental layers used for modelling are available in CyVerse https://datacommons.cyverse.org/browse/iplant/home/shared/commons_repo/curated/MartinezMeyer_et_al_DivDist_2021

ORCID

Enrique Martínez-Meyer  <https://orcid.org/0000-0003-1184-9264>

Alejandro González-Bernal  <https://orcid.org/0000-0001-9028-6089>

Julián A. Velasco  <https://orcid.org/0000-0002-2183-5758>

Tyson L. Swetnam  <https://orcid.org/0000-0002-6639-7181>

Zaira Y. González-Saucedo  <https://orcid.org/0000-0002-2870-3635>

Jorge Servín  <https://orcid.org/0000-0003-0894-3057>

Carlos A. López-González  <https://orcid.org/0000-0003-2925-9545>

James R. Heffelfinger  <https://orcid.org/0000-0002-2354-9851>

James R. Heffelfinger  <https://orcid.org/0000-0002-2354-9851>

REFERENCES

- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38, 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>

- Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistics (TSS). *Journal of Applied Ecology*, *43*, 1223–1232.
- Araiza, M. (2001). *Determinación de sitios potenciales para la reintroducción del lobo gris mexicano*. MSc thesis, Universidad Nacional de Costa Rica.
- Araiza, M., Carrillo, L., List, R., González, C. A. L., Meyer, E. M., Martínez-gutiérrez, P. G., Moctezuma, O., Sánchez-Morales, N. E., & Servin, J. (2012). Consensus on criteria for potential areas for wolf reintroduction in Mexico. *Conservation Biology*, *26*, 630–637. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01888.x>
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J., & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modelling and species distribution modelling. *Ecological Modelling*, *222*, 1810–1819.
- Bogan, M. A., & Mehlhop, P. (1983). Systematic relationship of grey wolves (*Canis lupus*) in southwestern North America. *Occasional Papers, the Museum of Southwestern Biology*, *1*, 1–21.
- Boria, R. A., Olson, L. E., Goodman, S. M., & Anderson, R. P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, *275*, 73–77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012>
- Brown, D. E. (1983). *The wolf in the southwest: The making of an endangered species*. University of Arizona Press.
- Carnes, R. (2011). *Mexican wolf recovery: Habitat suitability and dispersal potential*. MSc thesis, Duke University.
- Carrera, R., & Ballard, W. B. (2003). Elk distribution in Mexico: A critical review. *Wildlife Society Bulletin*, *31*, 1272–1276.
- Carroll, C., Fredrickson, R. J., & Lacy, R. C. (2014). Developing metapopulation connectivity criteria from genetic and habitat data to recover the endangered Mexican wolf. *Conservation Biology*, *28*, 76–86. <https://doi.org/10.1111/cobi.12156>
- Carroll, C., Phillips, M. K., & López-González, C. A. (2004). *Spatial analysis of restoration potential and population viability of the wolf (Canis lupus) in the southwestern United States and northern Mexico*. Technical Report, July 14. Klamath Center for Conservation Research.
- Carroll, C., Phillips, M. K., López-González, C. A., & Schumaker, N. H. (2006). Defining recovery goals and strategies for endangered species: The wolf as a case study. *BioScience*, *56*, 25–37. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)056\[0025:DRGASF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)056[0025:DRGASF]2.0.CO;2)
- Carroll, C., Phillips, M. K., Schumaker, N. H., & Smith, D. W. (2003). Impacts of landscape change on wolf restoration success: Planning a reintroduction program based on static and dynamic spatial models. *Conservation Biology*, *17*, 536–548. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01552.x>
- CCI-LC – Climate Change Initiative- Land Cover. (2015). *Land Cover CCI. Product user guide Ver. 2*.
- CIESIN-FAO-CIAT – Center for International Earth Science Information Network- United Nations Food and Agriculture Programme- Centro Internacional de Agricultura Tropical. (2005). *Gridded population of the world, version 4 (GPWv4): Population count grid*. NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC).
- Comer, P., Faber-Langendoen, D., Evans, R., Gawler, S., Josse, C., Kittel, G., Menard, S., Pyne, M., Reid, M., Schulz, K., Snow, K., & Teague, J. (2003). *Ecological systems of the United States, A working classification of U.S. terrestrial systems*. NatureServe.
- CONABIO – Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2018). *Índice de Degradación Ecológica (IDE)*. Scale: 1:250000. Retrieved from http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/iddegw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/fgdc_html.xsl&_indent=no
- CONANP – Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2009). *Programa de Acción para la Conservación de la especie: Lobo gris Mexicano (Canis lupus baileyi)*.
- CONANP – Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2011). *Luego de 30 años, el lobo Mexicano se reintegra al norte del país*. Retrieved from <https://www.gob.mx/conabio/prensa/luego-de-30-anos-el-lobo-mexicano-se-reintegra-al-norte-del-pais>
- CONANP – Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2016). *Nacen cuatro crías de lobo Mexicano*. Retrieved from <https://www.gob.mx/conanp/prensa/nacen-cuatro-crias-de-lobo-mexicano-58942?idiom=es-MX>
- CONANP – Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2020). *La CONANP cierra el 2020 con la decimocuarta y decimoquinta liberación de lobo mexicano en la Reserva de la Biosfera Janos, en Chihuahua*. Retrieved from <https://www.gob.mx/conanp/prensa/la-conanp-cierra-el-2020-con-la-decimocuarta-y-decimoquinta-liberacion-de-lobo-mexicano-en-la-reserva-de-la-biosfera-janos-en-chihuahua>
- ESRI – Environmental Systems Research Institute. (2014). *ArcGIS release 10.2*.
- Fielding, A. H., & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, *24*, 38–49. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
- Fuller, T. K., Berg, W. E., Radde, G. L., Lenarz, M. S., & Joselyn, G. B. (1992). A history and current estimate of wolf distribution and numbers in Minnesota. *Wildlife Society Bulletin*, *20*, 42–55.
- Fuller, T. K., Mech, L. D., & Cochrane, J. F. (2003). Wolf population dynamics. In L. D. Mech & L. Boitani (Eds.), *Wolves. Behavior, ecology and conservation* (pp. 161–191). University of Chicago Press.
- Gish, D. M. (1977). *An historical look at the Mexican grey wolf (Canis lupus baileyi) in early Arizona Territory and since statehood*. Technical Report, U.S. Fish and Wildlife Service.
- Goldman, E. A. E. (1944). Classification of wolves. In I. I. Part, I. S. P. Young, & E. Goldman (Eds.), *The wolves of North America* (pp. 389–636). The American Wildlife Institute.
- González-Abraham, C., Ezcurra, E., Garcillán, P. P., Ortega-Rubio, A., Kolb, M., & Bezaury Creel, J. E. (2015). The human footprint in Mexico: Physical geography and historical legacies. *PLoS One*, *10*, 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121203>
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, *8*, 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat suitability and distribution models with applications in R*. Cambridge University Press.
- Hall, E. R. (1981). *The mammals of North America* (2nd ed.). John Wiley & Sons.
- Heffelfinger, J., Nowak, R. M., & Paetkau, D. (2017a). Clarifying historical range to aid recovery of the Mexican wolf. *Journal of Wildlife Management*, *81*, 766–777. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21252>
- Heffelfinger, J. R., Nowak, R. M., & Paetkau, D. (2017b). Revisiting revisiting Mexican wolf historical range: A reply to Hendricks et al. *Journal of Wildlife Management*, *81*, 1334–1337. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21371>
- Hendricks, S. A., Koblmüller, S., Harrigan, R. J., Leonard, J. A., Schweizer, R. M., Vonholdt, B. M., Kays, R., & Wayne, R. K. (2017). Defense of an expanded historical range for the Mexican wolf: A comment on Heffelfinger et al. *Journal of Wildlife Management*, *81*, 1331–1333. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21336>
- Hendricks, S. A., Schweizer, R. M., Wayne, R. K. (2019). Conservation genomics illuminates the adaptive uniqueness of North American grey wolves. *Conservation Genetics*, *20*, 29–43.
- Hendricks, S. A., Sesink Cleve, P. R., Harrigan, R. J., Pollinger, J. P., Freedman, A. H., Callas, R., Figura, P. J., & Wayne, R. K. (2016). Re-defining historical geographic range in species with sparse records: Implications for the Mexican wolf reintroduction program. *Biological Conservation*, *194*, 48–57. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.11.027>

- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2005). *dismo: Species distribution modeling. R package ver. 3.4.0*.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- INEGI – Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. (2015). *Red Nacional de Caminos RNC 2015*. Retrieved from <https://datos.gob.mx/busca/dataset/red-nacional-de-caminos-rnc/resourcer/17357ef9-ceb6-45dc-a37c-60ad728557d4>.
- IUCN – International Union for Conservation of Nature. (2016). *The IUCN red list of threatened species*. Retrieved from <http://www.iucnredlist.org>
- Jedrzejewski, W., Niedzialkowska, M., Nowak, S., & Jedrzejewska, B. (2004). Habitat variables associated with wolf (*Canis lupus*) distribution and abundance in northern Poland. *Diversity & Distributions*, 10, 225–233. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00073.x>
- Leonard, J. A., Vilá, C., & Wayne, R. K. (2005). Legacy lost: Genetic variability and population size of extirpated US grey wolves (*Canis lupus*). *Molecular Ecology*, 14, 9–17.
- Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P., & Pearson, R. G. (2005). Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28, 385–393. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>
- López-González, C. A., García-Chávez, M. C., Aguilar-Miguel, C., González-Saucedo, Z. Y., Mora-Carrillo, F., Manzanero-Barrera, G., Ahumada-Hernández, R. I., Lara-Díaz, N. E., Coronel-Arellano, H., & Martínez-Meyer, E. (2013). *Monitoreo y manejo de la población reintroducida de lobo mexicano*. Final Report, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- López-González, C. A., García-Chávez, C., Gutiérrez-García, D., Aguilar-Miguel, C., Astorga-Domínguez, M., Vera-Ramírez, M. S., Ávila-Aguilar, D., Lara-Díaz, N. E., Saldívar, L., & Camargo-Aguilera, G. (2015). *Conservación de la población de lobo mexicano en la Sierra Madre Occidental*. Final Report, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- López-González, C. A., García-Chávez, C., Lara-Díaz, N. E., Aguilar-Miguel, C., Mora-Carrillo, F., Astorga-Domínguez, M., Ahumada-Hernández, R. I., Romero, A., Parra-Jaquez, G., & Martínez-Meyer, E. (2014). *Monitoreo y manejo de la población reintroducida de lobo mexicano*. Final Report, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Programa de Especies en Riesgo – PROCER.
- López-González, C. A., Lara-Díaz, N. E., Coronel-Arellano, H., Ávila-Aguilar, D., & Cruz Torres, M. F. (2014). Abundance of mule deer in Northern Sonora and Chihuahua, Mexico. In M. Mitchell, J. A. Newell, J. A. Gude, K. M. Proffitt, & K. Emerson (Eds.), *Proceedings of the 10th Biennial Western States and Provinces Deer & Elk Workshop*, 2013. (pp. 94–101). Montana Fish, Wildlife and Parks.
- López-González, C. A., Lara-Díaz, N. E., González-Bernal, A., González-Saucedo, Z. Y., Aguilar-Miguel, C., García-Chavez, M. C., Ávila-Aguilar, D., Cruz-Torres, M. F., Gutiérrez-González, C. E., Coronel-Arellano, H., & Delfin-Alfonso, C. A. (2012). *PACE: Lobo gris mexicano, implementación y seguimiento al programa de monitoreo del lobo gris mexicano (Canis lupus baileyi)*. Final Report, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Maguire, B. (1973). Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *The American Naturalist*, 107, 213–246. <https://doi.org/10.1086/282827>
- Manthey, J. D., Campbell, L. P., Saube, E. E., Soberón, J., Hensz, C. M., Myers, C. E., Owens, H. L., Ingenloff, K., Peterson, A. T., Barve, N., Lira-Noriega, A., & Barve, V. (2015). A test of niche centrality as a determinant of population trends and conservation status in threatened and endangered North American birds. *Endangered Species Research*, 26, 201–208. <https://doi.org/10.3354/esr00646>
- Martínez-Gutiérrez, P. G. (2007). *Detección de áreas de actividad potenciales para la reintroducción del lobo mexicano (Canis lupus baileyi) en México*. MSc thesis, Inst. de Ecología, A.C.
- Martínez-Meyer, E., Díaz-Porras, D., Peterson, A. T., & Yañez-Arenas, C. (2013). Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. *Biology Letters*, 9, 20120637. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0637>
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A. T., Servín, J. I., & Kiff, L. F. (2006). Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*, 40, 411–418. <https://doi.org/10.1017/S0030605306001360>
- McBride, R. T. (1980). *The Mexican wolf (Canis lupus baileyi): A historical review and observations on its status and distribution*. Progress Report, U.S. Fish and Wildlife Service.
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. Jr. (2013). A practical guide to MaxEnt for modelling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36, 1058–1069.
- Mladenoff, D. J., Clayton, M. K., Pratt, S. D., Sickley, T. A., & Wydeven, A. P. (2009). Change in occupied wolf habitat in the Northern Great Lakes Region. In A. P. Wydeven, T. R. Van Deelen, & E. J. Heske (Eds.), *Recovery of gray wolves in the Great Lakes Region of the United States: An endangered species success story* (pp. 119–138). Springer.
- Mladenoff, D. J., Sickley, T. A., Haight, R. G., & Wydeven, A. P. (1995). A regional landscape analysis and prediction of favorable grey wolf habitat in the Northern Great Lakes Region. *Conservation Biology*, 9, 279–294.
- Moctezuma-Orozco, O., Coronel-Arellano, H., González-Bernal, A., Lara-Díaz, N. E., López-González, C. A., Caballero-Quiroz, H., García-Duraz, F., Zamora-Barcenas, D. F., Carreón-Arroyo, G., & Gutiérrez-Bravo, J. C. (2011). *Reintroducción del Lobo Mexicano (Canis lupus baileyi) en la Sierra Madre Occidental, México*. Final Report, Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad.
- Mora, F. (2017). Nation-wide indicators of ecological integrity in Mexico: The status of mammalian apex-predators and their habitat. *Ecological Indicators*, 82, 94–105. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.06.030>
- Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76, 207–252. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2005.002.303>
- Naimi, B., & Araújo, M. B. (2016). sdm: A reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography*, 39, 368–375. <https://doi.org/10.1111/ecog.01881>
- Nelson, E. W., & Goldman, E. A. (1929). A new wolf from Mexico. *Journal of Mammalogy*, 10, 165–166. <https://doi.org/10.2307/1373839>
- Nowak, R. M. (1995). Another look at wolf taxonomy. In L. N. Carbyn, S. H. Fritts, & D. R. Seip (Eds.), *Ecology and conservation of wolves in a changing world*. (pp. 375–397). University of Alberta.
- Oakleaf, J. K., Murray, D. L., Oakleaf, J. R., Bangs, E. E., Mack, C. M., Smith, D. W., Fontaine, J. A., Jimenez, M. D., Meier, T. J., & Niemeyer, C. C. (2006). Habitat selection by recolonizing wolves in the Northern Rocky Mountains of the United States. *Journal of Wildlife Management*, 70, 554–563. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[554:HSBRW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[554:HSBRW]2.0.CO;2)
- Odell, E. A., Heffelfinger, J. R., Rosenstock, S. S., Bishop, C. J., Liley, S., González-Bernal, A., Velasco, J. A., & Martínez-Meyer, E. (2018). Perils of recovering the Mexican wolf outside of its historical range. *Biological Conservation*, 220, 290–298. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.01.020>
- Osorio-Olvera, L., Soberón, J., & Falconi, M. (2019). On population abundance and niche structure. *Ecography*, 42, 1415–1425. <https://doi.org/10.1111/ecog.04442>
- Osorio-Olvera, L., Yañez-Arenas, C., Martínez-Meyer, E., & Peterson, A. T. (2020). Relationships between population densities and

- niche-centroid distances in North American birds. *Ecology Letters*, 23, 555–564. <https://doi.org/10.1111/ele.13453>
- Parsons, D. (1996). Case study: The Mexican wolf. *New Mexico Journal of Science*, 36, 101–123.
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, 12, 361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araujo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modelling. *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*.
- QGIS Development Team. (2016). *QGIS Geographic Information System ver. 2.8*. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Qiao, H., Soberón, J., & Peterson, A. T. (2015). No silver bullets in correlative ecological niche modelling: Insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology & Evolution*, 6, 1126–1136. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12397>
- Saldívar Burrola, L. L. (2015). *Hábitos alimentarios del lobo mexicano (Canis lupus baileyi) en el noroeste de Chihuahua*. Bachelors' thesis, Universidad Autónoma de Ciudad Juárez.
- Sazatornil, V., Rodríguez, A., Klaczek, M., Ahmadi, M., Álvares, F., Arthur, S., Blanco, J. C., Borg, B. L., Cluff, D., Cortés, Y., García, E. J., Geffen, E., Habib, B., Iliopoulos, Y., Kaboli, M., Krofel, M., Llana, L., Marucco, F., Oakleaf, J. K., ... López-Bao, J. V. (2016). The role of human-related risk in breeding site selection by wolves. *Biological Conservation*, 201, 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.022>
- Searcy, C. A., & Shaffer, H. B. (2016). Do ecological niche models accurately identify climatic determinants of species ranges? *The American Naturalist*, 187, 423–435. <https://doi.org/10.1086/685387>
- Servín, J., Carreón-González, D. E., Castro-Campos, F., Huerta-García, A., & Garza, M. (2018). *Las Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMA) en el noroeste de México: Análisis de 10 años*. Universidad Autónoma Metropolitana - Xochimilco.
- Servín, J., González-Saravía, L. F., Armella, M. A., Sánchez, N., Rojas-Tomé, J., List, R., López-González, C. A., & Moctezuma, O. (2008). *Seis estudios técnicos de la disponibilidad de presas y de diagnóstico de la percepción social en los sitios potenciales identificados para la reintroducción del lobo mexicano en los estados de Sonora, Chihuahua, Durango, Coahuila, Nuevo León y Zacatecas*. Final Report, Universidad Juárez del Estado de Durango – Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Servín, J., Martínez-Meyer, E., Martínez-Gutiérrez, P. G., Rodríguez Maturino, A., Chacón de la Cruz, C., & González Saravía, L. F. (2007). *Distribución histórica, prospección actual y áreas potenciales para reintroducir lobo mexicano (Canis lupus baileyi) en Durango, sur de la Sierra Madre Occidental, México*. Final Report, Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad.
- Siminski, D. P. (2016). *Mexican wolf, Canis lupus baileyi*. International Studbook. Living Desert Museum.
- Thiel, R. P. (1985). Relationship between road densities and wolf habitat suitability in Wisconsin. *American Midland Naturalist*, 113, 404–407. <https://doi.org/10.2307/2425590>
- USFWS – U.S. Fish and Wildlife Service. (1976). Determination that two species of butterflies are threatened species and two species of mammals are endangered species. *Federal Register*, 41, 17733–17740.
- USFWS – U.S. Fish and Wildlife Service. (1982). *Mexican wolf recovery plan*, Albuquerque, New Mexico, USA: Southwest Region (Region 2). U.S. Fish and Wildlife Service.
- USFWS – U.S. Fish and Wildlife Service. (2017). *Mexican wolf recovery plan*. First revision. Southwest Region (Region 2).
- USFWS – U.S. Fish and Wildlife Service. (2020). *Mexican wolf population rises to at least 163 animals*.
- USGS – U.S. Geological Survey. (2001). *HYDRO1k Elevation derivate database* [Dataset]. Geological Survey Earth Resources Observation and Science (EROS) Center.
- Vickery, J. A., Tallwin, J. R., Feber, R. E., Asteraki, E. J., Atkinson, P. W., Fuller, R. J., & Brown, V. K. (2001). The management of lowland neutral grasslands in Britain: Effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology*, 38, 647–664. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00626.x>
- Vucetich, J. A., Nelson, M. P., & Phillips, M. K. (2006). The normative dimension and legal meaning of Endangered and Recovery in the U.S. Endangered Species Act. *Conservation Biology*, 20, 1383–1390. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00493.x>
- WCS-CIESIN – Wildlife Conservation Society - Center for International Earth Science Information Network. (2005). *Last of the Wild Project, Version 2 (LWP-2): Global Human Influence Index (HII) Dataset (Geographic)*. NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC), Columbia University.
- Yañez-Arenas, C., Martínez-Meyer, E., Mandujano, S., & Rojas-Soto, O. (2012). Modelling geographic patterns of population density of the white-tailed deer in central Mexico by implementing ecological niche theory. *Oikos*, 121, 2081–2089. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20350.x>

BIOSKETCH

The research team is part of the Mexican wolf Recovery Group that was assembled by the U.S. Fish and Wildlife Service with the aim of collating and generating new information to include in the Recovery Plan.

Author contributions: E.M.M. and A.G.B. conceived the idea and strategy of analysis. E.M.M., A.G.B., J.V., T.L.S. and Z.Y.G.S. designed the study and developed the analysis. J.S., C.A.L.G., J.K.O., S.L. and J.R.H. collected data and developed different parts of the analysis. E.M.M. led the writing. All authors contributed substantially to discussions, ideas and revisions to the text and approved the submission.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section.

How to cite this article: Martínez-Meyer E, González-Bernal A, Velasco JA, et al. Rangewide habitat suitability analysis for the Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*) to identify recovery areas in its historical distribution. *Divers Distrib*. 2021;27:642–654. <https://doi.org/10.1111/ddi.13222>

CAPÍTULO 3

Densidad y abundancia de ungulados silvestres a escala de paisaje en el noroeste de México y suroeste de Estados Unidos

CAPÍTULO 3

Densidad y abundancia de ungulados silvestres a escala de paisaje en el noroeste de México y suroeste de Estados Unidos

Resumen del artículo

Los ungulados pueden modificar los ecosistemas a través de su influencia directa o indirecta en las comunidades vegetales. Además de ser especies de importancia económica para el humano, al ser las presas principales para los carnívoros de mayor talla, su ecología está estrechamente ligada a sus patrones de distribución y abundancia, por lo que estimaciones confiables sobre su abundancia poblacional son importantes para la toma de decisiones y conservación de especies de grandes carnívoros, en especial para proyectos de reintroducción, como es el caso del lobo mexicano. En el presente estudio realicé un esfuerzo de monitoreo durante 2017-2019 usando trampas cámara en 5 sitios dentro de los parches de alta calidad de hábitat del lobo mexicano. Con un esfuerzo cercano a 60,000 noches trampa y aplicando modelos para especies sin marcaje (conteos espaciales y modelos Royle-Nichols), estimé la densidad y abundancia de tres especies de ungulados; el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el venado bura (*O. hemionus*) y el wapití (*Cervus canadensis*). En el parche Arizona-Nuevo México las densidades de venado cola blanca, venado bura y wapití fueron de 0.443 ind/km², 2.42 ind/km² y 0.951 ind/km², respectivamente y la densidad de venado cola blanca en el parche Sierra Madre Occidental (SMOcc) norte fue de 0.525 ind/km², mientras que en el parche SMOcc sur fue de 0.487 ind/km². Usando los modelos de abundancia de Royle-Nichols, estimé 132,600 venados cola blanca, 166,700 venados bura y 193,200 wapití en el parche de Arizona-Nuevo México, mientras que en México, las abundancias de venado cola blanca en el parche SMOcc norte fue de 52,700 individuos y para el parche SMOcc sur fue de 83,100 individuos. Los modelos usados estiman una densidad comparable con otros estudios, siendo las estimaciones de los modelos de Conteos Espaciales menores, en promedio, a

las reportadas previamente, pudiendo representar un umbral mínimo de densidad en la región. Estos resultados representan la primera estimación a nivel regional de la disponibilidad de presas para los carnívoros y además representan una línea base de comparación para futuros estudios sobre densidad y abundancia a nivel regional de estos tres ungulados. El seguimiento del monitoreo será necesario para poder detectar cambios en la estructura poblacional de los ungulados y poder dirigir proponer acciones de conservación y de manejo tanto para los ungulados como para sus principales depredadores, en especial el lobo mexicano.

Introducción

Los ungulados silvestres tienen un papel ecológico y económico muy importante en los socioecosistemas. Económicamente, los ungulados representan una fuente importante de ingresos a nivel local y regional, a través del ecoturismo, cacería deportiva y de subsistencia, y además tienen un alto valor para la sociedad al ser parte de la cultura popular en muchas regiones (Lindsey et al. 2007; Mandujano et al. 2010). De la misma manera, tanto a nivel mundial como en México, los ungulados enfrentan diversas amenazas, tales como el cambio climático, pérdida de hábitat (cambio de uso de suelo y competencia con ganadería) y cacería ilegal (Ripple et al. 2015). Ecológicamente, son especies clave ya que modifican la estructura de la vegetación y sus patrones espaciales mediante el ramoneo y pastoreo y a través de la dispersión de semillas y afectan los patrones espaciales de la vegetación (Goetsch et al. 2011; Pendergast et al. 2015). También, al ser las presas de mayor importancia para muchas especies de grandes carnívoros, influyen en su dinámica poblacional (Vucetich et al. 2002), mostrando una relación positiva entre la biomasa disponible de ungulados y las poblaciones de carnívoros (Carbone and Gittleman 2002), mientras que la disminución de las poblaciones de los ungulados se ha relacionado con incrementos en la depredación de ganado doméstico por los carnívoros (Palmeira et al. 2008; Valeix et al. 2009; Jędrzejewski et al. 2017).

En México y sur de Estados Unidos, existen cuatro grandes carnívoros, el oso

negro (*Ursus americanus*), el puma (*Puma concolor*), el jaguar (*Panthera onca*) y recientemente, debido a un esfuerzo de conservación y reintroducción a la vida libre, el lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*).

En el caso del lobo mexicano, se han realizado diversos estudios que contribuyen a su conservación, siendo el más reciente uno con relación al hábitat disponible para esta especie. En este estudio, Martínez-Meyer et al. (2021) concluyeron que todavía existen áreas con grandes extensiones en México y Estados Unidos con una alta calidad de hábitat dentro de la distribución histórica del lobo mexicano que pueden mantener poblaciones de esta subespecie. En particular, la Sierra Madre Occidental posee dos grandes parches de hábitat con alta calidad para el lobo mexicano, en los estados de Chihuahua y Durango. Una de las conclusiones más significativas de este análisis es que la abundancia de presas es un factor clave para la presencia y establecimiento de manadas de lobo mexicano, por eso los autores recomiendan hacer estimaciones de la abundancia de ungulados de forma comparable (en método y temporalidad) a lo largo de la distribución histórica del lobo mexicano para identificar las zonas con mayor potencial para la reintroducción.

Dentro de la distribución histórica del lobo mexicano se encuentran varias especies de ungulados, siendo tres las de mayor importancia en la dieta de los lobos: el wapití (*Cervus canadensis*), el venado bura (*Odocoileus hemionus*) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). El wapití se distribuye naturalmente sólo en Estados Unidos, mientras que en México sólo se pueden encontrar en algunos ranchos cinegéticos. Los venados bura y cola blanca se pueden encontrar en ambos países; sin embargo, en México, el venado bura se distribuye en zonas abiertas de baja altitud, mientras que el venado cola blanca se encuentra en zonas más boscosas y altas. Aunque los movimientos de dispersión del lobo mexicano en México, pueden coocurrir con la presencia del venado bura en las zonas bajas, las áreas de alta calidad encontradas en el análisis de hábitat remanente se ubican en las zonas altas de encino y pino

ocupadas actualmente sólo por el venado cola blanca. Estas diferencias en la distribución de las tres especies de venado provocan que en las áreas de alta calidad de hábitat remanente dentro de la distribución histórica del lobo mexicano, coexistan las tres especies de cérvidos en los Estados Unidos, mientras que en México solo se encuentra el venado cola blanca.

En un análisis, Mandujano (2004) encontró un incremento en los estudios sobre la ecología de los venados, con énfasis en el venado cola blanca y bura; sin embargo, los estudios sobre abundancia y densidad son escasos, particularmente en la región de la Sierra Madre Occidental. En el caso de las poblaciones en Estados Unidos, se tienen estimaciones de la abundancia de los ungulados mediante conteos aéreos y otras técnicas (Rabe et al. 2002; Bristow et al. 2019), los cuales son realizados anualmente por las agencias estatales de vida silvestre. Estas diferencias hacen imposible realizar estimaciones comparables con la información existente, por ello, el objetivo de este estudio fue estimar la densidad y abundancia de ungulados silvestres en diferentes localidades en la distribución actual e histórica del lobo mexicano en el norte de México y suroeste de Estados. Para ello se realizó trabajo de campo para implementar un sistema de muestreo con cámaras-trampa (CT) y se implementaron modelos para la estimación de la abundancia y densidad para especies que no se pueden identificar a nivel de individuo.

Antecedentes

Existen diversas técnicas para la estimación de la densidad de poblaciones silvestres en general, aunque la mayoría se han enfocado en modelos de captura-recaptura para especies en las que se pueden identificar a los individuos. Para especies que no se pueden identificar a nivel de individuo (sin marcas naturales o artificiales), en los últimos años ha habido un incremento significativo en la diversidad de análisis que se pueden implementar para determinar su abundancia y/o densidad (Gilbert et al. 2021), sobre todo de información derivada de cámaras-trampa (CT).

Las CT tienen varias ventajas que minimizan el sesgo o los errores sobre otros métodos, como los recuentos basados en heces o huellas, conteos aéreos u observaciones directas. Como método indirecto, reduce la interferencia humana, disminuye los errores basados en la subjetividad en la recolección de los datos y recolectan datos las 24 horas del día, aumentando la ventana de tiempo de resultados. A largo plazo, produce resultados comparables en tiempo y espacio y la información obtenida puede ser utilizada para diferentes análisis, tales como modelos de ocupación, patrones de actividad, interacciones bióticas y análisis de diversidad, por lo que las CT se han convertido en una herramienta esencial para los proyectos de conservación para mamíferos medianos y grandes (Rovero and Zimmermann 2016). Su popularidad y creciente uso ha impulsado la diversificación de los métodos de análisis de los datos recabados, siendo los análisis sobre abundancia o densidad uno de los principales focos de investigación y desarrollo de técnicas, tales como los muestreos a distancia (Howe et al. 2017), modelos de encuentros aleatorios (Rowcliffe et al. 2008), modelos de tiempo a evento (time-to-event model), de espacio a evento (space-to-event model) y de muestreo instantáneo (instantaneous sampling model) (Moeller et al (2018), modelos de abundancia de Royle-Nichols (RN) (Royle and Nichols 2003) y los modelos de captura recaptura espacialmente explícitos para especies sin marcaje (Chandler and Royle 2013), que aunque fueron propuestos hace tiempo, recientemente han tomado mayor importancia debido a la cantidad de variantes que incorporan diferentes tipos de información, que en mayor o menor medida ayudan a mejorar la precisión de los modelos.

El modelo RN (Royle and Nichols 2003) estima la abundancia de una población mediante el uso de datos de detección/no detección de muestreos replicados espacial y temporalmente. Una de las dificultades en la estimación de abundancias basadas en muestreos de presencias y ausencias es la capacidad de detectar pseudo-ausencias, esto es cuando el método de muestreo fue incapaz de detectar a la especie, aun cuando ésta estaba presente. El modelo

RN presenta esta ventaja al asumir una detección imperfecta e incluir en su modelo anidado la probabilidad de detección. Para que estos modelos tengan una mayor confiabilidad se requiere cumplir con ciertos supuestos del muestreo, tales como el que las detecciones de los individuos sean independientes, que sea una población cerrada y que la probabilidad de detección sea constante.

Por otro lado, en los últimos años ha habido una gran diversificación en los modelos de análisis para captura-recaptura. Inicialmente estos modelos solo podían ser usados para especies que pueden ser identificadas a nivel de individuo (Royle et al. 2014a). Esto es, que se pueda saber con exactitud dónde, cuándo y cuantas veces es capturado un individuo. Los modelos de captura recaptura, espacialmente explícitos toman en cuenta estos datos para estimar el centro de actividad (s) de cada individuo, que se entiende como el centro del ámbito hogareño. Este centro de actividad lo estima con base en la historia de captura-recaptura y dos parámetros: sigma (tamaño del ámbito hogareño) y lambda (probabilidad de detección). Para especies que no se pueden identificar a nivel de individuo, el quien no está definido, por lo que también se debe estimar a través de las modelaciones, lo que implica una pérdida marginal de exactitud, pero que continúan siendo informativas (Royle and Nichols 2003).

Métodos

Área de estudio: El área de estudio se encuentra en el noroeste de México y al suroeste de Estados Unidos de América. Para la selección de los sitios de muestreo se priorizaron áreas en las que actualmente hay presencia de lobo mexicano (i.e. sitios de reintroducción). En Estados Unidos seleccionamos dos parques nacionales con presencia de esta subespecie en los estados de Arizona y Nuevo México (Parque Nacional Apache y Parque Nacional de Gila) y en México seleccionamos un sitio en Chihuahua en la región de liberación de lobo mexicano. De igual manera, tomando en consideración las áreas de mejor calidad de hábitat para el lobo mexicano (Martínez-Meyer et al. 2021), se escogieron otros dos sitios sin presencia constatada de lobos, uno en Estados

Unidos, en Arizona (Parque Nacional Coconino) y otro más en el estado de Durango, México. Los tres sitios en Estados Unidos, se encuentran en la ecorregión del macizo montañoso del Mogollón. Esta región se ubica transversalmente (en un eje este-oeste) en la parte central de Arizona y Nuevo México y posee diversos ecotonos, lo que le confiere una alta diversidad de aves, mamíferos y plantas, incluyendo varias especies endémicas (Vander Lee et al. 2004). Los dos sitios en México se encuentran en la Sierra Madre Occidental (SMOcc). La SMOcc es la región montañosa de más extensión en México, con altitudes que van desde los 1500 hasta por arriba de los 3000 msnm. Debido a su posición geográfica y topografía, esta región posee una alta diversidad biológica.

Los sitios en México fueron: Rancho El Diablo, que es una propiedad privada y el ejido El Palomo, que es una propiedad comunal. El rancho El Diablo (30.029083°, -108.408596°) está ubicado en el municipio de Casas Grandes, Chihuahua y la vegetación dominante es el bosque de pino-encino con áreas abiertas de pastizal y vegetación riparia. La topografía es irregular, presentando mesetas y cañones profundos con altitudes que van de 1700 a 2400 msnm. Las actividades humanas que predominan son la ganadería y la cacería deportiva, así como la extracción de madera para leña, principalmente de encino (*Quercus* spp.). El ejido El Palomo (25.995585°, -106.291084°) se encuentra ubicado en el municipio de Guanaceví, Durango. La vegetación dominante es el bosque de pino y las altitudes van desde los 2650 a los 3100 msnm. La actividad económica de mayor importancia es la extracción de madera principalmente de pino (*Pinus duranguensis*), mientras que otras actividades presentes son la ganadería y cacería de subsistencia.

Los tres sitios en Estados Unidos fueron: (1) Coconino (34.502148°, -111.163363°), ubicado dentro del Parque Nacional Coconino, al norte de Phoenix y sureste de Flagstaff, Arizona. La vegetación predominante son bosques de pino ponderosa, pino piñonero-junípero y de encino (Vander Lee et al. 2004). Su altitud varía de los 500 hasta los 3800 msnm. Las actividades humanas

presentes en la zona son el ecoturismo y la cacería y presenta un manejo forestal intenso. (2) El sitio Alpine (33.844666°, -109.241964°), ubicado dentro del Parque Nacional Apache, al noroeste del poblado Alpine, Arizona. Presenta zonas boscosas con especies de pino (*Pinus ponderosa*), encino (*Quercus* spp.) mezclada con áreas abiertas de pastizales y zonas quemadas en recuperación, con altitudes que van desde 1000 hasta los 3500 msnm (Vander Lee et al. 2004). Las actividades humanas primordiales son el ecoturismo y la cacería deportiva. (3) Finalmente, el sitio de Gila se encuentra en el Parque Nacional Gila, al sur de Reserve, Nuevo México. Su altitud varía desde los 1200 hasta los 3300 msnm. Los tipos de vegetación son variables, incluyendo comunidades del desierto, bosques de juníperos (*Juniperus* sp.), bosques de pino ponderosa (*Pinus ponderosa*) e importantes comunidades riparias (Vander Lee et al. 2004). Las principales actividades humanas son la cacería deportiva y el manejo forestal.

Fototrampeo: Sobre cada una de estos cinco sitios, para dirigir el muestreo en campo, superpuse una gradilla, con celdas de 2 x 2 km, usando la herramienta de fishnet de ArcGis 10.0 (ESRI 2011). Usando las intersecciones de la gradilla, en cada sitio, coloqué 25 cámaras (Browning Dark ops y Bushnell HD). Las cámaras trampa fueron colocadas en árboles a una altura de aproximadamente 50-80 cm en dirección a pasos de fauna, programadas para funcionar las 24 horas del día y para tomar una serie de tres fotografías cada vez que eran activadas, con un tiempo de inactividad de 1 minuto. Las cámaras permanecieron operando en el mismo lugar durante un periodo que abarcó entre el mes de noviembre 2017 y septiembre 2019 (Cuadro 3. 1). Se usaron baterías de litio (cámaras Browning) y alcalinas (cámaras Bushnell HD). Cada sitio fue visitado al menos dos veces por año para recuperar y cambiar pilas y tarjetas de memoria.

Identificación de especies e historia de detección: Todas las fotografías obtenidas durante el periodo de muestreo fueron clasificadas a nivel de especie por un grupo de seis personas usando guías de mamíferos y mediante la experiencia de los observadores y asignando la etiqueta correspondiente usando un programa de etiquetado (www.digikam.org). Posteriormente, revisé cada

fotografía para determinar que la especie hubiera sido correctamente clasificada. Después de la revisión, extraje los datos solo de las fotografías correspondientes a las especies de ungulados y las ingresé para su análisis usando R (R Development Core Team 2008) y el paquete especializado camtrapR (Niedballa et al. 2016).

Temporadas climáticas consideradas: Cada año de muestreo lo dividí en 3 temporadas. Temporada de lluvias (monsoon - 15 de junio al 15 de octubre), temporada de invierno (winter - 16 de octubre al 31 de marzo) y temporada de primavera (spring - 1 de abril al 14 de junio). De esta forma obtuve seis temporadas a lo largo de todo el monitoreo (Cuadro 3. 1).

Covariables de detección: Para los modelos Royle-Nichols usé las siguientes covariables de detección: distancias a carreteras, a localidades y a cuerpos de agua, el sitio (variable categórica), tipos de vegetación (variable categórica) y la presencia de depredadores y humanos. La información para las covariables de distancia (carreteras, localidades y cuerpos de agua) las obtuve de dos diferentes fuentes. Por un lado, para México usé la base de datos de INEGI (1:250000 y 1:50000; <https://www.inegi.org.mx/app/descarga/>) y por otro lado, para ambos países, consulté la base de libre acceso Open Street Map (<https://www.openstreetmap.org/>). Ambas bases están en formato vectorial, por lo que usando un SIG y la herramienta de distancia euclidiana (Euclidian distance) de módulo Spatial Analyst, obtuve los ráster de distancias con una resolución de 1 km². La variable de sitio representó cada uno de los diferentes sitios de muestreo (Alpine, Coconino, Gila, El Diablo y El Palomo), los tipos de vegetación los obtuve del proyecto Copernicus (<https://land.copernicus.eu/global/>) y la presencia de depredadores y humano las calculé con el Índice de Abundancia Relativa (IAR) de cada cámara correspondiente al periodo analizado. El IAR es una medida que se obtiene dividiendo el número de eventos/detecciones independientes (de cada especie, en este caso se consideraron como independientes, los registros en una misma cámara de cada especie, con al menos 24 horas de separación entre sí) entre el

número de noches trampa que la cámara estuvo funcionando, multiplicado por 100.

Covariables de abundancia: Para los modelos de abundancia de Royle-Nichols y para la correlación de la densidad, usé las siguientes covariables explicativas: altitud, la cual la obtuve a partir de un modelo digital de elevación con una resolución de 30 m disponible por la NASA (www.earthdata.nasa.gov). Usé la paquetería raster (Hijmans and van Etten 2012) del programa R (R Development Core Team 2008) para unir las en mosaico y con la función “terrain” de esta misma paquetería, obtuve los rasters de pendiente y orientación. El índice de verdor (NDVI) se obtuvo de la página de la NASA (www.earthdata.nasa.gov), con una resolución nativa de 230 m². La información del NDVI está disponible en periodos de 15 días, por lo que para obtener un solo valor, calculé el promedio de NDVI en el periodo correspondiente a cada una de las 6 temporadas (Cuadro 3. 1). Finalmente, el raster de cobertura forestal lo obtuve de la página de Global Forest Watch (<https://www.globalforestwatch.org/>) con una resolución nativa de 30 m².

Con el objetivo de realizar los análisis y de extrapolar, a una escala regional, los resultados de los modelos de abundancia Royle Nichols (R-N) y los de densidad (SC), todas las covariables fueron reescaladas a una resolución de 1 km².

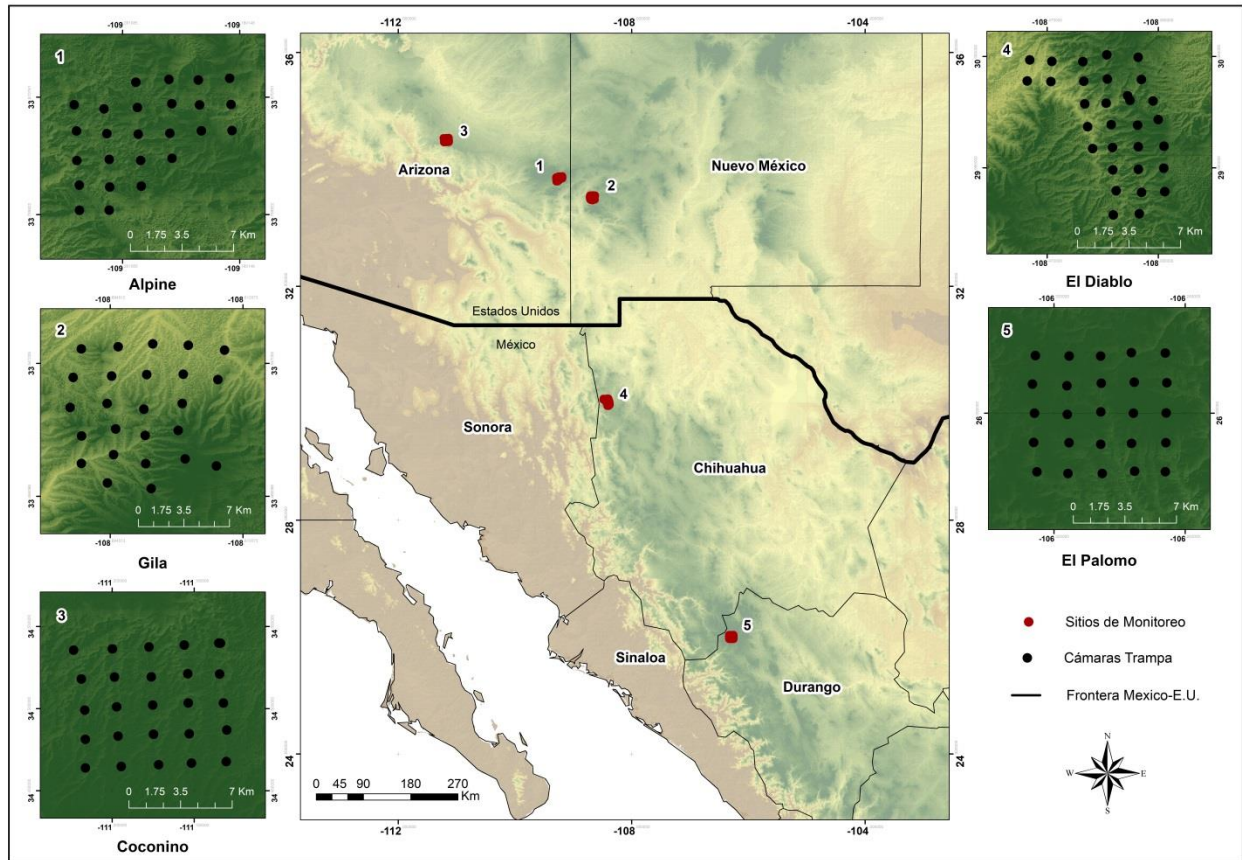


Figura 3. 1 Área de estudio en donde se muestran los parches de alta calidad para el lobo mexicano y los sitios de monitoreo de trampas cámara: 1.-Alpine; 2.-Gila; 3.-Coconino; 4.-El Diablo; 5.- El Palomo.

Cuadro 3. 1. Cámaras usadas y temporadas muestreadas en cada sitio y descripción de las cámaras trampa colocadas en cada sitio de muestreo

	Temporada	Cámaras activas (Promedio)	Total de noches trampa (Suma)	Promedio noches activas (D. E.)	Promedio distancia entre cámaras (D. E.)	Promedio Altitud (D. E.)	Promedio Pendiente (D. E.)	Porcentaje de cobertura forestal (D. E.)
Alpine	1 Winter 2017	23	1752	76.17 (39.12)	1909.24 (71.77)	2655.9 (93.37)	9.05 (5.11)	68.64 (24.31)
	2 Spring 2018	25	1774	70.96 (25.49)				
	3 Monsoon 2018	15	1905	127 (0)				
	4 Winter 2018	25	3232	129.28 (20.94)				
	5 Spring 2019	25	2152	86.08 (16.14)				
	6 Monsoon 2019	21	1550	73.81 (14.71)				
		(22.33)	(12365)	92.28 (33.37)				
Coconino	1 Winter 2017	22	2120	96.36 (7.27)	1892.60 (71.70)	2194.08 (49.2)	9.05 (7.24)	68.38 (25.08)
	2 Spring 2018	25	2039	81.56 (21.71)				
	3 Monsoon 2018	21	2641	125.76 (5.67)				
	4 Winter 2018	25	3399	135.96 (20.49)				
	5 Spring 2019	24	2208	92 (0)				
	6 Monsoon 2019	24	1894	78.92 (19.71)				
		(23.50)	(14301)	101.43 (26.6)				
El Diablo	1 Winter 2017	29	3668	126.48 (1.64)	1818.86 (128.18)	2038.4 (147.8)	8.38 (6.05)	40.16 (26.40)
	2 Spring 2018	31	2612	84.26 (20.08)				
	3 Monsoon 2018	28	3307	118.11 (17.11)				
	4 Winter 2018	29	3299	113.76 (46.02)				
	5 Spring 2019	23	1918	83.39 (18.59)				
	6 Monsoon 2019	17	1035	60.88 (13.45)				
		(26.1)	(15839)	96.98 (33.35)				
Gila	2 Spring 2018	24	1921	80.04 (12.94)	1878.25 (106.65)	2416.8 (182.5)	10.42 (6.48)	70.6 (21.84)
	3 Monsoon 2018	23	2690	116.96 (33.29)				

	4 Winter 2018	25	3506	140.24 (13.48)				
	5 Spring 2019	25	2186	87.44 (15.23)				
	6 Monsoon 2019	22	1533	69.68 (11.71)				
		(23.33)	(11836)	99.46 (32.13)				
	4 Winter 2018	23	2905	126.3 (1.43)				
El Palomo	5 Spring 2019	23	1920	83.48 (17.76)	1930.21	2896.28	10.90 (5.91)	84 (28.32)
	6 Monsoon 2019	17	943	55.47 (1.5)	(52.10)	(105.8)		
		(21.00)	(5768)	91.56 (30.7)				

Historia de captura:

Para los modelos de densidad (SC), separé las fotografías de los ungulados por sexos. Para la identificación de sexos, usé la presencia de astas y tamaño corporal. Cuando existía duda acerca del sexo del individuo, ese registro no lo tomé en cuenta. Cuando detecté individuos de ambos sexos en la misma serie de fotografías, tomé ambos registros. En el caso de juveniles con hembras, con o sin características incipientes de macho, estos juveniles no los catalogué como machos. Cuando detectaba que un mismo individuo permanecía en el mismo lugar durante varias horas (comportamiento de descanso), los subsecuentes registros no fueron tomados en cuenta. Para este análisis, se consideró como eventos independientes aquellas fotografías de la misma especie y sexo separadas por un lapso de al menos 1 hr. Finalmente, para obtener los conteos por ocasión de muestreo, sumé todos los eventos independientes a lo largo del periodo de 24 hrs, lo cual aproxima bien al conteo de individuos totales (Connor et al. 2022). Utilicé una adaptación del modelo propuesto por Chandler y Royle (Chandler and Royle 2013; Royle et al. 2014b), referida en la literatura como conteos espaciales (SC), el cual supone que hay J trampas activas durante K ocasiones en las cuales un número indeterminado de individuos son detectados. Bajo este esquema, los conteos finales se modelan como una función de la distribución espacial de los centros de actividad individuales (s) y una función que describe la disminución en la probabilidad de detección (λ) a medida que aumenta la distancia (medida por un parámetro denominado σ , que representa el radio del ámbito hogareño del individuo) entre este y las estaciones de muestreo (Evans and Rittenhouse 2018).

Los análisis de SC los realicé en R usando el paquete de rjags. La información a priori introducida fue dependiente de cada especie y cada sexo (Cuadro 3. 2). El prior de σ siguió una distribución gamma que varió dependiendo del ámbito hogareño reportado para cada especie. Los modelos se generaron usando tres cadenas con 200,000 iteraciones con una fase de quemado (burn in) de 100,000 después de una fase de adaptación de 2000 iteraciones. La convergencia de los

modelos fue determinada mediante la inspección visual de las gráficas de cada parámetro monitoreado (σ , λ , ψ y densidad). Para estimar el grado de error en los modelos, realicé una simulación con una población virtual de individuos. Usé uno de los sitios de monitoreo (Gila) para ejemplificar la simulación. Modelé una población virtual de 250 individuos y se realizó una simulación de las detecciones de las cámaras (Kery and Royle 2015) usando R. Posteriormente, realicé la estimación de la densidad usando el código arriba mencionado. Los resultados de esta modelación indican que la densidad puede ser subestimada hasta en un 25% (ver material suplementario).

Finalmente, los modelos de cada sitio de estudio se representaron espacialmente en un mapa. Para obtener una densidad final por temporada sumé las densidades obtenidas para cada sexo y para obtener una densidad media por sitio se calculó el promedio de todas las temporadas muestreadas. En los casos en los que no fue posible la separación por sexo, modelé a la especie en general. Para estimar la densidad a escala regional, proyecté con un SIG los datos de densidad promedio por sitio de cada especie y usando la localización geográfica de las cámaras trampa, extraje la densidad calculada en cada uno de estos puntos. Para modelar las relaciones entre la densidad y variables de paisaje (i.e. altitud, pendiente, orientación, NDVI y cobertura) implementé un método de Random Forest (Liaw and Wiener 2002). Finalmente, los resultados fueron representados a una escala regional.

Para el caso de los modelos de abundancia (Royle Nichols), la historia de detección se consideró de forma binaria (presencia/no detección) y tomando como eventos independientes los registros de la misma especie y sexo cada 24 h. El modelo propuesto infiere que la probabilidad de detección depende de la abundancia y debido a que muestreos repetidos permiten estimar esta probabilidad de detección, también puede proporcionar información sobre la abundancia.

Existen ciertos supuestos que se tienen que considerar. Este modelo supone una población cerrada (no existen nacimientos, muertes o migración) y la distribución espacial de los individuos sigue una distribución Poisson. También asume que la probabilidad de detectar un individuo está en función del número de individuos en ese sitio de muestreo y que la probabilidad de detección es igual e independiente entre todos los individuos. También se asume que no hay falsos positivos o pseudo-presencias (mal identificación de la especie) ni dobles conteos, es decir, si un individuo es captado por una estación de monitoreo (i.e., cámara-trampa), este mismo individuo ya no es “recapturado” en esa misma cámara en posteriores eventos de muestreo y que la captura de un mismo individuo en diferentes cámaras es nula, es decir no existe identificación errónea de la especie y los individuos no son contados doblemente.

Cuadro 3. 2. Parámetros a priori usados en los modelos de conteos espaciales

	Sigma (gamma)	Lambda (gamma)	Psi (dbeta)	M	Adaptación	No. de iteraciones	Burn
Wapití	15,7	1.6,8.36	1,1	450	2000	200000	100000
Wapití macho	15,7	1.6,8.36	1,1	450	2000	200000	100000
Wapití hembra	2,2.4	1.6,8.36	1,1	450	2000	200000	100000
Bura	3,1.5	1.6,8.36	1,1	350	2000	200000	100000
Bura macho	2.61, 1.51 7.44,	1.6,8.36	1,1	350	2000	200000	100000
Bura hembra	6.82 5.8,4.	1.6,8.36	1,1	350	2000	200000	100000
Cola blanca	8	1.6,8.36	1,1	350	2000	200000	100000
Cola blanca macho	5.8,4. 8	1.6,8.36	1,1	350	2000	200000	100000
Cola blanca hembra	5.8,4. 8	1.6,8.36	1,1	350	2000	200000	100000

El procedimiento de selección de modelos se hizo de la siguiente manera. Primero, verifiqué que las variables usadas no presentaran una correlación usando la función del factor de inflación de varianza (VIF) del paquete *usdm* y seleccioné solamente aquellas que tuvieran un umbral menor a 4 (Naimi et al. 2014). Posteriormente, para cumplir con los supuestos del modelo, en específico los supuestos de una población cerrada, minimizar los falsos positivos así como disminuir la probabilidad de detectar un mismo individuo en dos diferentes cámaras (durante una misma temporada), seleccioné solo los primeros 30 días de cada temporada. Aunque se sabe que los movimientos de los wapití, la especie de mayor movilidad de los tres ungulados, pueden llegar a ser de 300 a 600 m/día (Ager et al. 2003), el reducir el historial de captura a un lapso menor de 30 días (i.e., 10 y 15 días) afectaba la convergencia de la mayoría de los modelos, por lo que decidí conservar el periodo de un mes. Para la selección de modelos utilicé la función “*dredge*” de la paquetería *MuMin* (Barton 2022), la cual permite realizar todas las combinaciones posibles de un conjunto de covariables.

Para cada especie y cada temporada generé un modelo usando el proceso que comúnmente se realiza, en el que primero se modela la detección y después se estima la abundancia. Para esto, primero elaboré un modelo general que contenía todas las covariables de detección, dejando como modelo nulo la parte de la formula correspondiente a la abundancia. Debido a que en los modelos de abundancia se asume que diferencias en la abundancia causan heterogeneidad en la probabilidad de detección, es necesario reconocer que la variabilidad en la probabilidad de detección es una parte fundamental en este modelo, por lo que, en esta parte, seleccioné aquellos modelos de *detección* con un *dAIC* menor a 2. Posteriormente a cada uno de estos modelos les añadí las covariables de abundancia, dejando fijas las covariables de detección. Finalmente, usando nuevamente la función *dredge*, generé todos los modelos posibles. Los modelos resultantes fueron comparados y seleccioné solo aquellos con un *dAIC* menor a 2. Esto me permitió considerar la variabilidad en la probabilidad de detección e integrarla en un modelo promedio. Los modelos globales fueron usados para

representar las estimaciones de abundancia de cada especie a nivel regional.

Resultados

Obtuve un total de 60,109 noches trampa con un promedio de cámaras activas de 23.27 cámaras/temporada/sitio, permaneciendo activas aproximadamente 96.93 noches por temporada. Las cámaras fueron colocadas a una distancia promedio entre ellas de 1.9 km y una altitud promedio de 2420 m (Cuadro 3. 1).

Densidad

Venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*)

Sitio Alpine

El venado cola blanca solamente se detectó en una temporada (Monsoon 2018) con un índice de abundancia relativa de 0.36 detecciones/100 noches-trampa (Cuadro 3. 3), por lo que la densidad calculada en esta temporada se usó para representar la densidad promedio de este sitio. Las cadenas del modelo mezclaron correctamente en el parámetro de sigma y lambda. Para el caso del parámetro psi no se observó una mezcla adecuada, lo que puede estar afectando el cálculo de N y por tanto la densidad estimada (Material Suplementario). La densidad promedio fue estimada en 0.11 ind/km² con una variación espacial que va desde 0.04 hasta 0.35 ind/km², encontrando una concentración de centros de actividad mayoritariamente al norte y oeste de la red de muestreo de cámaras trampa (Figura 3. 2).

Sitio Coconino

En Coconino, el venado cola blanca pudo ser detectado durante todas las temporadas, excepto en Winter 2017, presentando un IAR promedio de 0.142 detecciones/100 noches-trampa (Cuadro 3. 3). A pesar del bajo número de detecciones, en las 5 temporadas fue posible que los modelos convergieran, como se puede observar en las cadenas de Markov de cada parámetro (Material Suplementario). Durante la temporada de Monsoon 2018 fue posible identificar

por separado los sexos de esta especie, por lo que fue la única temporada en la que se hizo la suma de las densidades para obtener el valor final. Las densidades promedio indican que esta especie se encuentra más densamente ubicada en la parte noreste de la zona de estudio con densidades de 0.12 a 0.36 ind/km² (Figura 3. 3).

Sitio Gila

El venado cola blanca pudo ser detectado durante las 5 temporadas en las que se monitoreo en este sitio, presentando un IAR promedio de 0.61 detecciones/100 noches-trampa, siendo la temporada de Monsoon 2018 cuando más eventos independientes se obtuvieron (Cuadro 3. 3). Este sitio fue el único en Estados Unidos en donde se pudieron identificar ambos sexos durante todas las temporadas. Los modelos bayesianos convergieron adecuadamente, como lo indica la mezcla de las cadenas de Markov en cada temporada y sexo (Material Suplementario). Las densidades promedio (0.13-0.44 ind/km²) muestran una mayor densidad al suroeste de la gradilla de las cámaras-trampa (Figura 3. 4).

Cuadro 3. 3. Índice de Abundancia Relativa; IAR= (Detecciones/noches-trampa)*100

			Winter 2017	Spring 2018	Monsoon 2018	Winter 2018	Spring 2019	Monsoon 2019
Cola blanca	IAR	Alpine	0	0	0.367	0	0	0.000
		Coconino	0	0.196	0.265	0.059	0.130	0.202
		Gila	NA	1.093	0.929	0.428	0.274	0.326
		Diablo	10.060	7.121	9.283	10.549	6.882	5.990
		Palomo	NA	NA	NA	5.164	3.177	5.832
		Alpine	0.628	5.693	10.761	0.619	5.158	10.774
Bura	IAR	Coconino	1.274	1.618	4.392	0.530	2.174	4.952
		Gila	NA	2.603	3.532	1.626	1.921	2.805
		Diablo	NA	NA	NA	NA	NA	NA
		Palomo	NA	NA	NA	NA	NA	NA
		Alpine	13.470	28.523	24.934	21.290	24.396	9.746
Wapití	IAR	Coconino	16.934	32.026	31.768	8.091	27.565	29.308
		Gila	NA	36.700	25.688	4.906	22.004	23.875
		Diablo	NA	NA	NA	NA	NA	NA
		Palomo	NA	NA	NA	NA	NA	NA
		Alpine	13.470	28.523	24.934	21.290	24.396	9.746

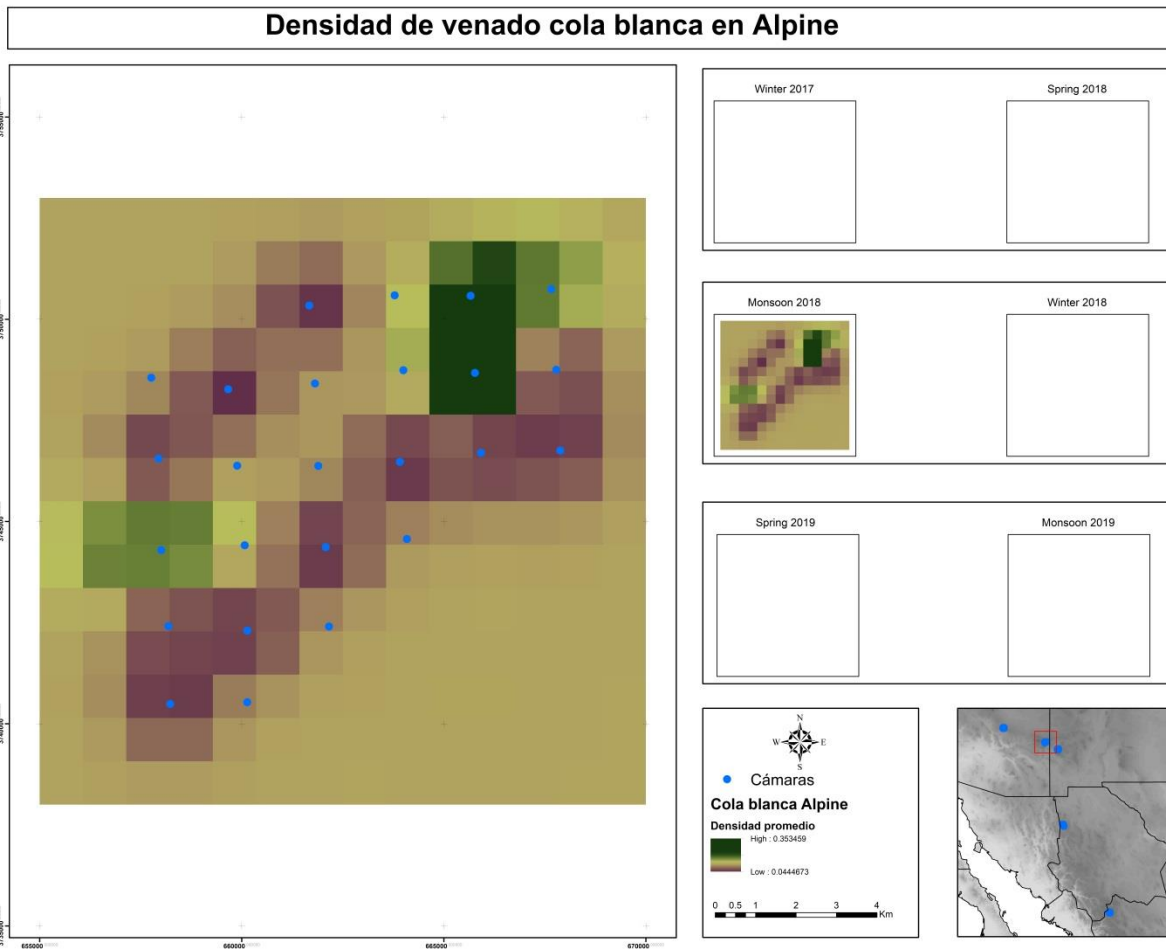


Figura 3. 2. Mapa de densidades de cola blanca en Alpine. Las temporadas sin imagen refieren a la falta de información (cero detecciones) para esta especie durante dicha temporada.

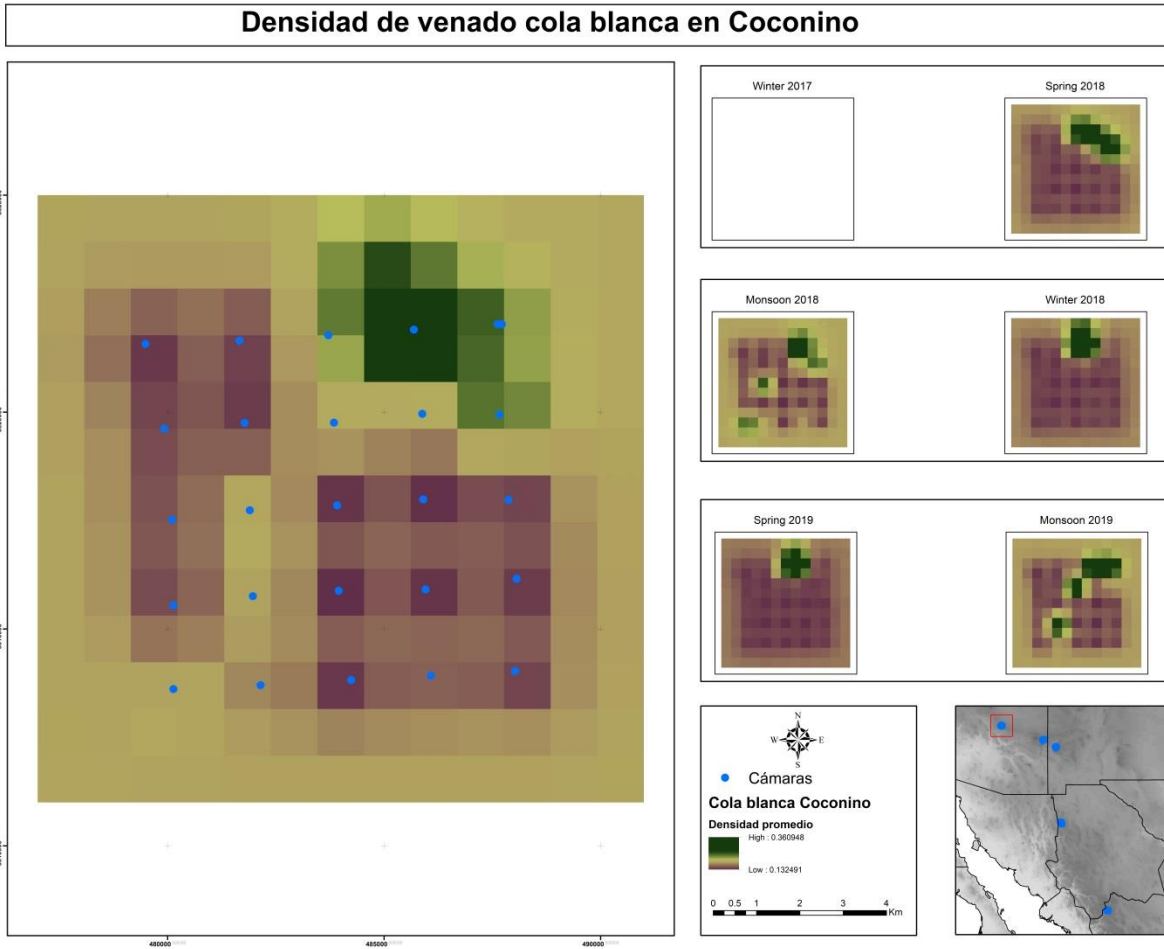


Figura 3. 3. Mapa de densidades de cola blanca en Coconino. Las temporadas sin imagen refieren a la falta de información (cero detecciones) para esta especie durante dicha temporada.

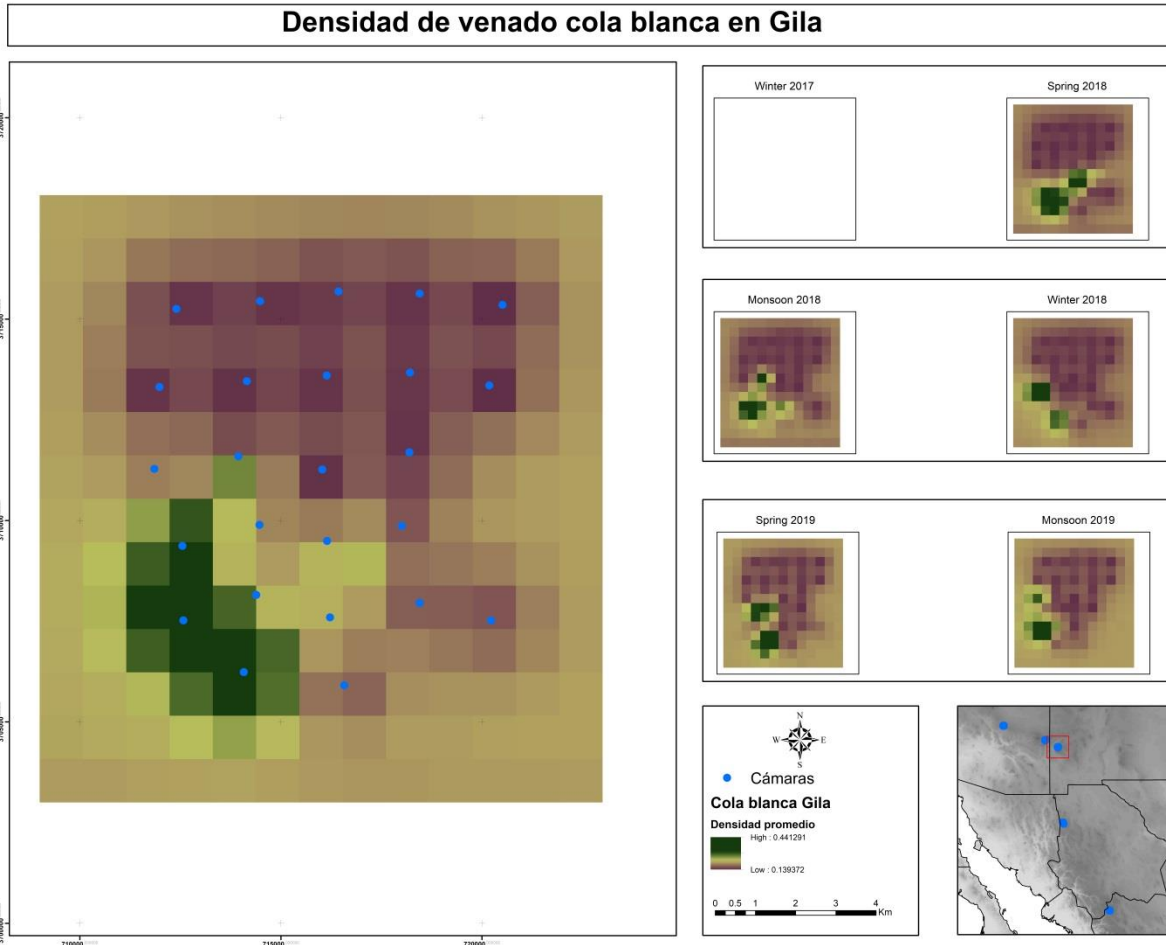


Figura 3. 4. Mapa de densidades de cola blanca en Gila. Las temporadas sin imagen refieren a la falta de información (cero detecciones) para esta especie durante dicha temporada.

Sitio El Diablo

Este sitio presentó el IAR más alto de todos los sitios muestreados, con un promedio de 8.3 detecciones/100 noches-trampa (Cuadro 3. 3). Todas las cadenas de modelos bayesianos presentaron una correcta mezcla, lo que indica convergencia (Material Suplementario). Con un promedio de 220 venados estimados en la zona de estudio, la densidad promedio (0.17-1.72 ind/km²) en este sitio presentó una configuración transversal de noroeste a sureste.

El Palomo

El ejido El Palomo presentó el segundo IAR más alto para el venado cola blanca, con un promedio de 4.72 detecciones/100 noches-trampa (Cuadro 3. 3). De igual manera, las cadenas de Markov convergieron correctamente al presentar una mezcla homogénea (Material Suplementario). Teniendo una estimación promedio de 122 venados, las densidades promedio (0.30- 1.72 ind/km²) muestran que los centros de actividad estimados se concentran al sur y noroeste de la red de cámaras (Figura 3. 6).

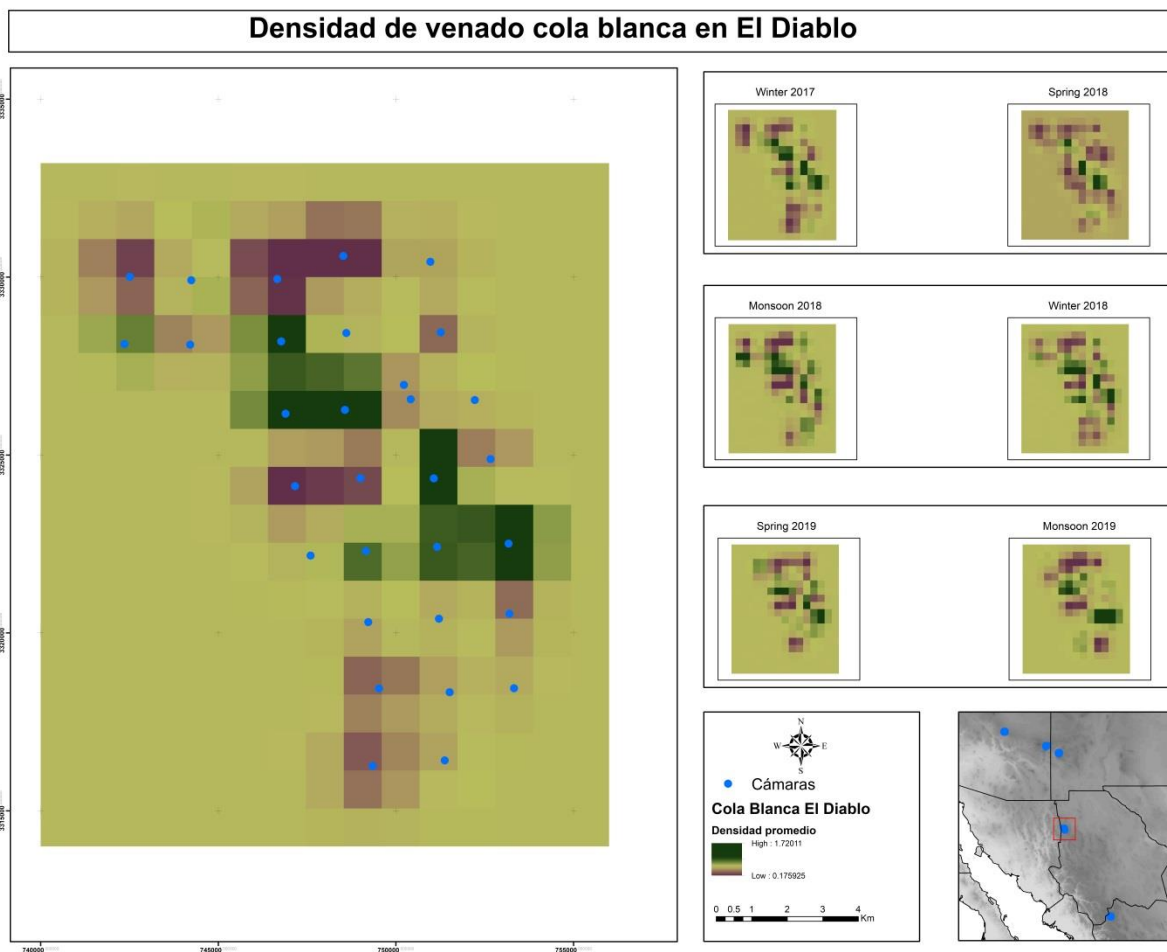


Figura 3. 5. Mapa de densidades de cola blanca en El Diablo.

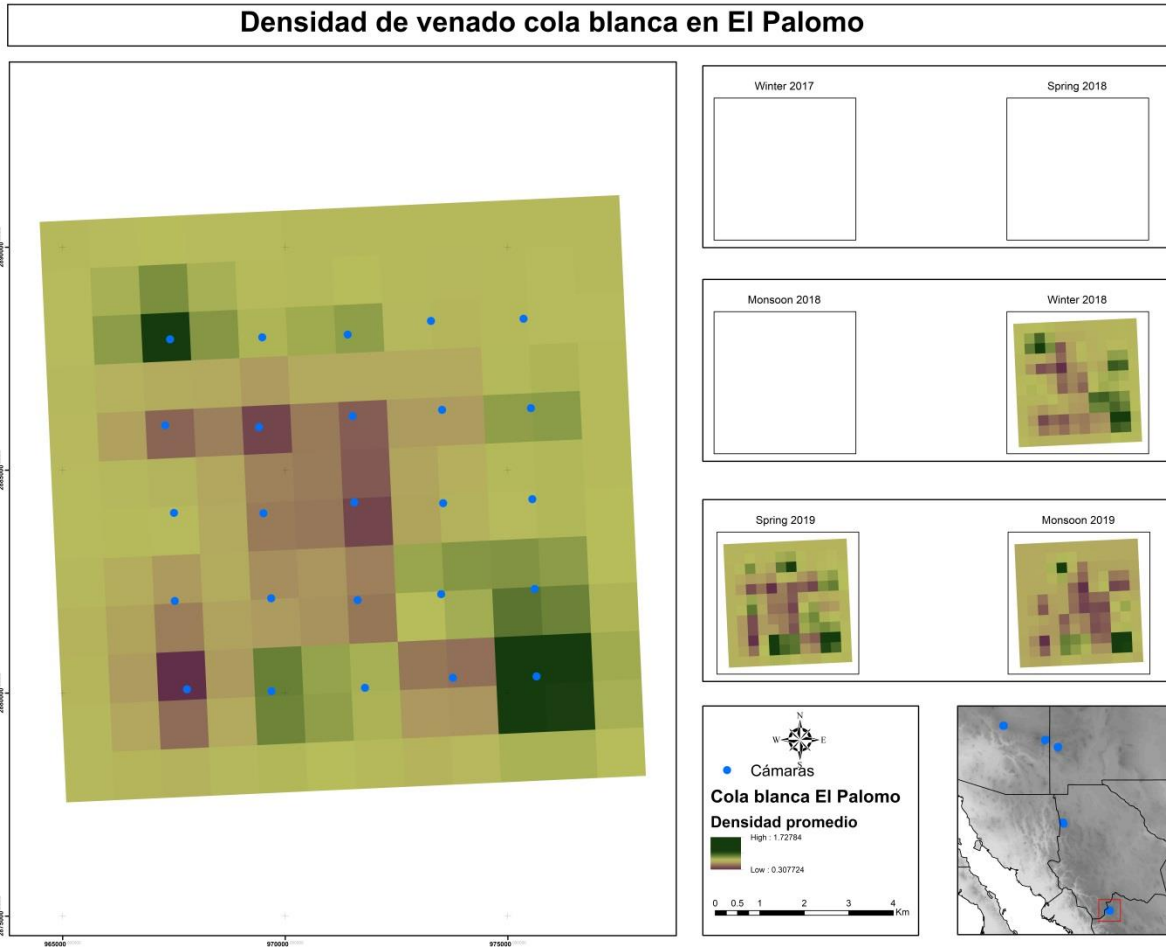


Figura 3. 6. Mapa de densidades de cola blanca en El Palomo. Las temporadas sin imagen refieren a la falta de información (cero detecciones) para esta especie durante dicha temporada.

Venado bura (*Odocoileus hemionus*)

Sitio Alpine

El venado bura en este sitio fue detectado consistentemente durante los 6 temporadas de muestreo (IAR promedio de 5.6 detecciones/100 noches-trampa) y fue posible clasificar a ambos sexos. Las cadenas de Markov presentan una buena mezcla en los parámetros de lambda y sigma, sin embargo, en las temporadas Monsoon 2018, Spring 2019 y Monsoon 2019, para psi se aprecia que faltaron iteraciones para que el modelo pudiera explorar aún mejor y poder

converger correctamente (Material Suplementario). Las densidades promedio estimadas para esta especie van de 0.3 a 1.08 ind/km², teniendo una concentración al noreste y oeste de la red de cámaras (Figura 3. 7).

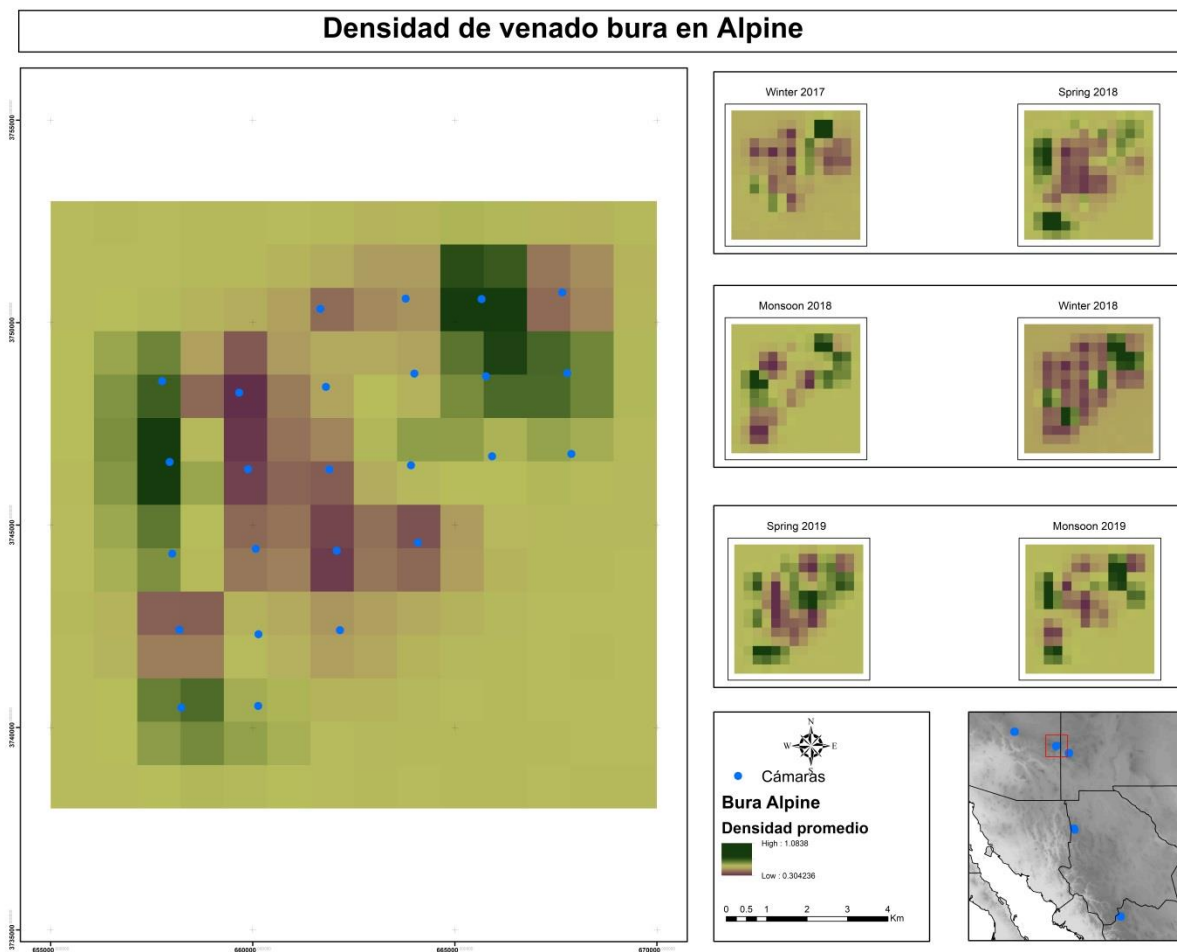


Figura 3. 7. Mapa de densidades de venado bura en Alpine.

Sitio Coconino

El venado bura fue detectado durante todas las temporadas y también fue posible realizar la separación por sexos. El IAR promedio estuvo en 2.4 detecciones/100 noches-trampa (Cuadro 3. 3) siendo las temporadas de Monsoon en las que mayores detecciones se obtuvieron. Todos los parámetros convergieron como se puede apreciar en la mezcla de las cadenas (Material

Suplementario). Las densidades muestran una concentración hacia el norte, en el centro y al sur este de la gradilla de las cámaras con promedios que van de los 2.9-7.46 ind/km² (Figura 3. 8).

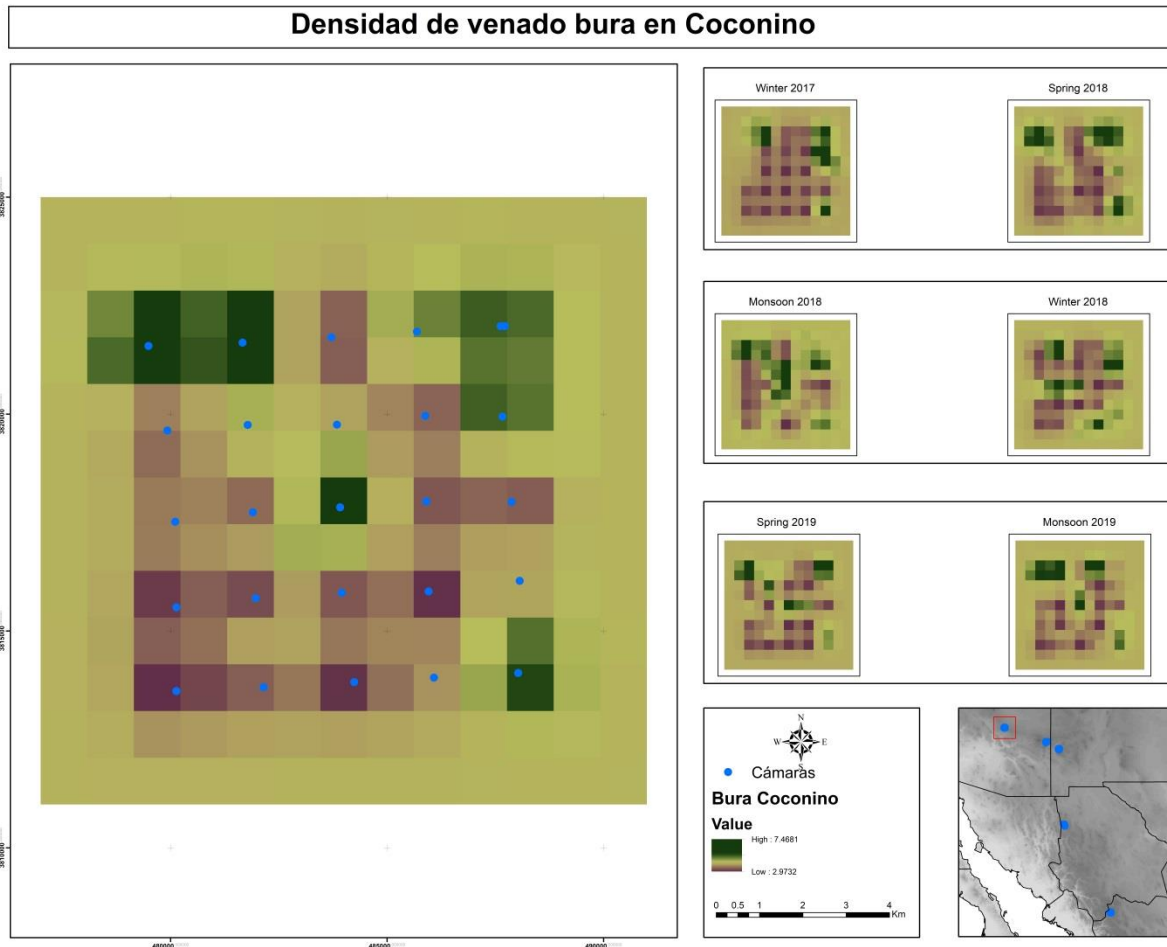


Figura 3. 8. Mapa de densidades de venado bura en Coconino.

Sitio Gila

El IAR promedio para el venado bura en este sitio fue de 2.49 detecciones/100 noches-trampa (Cuadro 3. 3), y al igual que el resto de los sitios en E.U., las temporadas con el mayor número de detecciones fueron las dos de Monsoon. La mezcla de las cadenas en cada uno de los parámetros monitoreados indican que los modelos convergieron (Material Suplementario). Las densidades promedio están entre los 0.54-1.31 ind/km² ubicadas principalmente en el centro y sur de la

red cámaras trampa (Figura 3. 9).

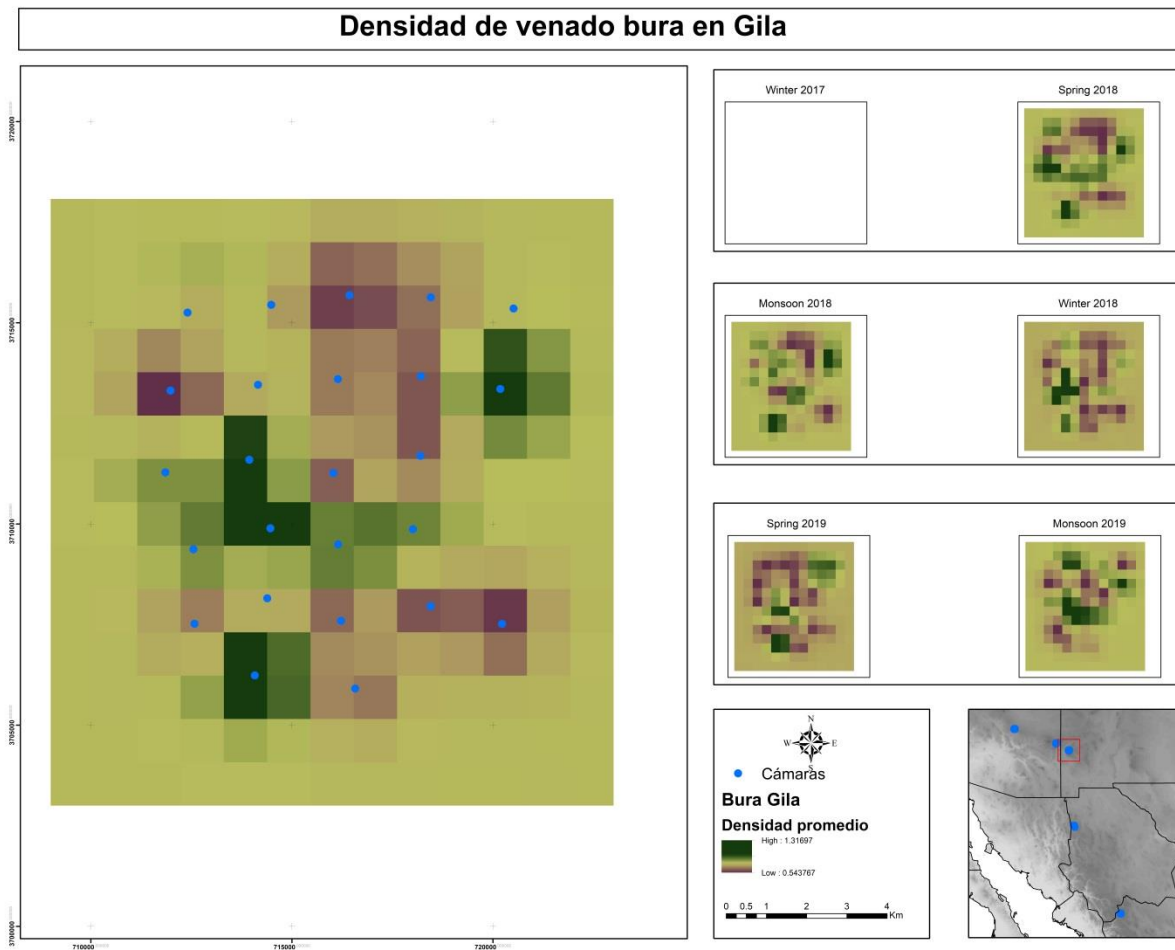


Figura 3. 9. Mapa de densidades de venado bura en Gila. Las temporadas sin imagen refieren a la falta de información (cero detecciones) para esta especie durante dicha temporada.

Wapití (*Cervus canadensis*)

Sitio Alpine

El wapití en este sitio tuvo un IAR de 20.34 detecciones/100 noches-trampa (Cuadro 3. 3). Las cadenas de Markov en general mezclaron bien, sin embargo, para las hembras, el parámetro psi no convergió del todo, lo que ocasionó que el cálculo de la densidad fuera más amplio. La densidad promedio varió de 0.23-2.06 ind/km² con una mayor concentración en el centro y centro norte de la red

de cámaras (Figura 3. 10).

Sitio Coconino

El IAR fue el más alto de los tres sitios en E.U., teniendo un promedio de 24.2 detecciones/100 noches-trampa (Cuadro 3. 3). Las cadenas de parámetros monitoreados presentaron una mezcla adecuada, siendo nuevamente las hembras las que presentaron una falta de convergencia en el parámetro psi. (Material Suplementario). Las densidades en este sitio variaron de 0.5- 3.6 ind/km² teniendo una distribución homogénea (Figura 3. 11).

Sitio Gila

El IAR promedio para este sitio fue de 22.6 detecciones/100 noches-trampa (Cuadro 3. 3), siendo Spring 2018 la temporada de más alto número de detecciones, mientras que Winter 2018 tuvo el IAR más bajo. Las cadenas de Markov presentaron buena mezcla en todos los parámetros excepto para los machos en las temporadas de Spring 2019 y Monsoon 2019 (Material Suplementario). La densidad promedio en el sitio fue de 0.08- 1.18 ind/km² teniendo una distribución hacia el sur suroeste de la red de trampas- cámara (Figura 3. 12).

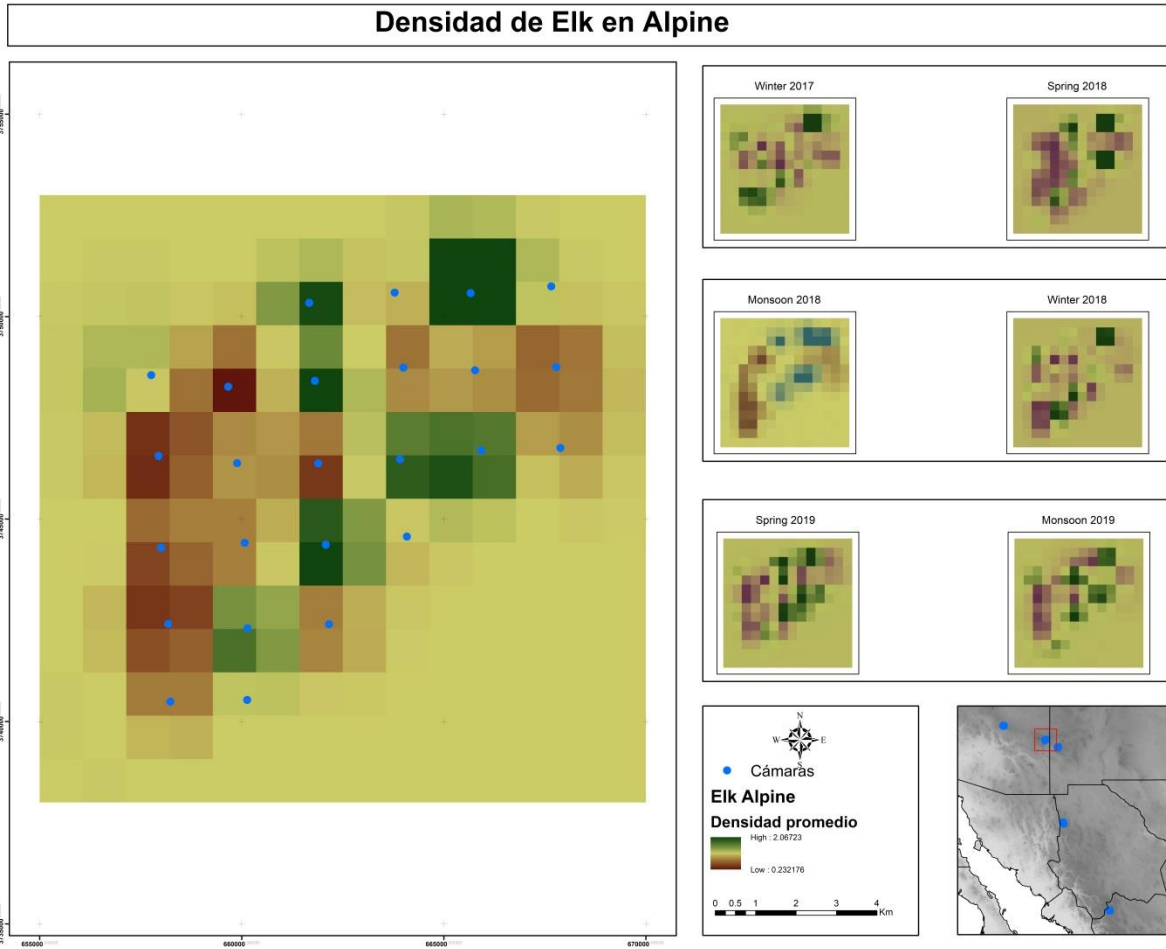


Figura 3. 10. Mapa de densidades de wapití en Alpine.

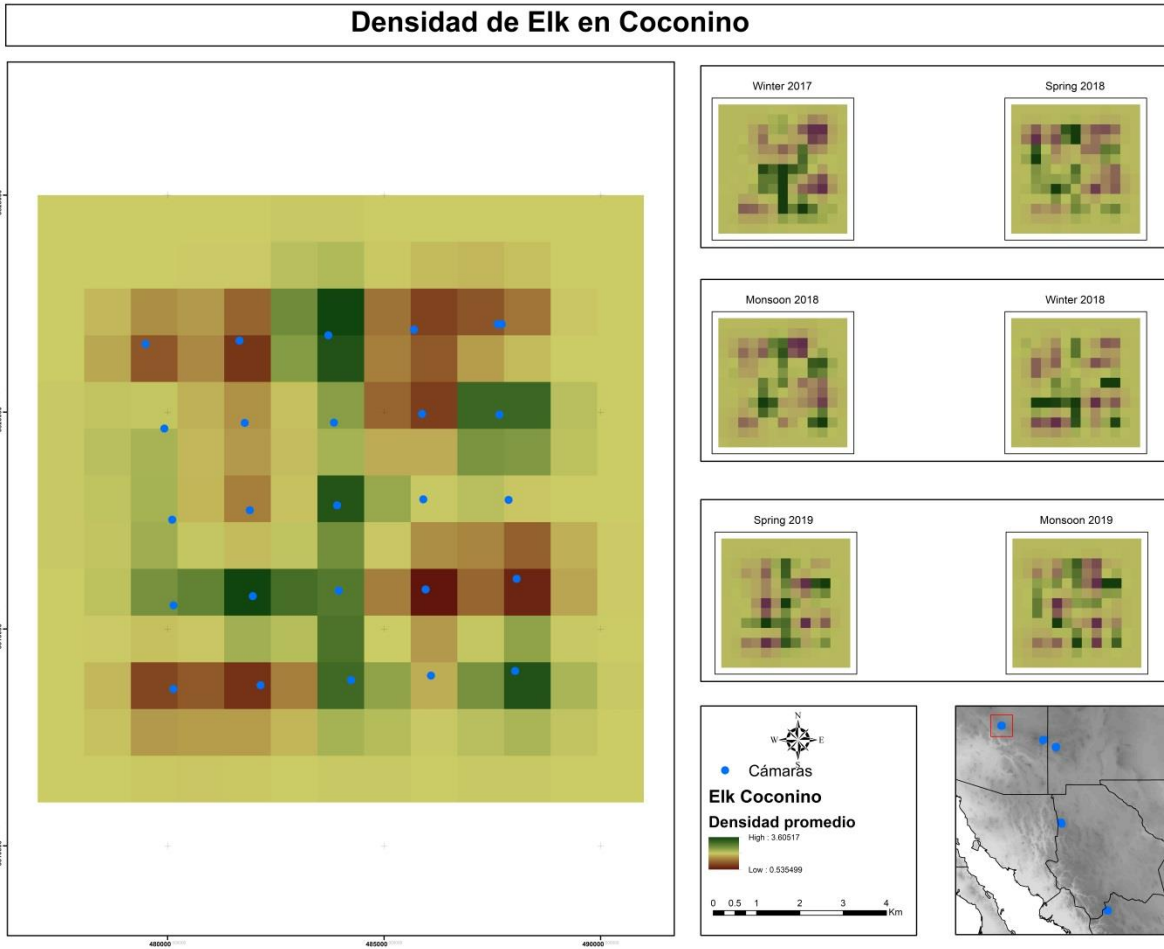


Figura 3. 11. Mapa de densidades de wapití en Coconino

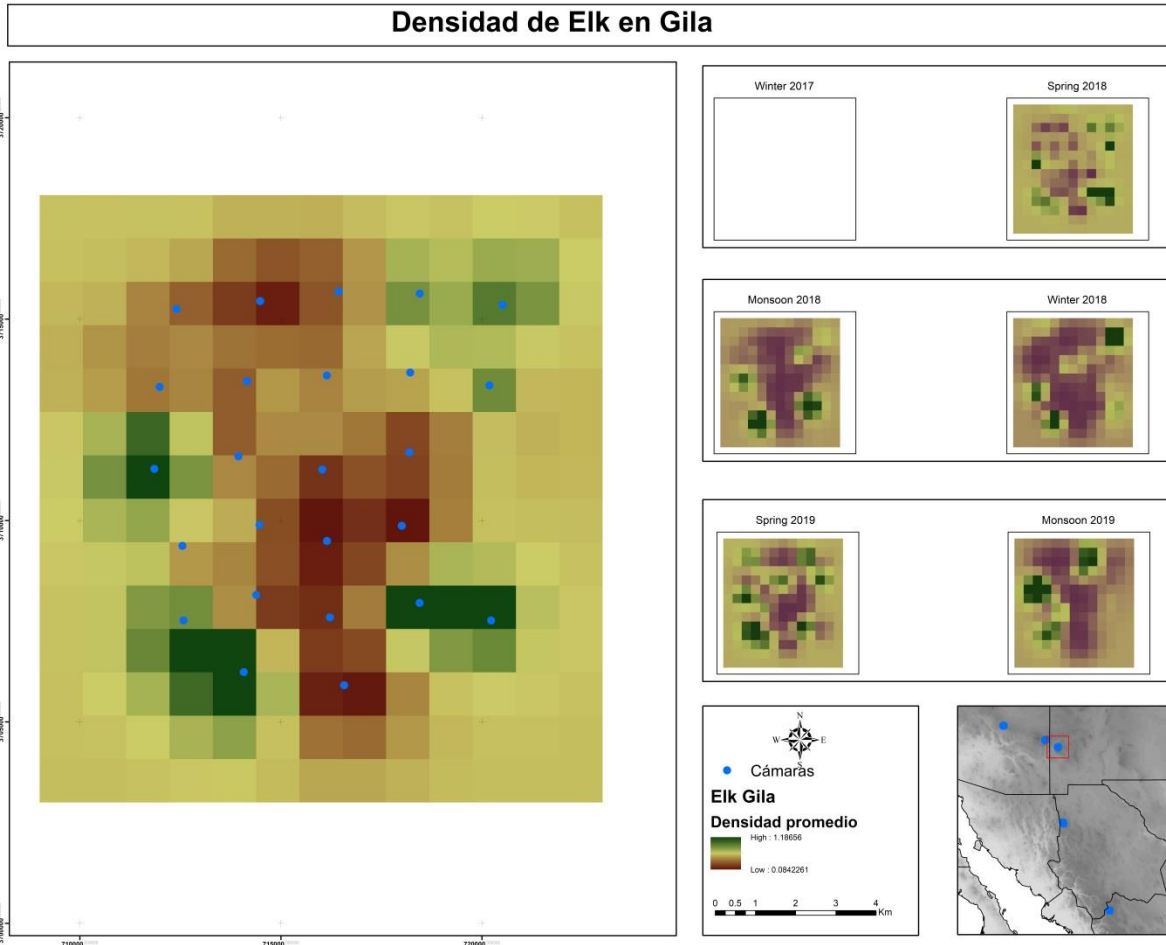


Figura 3. 12. Mapa de densidades de wapití en Gila. Las temporadas sin imagen refieren a la falta de información (cero detecciones) para esta especie durante dicha temporada.

Densidad a escala regional

Para las especies de bura y wapití, el sitio con las mayores densidades fue Coconino, mientras que para el venado cola blanca fueron El Diablo y El Palomo. Las densidades del venado cola blanca estuvieron correlacionadas con el NDVI, la altitud y la cobertura forestal, y en menor medida la orientación y la pendiente (Figura 3. 13). Para el venado bura, las variables que más se correlacionaron con las densidades obtenidas fueron altitud, NDVI y pendiente, y en menor medida la orientación y la cobertura (Figura 3. 13). Finalmente, las densidades de wapití presentaron una correlación con la altitud y el NDVI. Los modelos derivados de

los árboles de decisión fueron proyectados a escala regional, en donde podemos observar la distribución de la densidad en el área de mayor importancia para el lobo mexicano (Figura 3. 13).

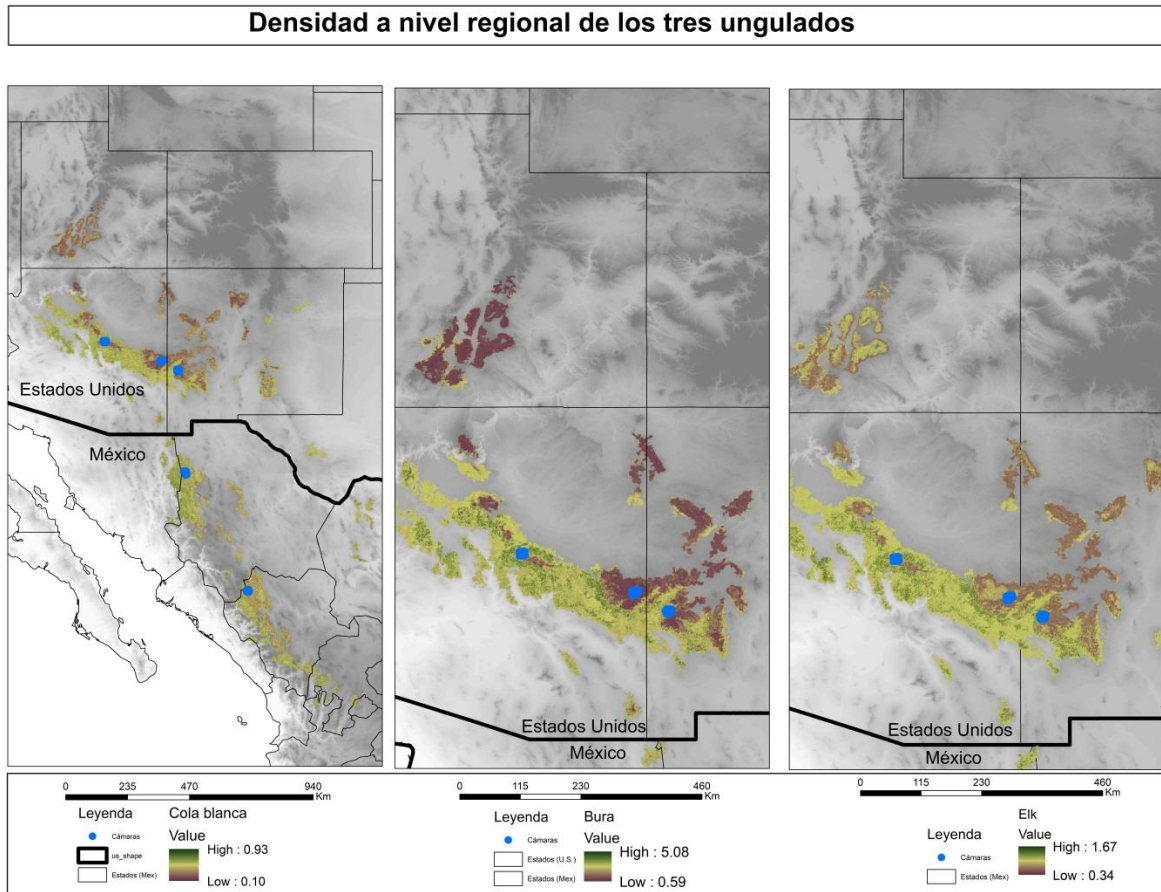


Figura 3. 13. Comparación de densidades de cada especie a nivel regional por sitio.

Abundancia

Obtuve un total de 1,676 eventos independientes de venado cola blanca, siendo El Diablo el sitio con el mayor número de detecciones. En el caso del venado bura, obtuve un total de 1,203 detecciones independientes, siendo Alpine el sitio con el mayor número de detecciones. Finalmente, el wapití fue la especie que más detecciones independientes presentó con un total de 7,855, teniendo muy

similares números entre los tres sitios en Estados Unidos.

Venado cola blanca

Las variables de detección fueron numerosas. La distancia a caminos tuvo una relación positiva indicando que a mayor distancia de los caminos, mayor detectabilidad, mientras que la distancia a las localidades presentó una relación negativa, esto es a mayor cercanía a las localidades, disminuyó la probabilidad de detectar al venado cola blanca (Cuadro A 1).

La presencia de depredadores (coyote, lobo y puma) presentaron tendencias diferentes de acuerdo con las temporadas. En general, el coyote presentó una relación positiva durante Winter, mientras que durante las otras temporadas en promedio fue negativa. La detección estuvo positivamente relacionada con el IAR del lobo mientras que la presencia del puma estuvo positivamente relacionada durante las temporadas de Spring y Monsoon y negativa durante las temporadas de Winter. Finalmente, la diferencia entre sitios tuvo un efecto significativo, lo que indica que cada sitio presenta condiciones particulares que están influyendo en la detectabilidad del venado cola blanca (Cuadro A 1).

En la abundancia, la altitud fue importante en la temporada Monsoon teniendo una tendencia positiva, es decir a mayor altitud, mayor abundancia. La orientación resultó importante en 3 temporadas y una tendencia positiva, mientras que la pendiente fue importante en cuatro temporadas presentando una tendencia negativa. Finalmente, el NDVI tuvo variaciones en su importancia. El NDVI en Invierno presentó una tendencia positiva mientras que los NDVI durante Spring y Monsoon tuvieron un efecto negativo (Cuadro A 1).

Al proyectar los modelos en un mapa, observamos que la abundancia no está homogéneamente distribuida. En el caso de Alpine, la mayor abundancia estimada se encuentra al este y noroeste de la red de cámaras, mientras que en Coconino se encuentran al sur y al oeste de la red de cámaras. El sitio Gila, por

su parte, presentó la mayor abundancia hacia el sur de la red de cámaras hacia la parte alta del área de estudio. En estos tres sitios la abundancia estuvo entre 180-300 individuos por sitio. El rancho El Diablo presentó una abundancia diferenciada, siendo el norte de la red de cámaras en donde menor abundancia se detectó mientras que la más alta se estimó al suroeste. Finalmente, El Palomo tuvo una abundancia relativamente alta y homogénea siendo el sureste de la red de cámaras la zona que menor abundancia se estimó. En estos dos sitios en México, la abundancia del venado cola blanca se estimó entre 230 y 380 individuos (Figura 3. 14).

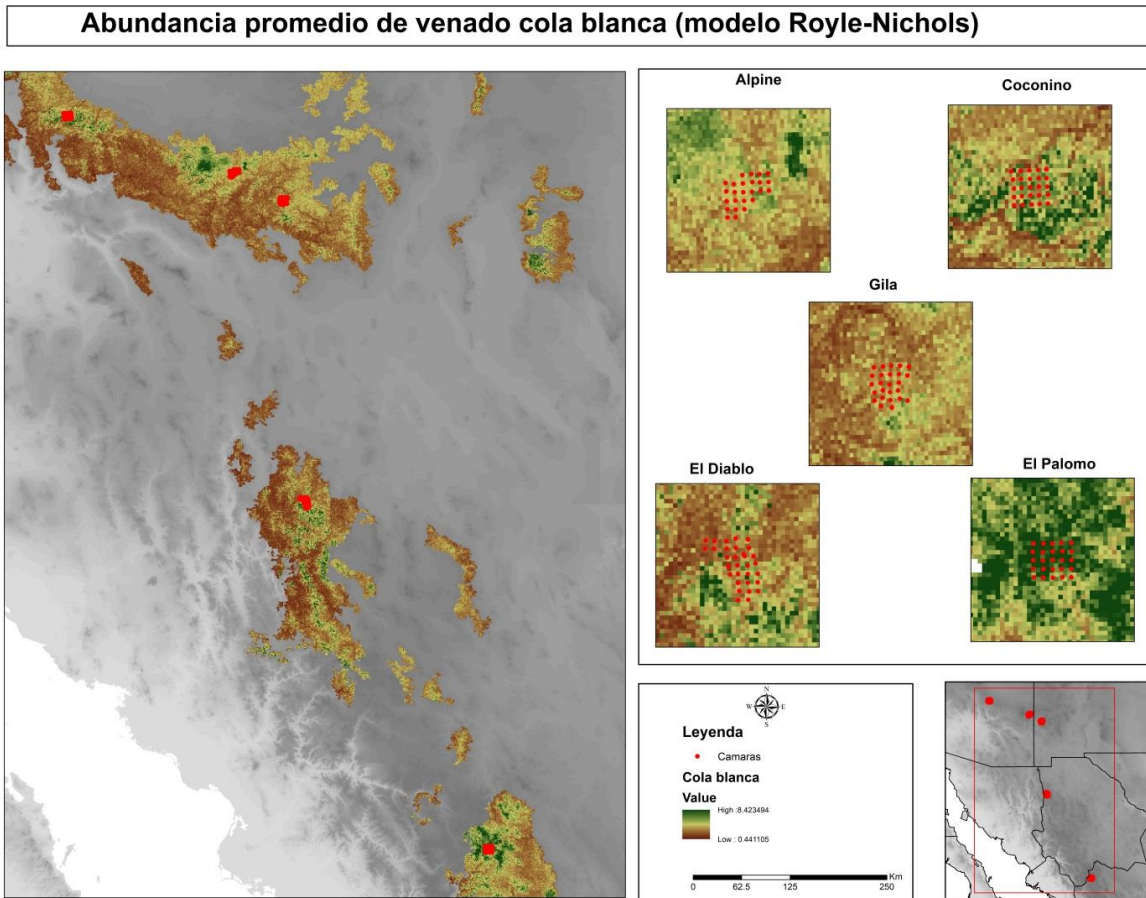


Figura 3. 14 Estimación de la abundancia a nivel regional del venado cola blanca usando los modelos Royle-Nichols.

Venado Bura

Las variables de detección importantes fueron: la presencia de lobo que tuvo un impacto negativo en la detección de esta especie, mientras que la del puma presentó una tendencia positiva con la detectabilidad y la presencia de humanos fue positiva durante Spring 2018 y negativa en Monsoon 2018. Las distancias a caminos, localidades y cuerpos de agua tuvieron un efecto positivo. La diferencia entre sitios presentó una tendencia negativa indicando que existen particularidades de cada sitio que están afectando la presencia de esta especie (Cuadro A 1).

Las variables de abundancia más importantes fueron cuatro: la orientación y la cobertura forestal presentaron una tendencia positiva, mientras que la pendiente tuvo efecto negativo en la abundancia de esta especie. Finalmente el NDVI tuvo un efecto diferenciado por temporada, siendo el de mayor importancia el NDVI de la temporada de Monsoon 2018 (Cuadro A 1)

La proyección en el mapa de la abundancia estimada muestra una menor abundancia en sitios con altitudes bajas (Figura 3. 15). En los tres sitios, la abundancia estimada fue muy similar, siendo aproximadamente 200-250 venados bura.

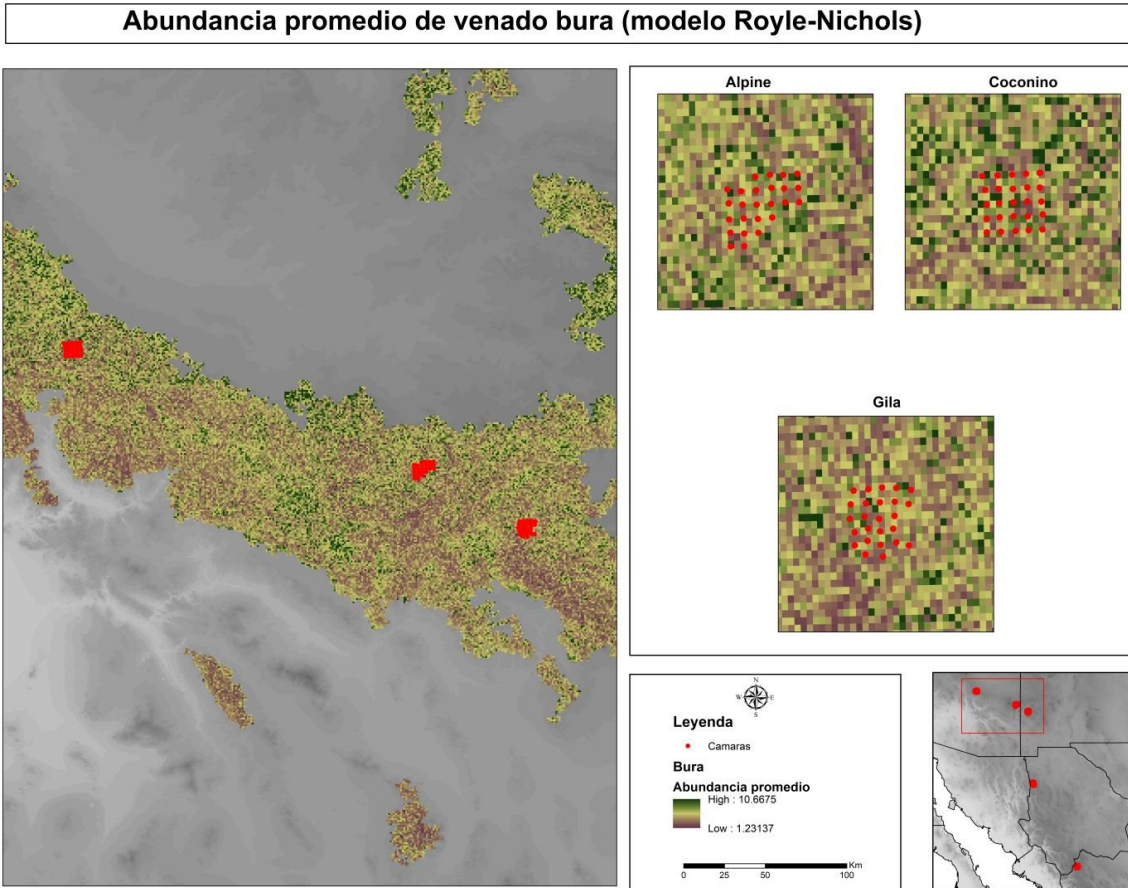


Figura 3. 15 Estimación de la abundancia a nivel regional del venado bura usando los modelos Royle-Nichols

Wapití

Las variables de detección de mayor importancia fueron la presencia de coyote y lobo con una tendencia positiva y la presencia de pumas, la cual fue negativa durante la temporada de Spring 2018 y positiva durante Monsoon, mientras que la presencia humana resultó negativa para la probabilidad de detección. La distancia a caminos presentó una tendencia positiva mientras que las distancias a localidades y cuerpos de agua presentaron un efecto negativo en la probabilidad de detección. Finalmente, la diferencia entre sitios también tuvo un efecto negativo, resaltando que posiblemente hay diferencias entre los tres sitios en donde se encuentra este cérvido (Cuadro A 1).

La abundancia estuvo afectada principalmente por cuatro covariables: la altitud y orientación tuvieron un efecto positivo en este parámetro al igual que la pendiente durante Monsoon 2018, mientras que esta última tuvo un efecto negativo durante Spring 2018. La cobertura forestal presentó un efecto negativo en todas las temporadas, excepto durante la temporada Winter 2017. Finalmente, el NDVI fue significativo en cuatro temporadas presentando un efecto positivo en la abundancia del wapití (Cuadro A 1).

La abundancia estimada de wapití en el área de estudio indica que existen áreas con alta abundancia de esta especie. En Alpine, la abundancia esperada está entre 350-450 individuos, teniendo una distribución homogénea. Coconino presentó también una distribución homogénea de la abundancia (300-350 individuos) siendo las zonas sur-sureste las que presentaron una mayor concentración. En Gila, la mayor abundancia se encontró en el centro oeste de la red de cámaras, teniendo un rango de entre 400 y 450 individuos (Figura 3. 16).

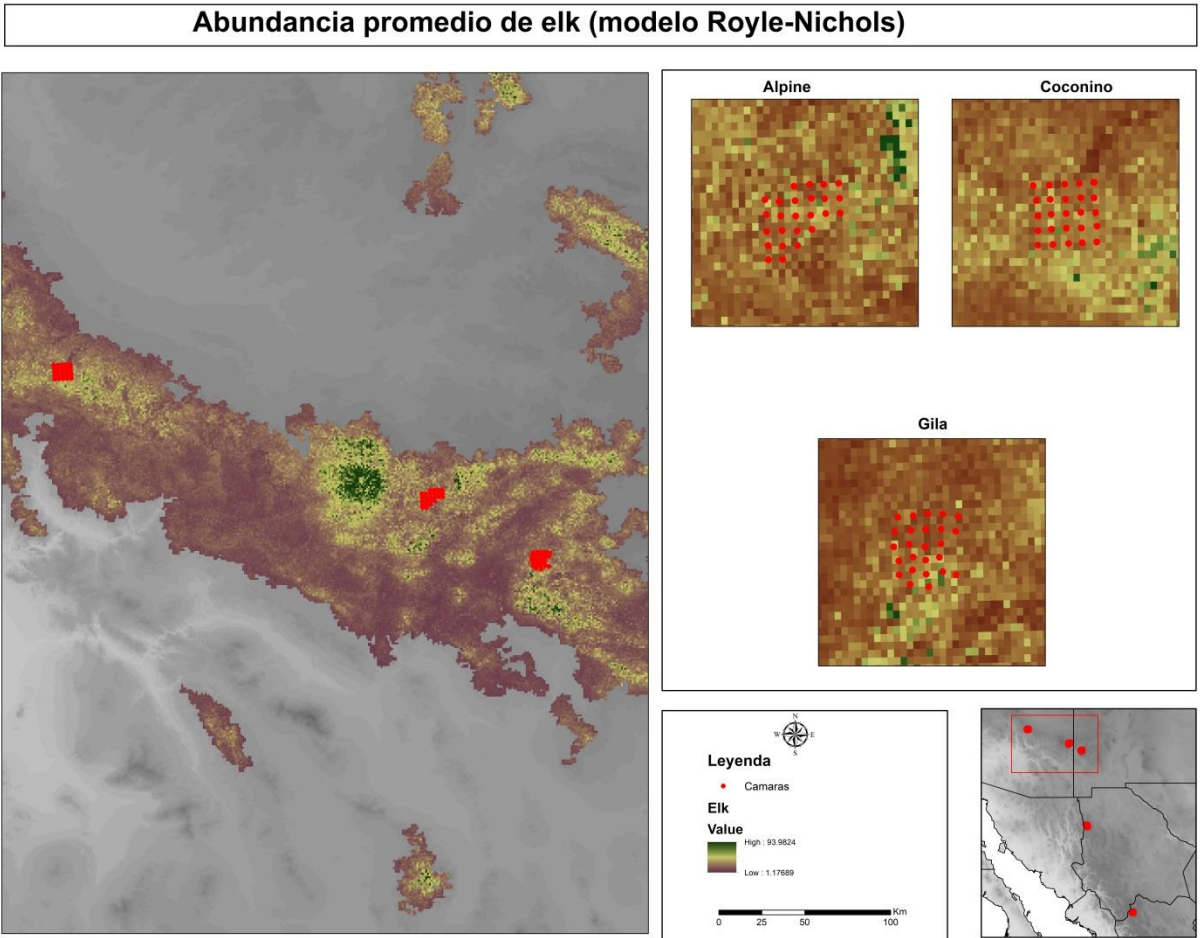


Figura 3. 16. Estimación de la abundancia a nivel regional del wapití usando los modelos Royle-Nichols

Discusión

Los resultados de los modelos de conteos espaciales (SC) y de Royle-Nichols (R-N) nos permitieron estimar, a nivel regional, los patrones de abundancia y densidad de estas tres especies de ungulados. En las áreas de alta calidad de hábitat para el lobo mexicano en Estados Unidos, específicamente en el parche central entre Arizona y Nuevo México, con base en los modelos SC se estimó una densidad de venado cola blanca de 0.443 ind/km², SD= 0.14 (0.101-0.898), para un aproximado de ~31,500 individuos. Para el caso del venado bura, su densidad fue de 2.42 ind/km², SD= 0.888 (0.599-5.081), resultando en unos 172,000 individuos. Finalmente, la densidad de wapití fue estimada en 0.951

ind/km², SD=0.207 (0.377-1.670), que corresponde a una estimación de 67,400 individuos.

En cuanto a los modelos de R-N, se calculó una abundancia de 132,600 venados cola blanca, 166,700 venados bura y 193,200 wapití. En Estados Unidos, los cálculos estimados a nivel estatal realizados por las agencias de los gobiernos oscilan entre 50-60 mil venados cola blanca en Arizona y 10-15 mil en Nuevo México. Para el caso de los venados bura, la estimación en el estado de Arizona fue de 85,000-100,000 individuos y en Nuevo México 80,000-100,000 (Mule Deer working group, 2020). Por su parte, las estimaciones de wapití en el estado de Arizona están calculadas entre 20,000-30,000 individuos y en Nuevo México en aproximadamente 81,500 individuos. Los resultados de este trabajo muestran que los modelos de SC presentaron números inferiores a los estimados por las agencias estatales, mientras que con los modelos de R-N en general, son mayores.

En México, de acuerdo con los modelos SC, la densidad promedio de venado cola blanca en el parche Sierra Madre Occidental Norte (SMOccN) fue de 0.525 ind/km², SD= 0.121 (0.150-0.932), mientras que en el parche SMOccS la densidad promedio fue de 0.487 ind/km², S.D. 0.123 (0.152-0.926), para un total de alrededor de 30,600 venados cola blanca (15,200 y 15,300, respectivamente). En cuanto a las estimaciones con el modelo R-N en los parches de la Sierra Madre Occidental, se estimó un total de 135,800 venados cola blanca, siendo 52,700 para el parche Norte y 83,100 para el parche Sur. Para México, no existen estimaciones a nivel regional de la abundancia de venado cola blanca, por lo que las estimaciones realizadas en el presente estudio representarían la línea base con la cual comprar futuros análisis.

Las densidades de venado cola blanca en México varían mucho dependiendo de la región y sobre todo el tipo de manejo. Usando conteo de excretas en la costa del Pacífico, Mandujano (2013) estimó densidades de 6.7 ind/km² con una gran

variación entre los sitios monitoreados (1.9-11.3 ind/km²). En la Sierra de Nanchititla, en el Estado de México, las densidades estimadas mediante cámaras-trampa variaron dependiendo de la temporada de 0.8–12 ind/km² (Soria-Díaz and Monroy-Vilchis 2015). En Sonora, se han estimado densidades de 1.8-2.8 ind/km² (Moctezuma-Orozco et al. 2010; Lara-Díaz et al. 2011) y lo encontrado por Araiza (2001) en Chihuahua con densidades de 0 a 1.4/ha las cuales coinciden con lo encontrado en el presente estudio, mientras que en ciertas áreas, particularmente aquellas dedicadas a la cacería deportiva de venado cola blanca, las densidades estimadas pueden llegar hasta 20.5 ind/km² (Servín et al. 2007, 2018). Estas estimaciones contrastan con las obtenidas en el presente estudio, siendo en promedio una densidad de 0.713 (0.182-1.728 ind/km²) en las dos sitios muestreados en Chihuahua y Durango. Esto puede tener diferentes explicaciones entre ellas la posible sobrestimación en algunos de los estudios (Galindo-Leal 1992).

Por su parte, en las unidades de manejo de fauna de Arizona (GMU), la densidad de venado cola blanca estimadas en la GMU 5A (correspondiente al sitio Coconino) fue de 0.47 ind/km² (Hanberry and Hanberry 2020), mientras que el presente estudio, la estimación fue de 0.173 (0.132-0.356 ind/km²). En la GMU 1 y 27, que corresponden al sitio Alpine, se estimó una densidad de 0.10 y 0.9 ind/km² (Hanberry and Hanberry 2020), mientras que en el presente estudio la estimación fue de 0.103 (0.044-0.27 ind/km²). La estimación en la GMU 16A, correspondiente al sitio Gila, ha sido estimada en 0.3 ind/km² (Hanberry and Hanberry 2020), un poco más alto que los presentes resultados que estiman un promedio de 0.193 ind/km² (0.139-0.441).

Con relación al venado bura, las densidades en reportes y estudios varían ampliamente. En Sierra de Buenos Aires, al sureste de Arizona, las densidades estimadas oscilaron desde 0.9 ind/km² (SE=0.3) en verano, a 2.5 ind/km² (SE=1.3) en invierno, teniendo grupos en promedio de 1.5 en verano hasta 9.7 en invierno. En esta área, las densidades de las hembras fue mayor que la de los

machos (0.9 [SE=0.3] y 0.03 [SE= 0.04], respectivamente) (Koenen et al. 2002). En Colorado, un estudio de marcaje recaptura usando información adicional derivada de telemetría, mostró que había una densidad de 29.6 ± 11.3 ind/km² (Kufeld et al. 1987), mientras que al sur de ese estado, las densidades variaron entre 20–84 ind/km² y de 4–12 ind/km² en la parte norte del área de estudio, (Bergman et al. 2014). En la parte central de Arizona, las estimaciones de densidad de bura han presentado fluctuaciones. En 1950 se estimaron 12 ind/km² (Swank,1958); y posteriormente las estimaciones fueron significativamente menores de 2 ind/km² en 1970 (Smith et al. 1969).

Las densidades pueden variar de 1-5 ind/km² (Carrera-Treviño 2008), dependiendo del tipo de hábitat de cada área. En Nuevo México, el venado bura seleccionó áreas cercanas a fuentes de agua y asentamientos humanos, prefiriendo la orientación norte en las colinas con una pendiente ligera y elevaciones bajas y evitando áreas boscosas densas o muy cerradas (Sorensen et al. 2020). En Texas, los venados bura usaron hábitats dominados por juníferos (*Juniperus* spp.) y áreas con elevaciones mayores a 870 m, mientras que los venados cola blanca prefirieron áreas con mezquite (*Prosopis* sp.) y con elevaciones menores a 840 m. (Brunjes et al. 2006), lo que coincide con los resultados obtenidos en nuestro estudio, en donde los modelos de R-N indican que la detección de venado bura es afectada positivamente por las distancias a caminos, localidades y cuerpos de agua, y la orientación y la cobertura forestal que presentan un efecto positivo en el cálculo de abundancias.

Con respecto a los wapitíes, en una área cercana a Gila, Devore et al. (2018) estimaron una abundancia de 40-63 individuos en una superficie de aproximadamente 231.6 km², dando una densidad de 0.172- 0.26 ind/km², que es comparable a nuestros resultados en el sitio Gila de 0.42 (0.08-1.187). El sitio Gila se encuentra ubicado en las GMU's 15, 16 y 22, para las cuales se ha estimado que albergan un total de entre 21,000-23,000 wapití (<https://www.wildlife.state.nm.us/hunting/>), que resulta un número intermedio con

respecto a las densidades promedio estimadas en el presente modelo que da una estimación total de 9,000 individuos y la abundancia mediante modelos R-N calculada en 32,500 individuos. Por otro lado, en Bristow et al (2019) compararon las abundancias usando diferentes métodos en tres áreas, dos de ellas (Springerville y Flagstaf) muy cercanas a dos de los sitios de estudio (Alpine y Coconino respectivamente), teniendo una estimación de unos 8000 y 2000 wapití en los sitios de Springerville y Flagstaf, respectivamente.

De los resultados obtenidos en este estudio se puede observar que los modelos de densidad muestran valores por debajo de las estimaciones en comparación con otros estudios, mientras que los modelos de abundancia, al no tener un área asociada, podrían sobreestimar los números reportados. Existen varios factores que pudieran estar afectando los modelos de densidad SC ocasionando que generen estimaciones relativamente bajas en el número de individuos presentes en los sitios de estudio. Por un lado, el ámbito hogareño de las especies afecta de manera directa al parámetro sigma.

El ámbito hogareño de los wapitíes en Glendale, Nuevo México, un área cercana al sitio de monitoreo de Gila, fue de un promedio de 80 km², con una amplia variación (SD 55.77) (J.W. Cain, datos no publicados), lo que equivale a un sigma de 2.06 en nuestros análisis. El valor de sigma promedio calculado para el sitio Gila fue 1.13 (0.8-1.648) lo que indica que los modelos posiblemente estén subestimando el sigma real de esta especie. El venado bura, en esta misma área, tiene un ámbito hogareño estimado de 47.79 km² (J.W. Cain, datos no publicados), lo que representa un valor de sigma de 1.593 en nuestros análisis, mientras que el sigma calculado de los modelos en el sitio Gila fue de 0.7742 (0.583- 1.028). En el caso del venado cola blanca, el promedio de los ámbitos hogareños en México es de 1.16 km², representando una sigma de 0.2482 y el sigma promedio calculado en los modelos fue de 0.74 (0.46-1.35). El ámbito hogareño del venado cola blanca se obtuvo de estudios realizados en áreas lejanas y ambientes distintos a nuestros sitios de estudio, tales como Mapimí,

Durango, en Nuevo León y en Calakmul, Campeche (Sánchez-Rojas et al. 1997; Bello et al. 2004; Contreras-Moreno et al. 2021), en donde se ha documentado que el ámbito hogareño de esta especie está fuertemente influenciado por la disponibilidad de agua, teniendo un ámbito hogareño más reducido cuando la disponibilidad es menor. En el caso de los sitios en donde se encontró venado cola blanca, la disponibilidad de agua es mayor, por lo que es probable que los ámbitos hogareños de este estudio sean mayores. La subestimación o sobreestimación del parámetro sigma tiene como consecuencia una pérdida marginal de la exactitud en la densidad. La subestimación del parámetro sigma, en conjunto con una sobrestimación en la probabilidad de captura (λ) pudiera estar sesgando negativamente (subestimando) la estimación de la densidad, con lo que se obtendrían densidades menores a las reales, afectando, particularmente, las estimaciones de bura y wapití. Estos dos parámetros, sigma y densidad, afectan de manera directa el Índice de Diversidad de Identidad (Augustine et al. 2019), el cual señala el grado de incertidumbre que pudiera tener una estimación de la densidad a medida que estos parámetros aumentan, sobre todo si existen diferencias sustanciales en los ámbitos hogareños entre individuos en un mismo sitio, en cuyo caso, es recomendable disminuir el número de días de muestreo para evitar la falta de convergencia en sigma debido a estos posibles ámbitos hogareños inestables o heterogéneos.

En general, los parámetros a los que se les dio seguimiento durante las cadenas de Markov Monte Carlo, mezclaron lo suficiente para converger. Sin embargo, el parámetro psi, que es una variable que depende de los datos aumentados (M), presentó una mezcla de cadenas no óptima en ciertos modelos, lo que indica que el modelo no pudo explorar completamente la totalidad de combinaciones referentes a la abundancia potencial del sitio. Esto tiene consecuencias en la estimación de la densidad, el cual se ve reflejado en un mayor CV en esos modelos. Una forma de propiciar una mejor mezcla es aumentando el número de iteraciones de los modelos.

En nuestros sitios de muestreo, la abundancia de wapití tiende a ser alta con ámbitos hogareños relativamente grandes y heterogéneos (entre sexos y temporadas) (J. Cain, comentario personal) por lo que los resultados de nuestros análisis pudieran presentar un sesgo negativo en las estimaciones de densidad. Las densidades obtenidas por el método de SC resultan en realidad bajas para las tres especies de ungulados, sobre todo la de wapití y bura, las dos especies de ungulados de mayor abundancia en Arizona y Nuevo México, esto concuerda con lo mencionado por Burgar et al. (2018), que menciona que las densidades derivadas de SC tienden a subestimar la densidad real de la especie. En este sentido, las densidades obtenidas pudieran estar representando la densidad mínima en cada uno de los sitios.

Otro aspecto a considerar en los modelos es la separación de las cámaras. Los modelos de SC determinan la probabilidad de captura basal (λ_{m0}) en el centro del ámbito hogareño del individuo (s) para después estimar la tasa de decremento en esa probabilidad de captura a medida que la distancia (σ) aumenta entre ese centro de actividad y el detector (cámara-trampa), por lo que la estimación del σ repercute directamente en la tasa de detección en cada cámara. En nuestros sitios de estudio, las cámaras estuvieron a una distancia promedio de 1.88 km. lo que representa una σ promedio de 0.31, menor al valor máximo recomendado para incrementar las recapturas, el cual es de máximo dos veces el valor de σ de la especie de interés.

Una manera eficiente de disminuir el sesgo en las densidades estimadas es la identificación de algunos individuos en el estudio. Se ha visto que entre 5-10 individuos identificados incrementan la exactitud (Augustine et al. 2019; Murphy et al. 2019; Bengsen et al. 2022). En el caso específico de los ungulados en nuestro estudio, no fue posible la identificación de algún individuo en particular que ayudara a emplear el uso de análisis para poblaciones parcialmente identificables (Chandler and Royle 2013; Sollmann et al. 2013b; a). La principal razón para el wapití fue el alto número de detecciones en los tres sitios, lo que

hacía que la búsqueda e identificación de individuos fuese más difícil y aunque se detectaron dos individuos usando collar de telemetría (un individuo en Gila y otro en Alpine), no hubo recapturas con las que se pudiera generar un historial para esos individuos.

En el caso del venado bura no se logró la identificación de individuos en ningún sitio con la que se tuviera certeza de seguimiento. Para el caso del venado cola blanca, el sitio en el que sí se pudo identificar individuos fue en El Diablo; sin embargo, las recapturas ocurrieron solamente en una temporada de Monsoon y durante los Inviernos (Winter) y la mayoría de estas recapturas fueron en la misma cámara, lo que imposibilita al modelo para identificar los centros de actividad y la sigma correspondiente. Sin duda, el intentar realizar una identificación de al menos 5 individuos por sitio/temporada podrá mejorar los estimados, siempre y cuando se tengan suficientes recapturas en al menos dos o tres cámaras distintas. Para disminuir el sesgo, se optó por realizar los análisis tomando en cuenta el sexo por separado y proporcionando información *a priori* obtenida de estudios de telemetría cercanos al área de estudio. La separación y análisis por separado de los sexos no ha sido realizado en ningún otro estudio pero, de acuerdo con los resultados obtenidos, detectamos una disminución en el coeficiente de variación en comparación con los análisis combinando ambos sexos.

Otro hallazgo importante a resaltar es la diferencia en las densidades de venado bura y wapití entre los sitios monitoreados en Estados Unidos, siendo las densidades más altas en el sitio Coconino. Esto puede deberse a diferentes causas, por un lado, el NDVI en Coconino, fue más alto que en Gila y Alpine para todas las temporadas. Esto podría indicar una preferencia de estos ungulados por áreas con una mayor productividad. Otro factor importante es la presencia de depredadores, ya que en Coconino es el único sitio que no tiene una población establecida de lobo mexicano. Se sabe que la presencia de lobos incrementa la cohesión de los grupos de ungulados como forma de defensa (Gower et al. 2008). Como observación personal, se detectó que los grupos de wapití y bura

en Alpine y Gila, eran más numerosas, en comparación con Coconino, en donde al ser los grupos más pequeños y dispersos, la detectabilidad en las cámaras pudo haber aumentado las detecciones teniendo un efecto positivo en las estimaciones de densidad. Otra posible causa es lo relacionado a las actividades humanas en cada área. Aunque la presencia de humanos fue muy similar en términos del IAR, el tipo de actividad preponderante sí fue distinto. En Alpine y Gila detectamos una mayor actividad de cacería (de diferente tipo, i.e., arco, rifle, etc.), mientras que en Coconino la principal actividad humana fue el senderismo y campismo (Stankowich 2008; Zbyryt et al. 2018). El conjunto de todos estos factores pudiera tener influencia en que las densidades estimadas en Coconino y Alpine y Gila fueran diferentes.

Con respecto a los valores de densidad estimados con los modelos de Royle-Nichols (R-N), es importante enfatizar en los supuestos de estos modelos. Los modelos R-N dependen fuertemente de que la detectabilidad pueda ser estimada, por ende, no hacerlo adecuadamente genera sesgos en las estimaciones (Royle and Nichols 2003). En este estudio, minimicé la probabilidad de violar estos supuestos acortando la historia de captura a los primeros 30 días de cada temporada y realizando la comparación de modelos con diferente detectabilidad e incluyéndolos en el modelo promedio ($\Delta AICc < 2$). Para evitar las pseudo-presencias o falsas presencias, seguí un procedimiento riguroso en el que cada fotografía tuvo una revisión doble para asegurar que la especie fue correctamente etiquetada. Existe, sin embargo, una probabilidad de que existan recapturas entre cámaras, es decir, que individuos que fueron detectados en una de las cámaras, hayan sido detectados en otra de las cámaras adyacentes. Este recuento podría llevar a sobre estimar la abundancia calculada ya que uno de los supuestos más sensibles en este modelo es el que no existan recapturas entre cámaras. Aunque la probabilidad es alta, sobre todo en la especie de wapití debido a su alta movilidad, tomando en cuenta que los dos individuos que portaban collar no fueron recapturados, aunado al tiempo recortado por temporada, considero que la probabilidad de una doble detección de los

individuos fue baja, con lo que este supuesto pudo haberse mantenido. Finalmente, la proyección a escala regional, de los modelos no debe interpretarse como proxy de densidad, debido a que estos modelos no toman en cuenta implícitamente el área muestreada (Nakashima 2020), por lo que para realizar una extrapolación regional, es recomendable utilizar los ámbitos hogareños promedio de la especie para la selección del área muestreada.

El estudio de los patrones de distribución de la abundancia es crucial como herramienta en la conservación de especies. En el caso de los ungulados, el monitoreo de la distribución y densidad de sus poblaciones, es importante por varias razones. Por un lado, puede ayudar a detectar fluctuaciones poblacionales a través del tiempo y sus posibles causas, tales como la presencia de enfermedades. También, ayuda a la toma de decisiones para el manejo sustentable de la especie al poder establecer cuotas de extracción para cacería deportiva. Al ser las especies presa de mayor importancia para los grandes carnívoros, conocer sus densidades es primordial para toma de mejores decisiones que contribuyan al manejo y conservación de la fauna, en especial, para la conservación de especies en peligro de extinción, como el jaguar (*Panthera onca*), o con el objetivo de reintroducir individuos para el establecimiento de poblaciones, como en el caso del lobo mexicano. Se ha documentado que una base de presas saludable contribuye a una coexistencia humano-carnívoro al disminuir la probabilidad de depredación sobre ganado doméstico. En estos casos, conocer la base de presas contribuye a establecer mejores criterios de conservación, manejo y fijar objetivos alcanzables de recuperación.

CAPÍTULO 4

Capacidad de carga de los ecosistemas montañosos del noroeste de México y suroeste de Estados Unidos para el lobo mexicano con base en sus principales presas

CAPÍTULO 4

Capacidad de carga de los ecosistemas montanos del noroeste de México y suroeste de Estados Unidos para el lobo mexicano con base en sus principales presas

Resumen

El lobo mexicano es una especie clave en los ecosistemas del sur de Estados Unidos y norte de México. Su papel ecológico, por mucho tiempo perdido, lentamente está volviendo a reestablecerse. A pesar de que se han realizado diversos estudios para encontrar las mejores áreas para sustentar poblaciones de esta especie en México, un aspecto de relevancia que no se ha podido estimar a escala regional: la capacidad de carga de los ecosistemas para determinar el número de individuos de lobo gris mexicano que podría mantener una población. En este estudio determiné la capacidad de carga ecológica de las áreas de alta calidad de hábitat para el lobo mexicano dentro de su distribución histórica con base en sus principales presas de ungulados silvestres: venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), venado bura (*Odocoileus hemionus*) y el wapití (*Cervus canadensis*). Usé información sobre la densidad de estas presas de ungulados, derivada de foto trampeo en campo. Las estimaciones indican que existe potencial para mantener poblaciones de lobo dentro de los parches de alta calidad en el noroeste de su distribución. En Estados Unidos, la capacidad de carga es alta (21.4-52.7 lobos/1000 km²), debido a la presencia y altas densidades de los tres ungulados silvestres que forman parte de su dieta. En México, debido a que solo se encuentra una especie de ungulado, el venado cola blanca, la estimación de capacidad de carga es menor (5.2-14.3 lobos/1000 km²). En ambos países el potencial de recuperación de esta subespecie es factible, pudiendo alcanzar un aproximado de 1230-3100 lobos dentro en las áreas de alta calidad de hábitat. Actualmente existen dos áreas de reintroducción, una en Arizona-Nuevo México, Estados Unidos y otra en Chihuahua, México; en este estudio encontramos que el parche Sierra Madre Occidental (SMOcc) Sur, en Durango, tiene una capacidad de carga comparable

a las zonas en donde habita actualmente el lobo en México, por lo que podría fungir como un segundo sitio de reintroducción en México. La estimación de la capacidad de carga ecológica permite conocer los números poblacionales óptimos que minimicen la probabilidad de conflictos humano-carnívoro, además de ser un paso crucial en el proceso de planeación para la conservación para poder fijar objetivos alcanzables, así como establecer los mecanismos para cumplirlos. Tanto en México como en Estados Unidos, es posible recuperar la subespecie, sin embargo, la conservación del lobo mexicano deberá incorporar una visión socioecológica, ya que el éxito de programa de reintroducción dependerá de la inclusión, participación y aceptación de los pobladores locales.

Introducción

El concepto de capacidad de carga tiene una larga historia desde que fue presentado por primera vez (Odum 1953). Es un concepto necesario para entender la dinámica poblacional de las especies y en la toma de decisiones para el manejo y conservación. De manera general, puede ser definido como el máximo número de individuos que puede sostener una determinada área. La capacidad de carga puede ser afectada por diferentes factores, como: la disponibilidad de agua, las interacciones ecológicas (competencia, depredación, etc.), impacto humano y tamaño de área, pero en carnívoros, existe un consenso general de que el factor más importante es la abundancia de sus presas (Messier 1995; Ogutu and Dublin 2002; Vucetich et al. 2002; Karanth et al. 2004; Holt et al. 2008; Loveridge et al. 2009; Winterbach et al. 2014). En este sentido, diversos estudios se han enfocado en la relación entre la densidad de carnívoros y alguna representación de la disponibilidad de presas en el paisaje, tales como la abundancia, densidad y biomasa (Karanth et al. 2004; Hayward et al. 2007; Davidson et al. 2012).

Esta relación aplica a un amplio grupo del gremio de carnívoros, especialmente a los grandes carnívoros. Por ejemplo, se ha estimado que las densidades de carnívoros están limitadas por su tasa metabólica y la abundancia de presas, en una relación de aproximadamente 10 000 kg de biomasa de ungulados por 90 kg

de biomasa de carnívoros (Carbone and Gittleman 2002). Aunque esta relación probablemente no es aplicable en todos los casos, se han ajustado bien para algunos proyectos de reintroducción, como en el caso del lince euroasiático (*Lynx lynx*) (Hetherington and Gorman 2007). Otras propuestas sugieren considerar solamente la biomasa de la presa significativamente preferida o la biomasa de las presas en el rango de peso preferido del depredador (Hayward et al. 2007). De este estudio se destaca la necesidad de considerar solamente aquellas presas que realmente formen parte de la dieta del carnívoro en cuestión para reducir errores de sobreestimación. Asimismo, considerando las diferencias de peso y de tasas de depredación por sexo y edad, se ha recomendado aplicar un factor de corrección que ajusta el cálculo de la biomasa considerando $\frac{3}{4}$ del peso promedio de una hembra adulta (Schaller 1972).

Específicamente para lobos (*Canis lupus*), existen al menos ocho modelos para inferir la capacidad de carga potencial en un área en función de la abundancia de presas. Todos los modelos utilizan un índice para homogeneizar la información sobre la densidad o abundancia de ungulados, conocido como el Índice de biomasa de ungulados o UBI, por sus siglas en inglés (Bednarz 1988; Fuller 1989; Messier 1995; Paquet et al. 2001; Carbone and Gittleman 2002; Fuller et al. 2003; Cariappa et al. 2011; Mech and Barber-Meyer 2015).

El valor que define la unidad UBI puede variar en cada modelo, Bednarz (1988) usa el número de presas por 100 km², mientras que Fuller (1989) y Messier (1995) toman la unidad de venado (1 UBI) como representante de la biomasa corporal base, agrupando al bura (*Odocoileus hemionus*) y al venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y ajustando el índice para el resto de ungulados, por ejemplo, el bisonte (*Bison bison*) equivale a ocho UBI's, el wapití (*Cervus canadensis*) a tres UBI's, e incluso ajustándose a otras presas potenciales domésticas, tal como ovejas y cabras (Fuller et al. 2003). Paquet (2001) por su parte, usa la biomasa promedio (kg de biomasa/100 km²) considerando solo la biomasa comestible, del peso promedio de cada especie. El resultado de la

mayoría de los modelos es una estimación del número de lobos/1000 km². Finalmente, también se ha usado el ámbito hogareño promedio de las manadas, extrapolando al área mediante la división del área total entre el promedio del ámbito hogareño. Las necesidades energéticas de los lobos varían considerablemente de un sistema ecológico a otro. Factores como la disponibilidad de las presas principales/preferidas y el tamaño de la manada, influyen en la tasa de caza. En el norte de Estados Unidos y Canadá, los lobos pueden consumir hasta 14 caribúes (*Rangifer tarandus*) o 3.4 alces (*Alces alces*) o 7.4 venados (*Odocoileus sp.*) por lobo durante las temporadas de invierno (noviembre-abril) necesitando en promedio 2.8 kg/lobo/día (Holleman and Stephenson 1981). En sistemas donde la presa principal es el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el consumo puede variar de 0.5-6.8 kg/lobo/día en manadas de entre 2-10 lobos, mientras que en sistemas donde la presa más importante es el wapití (*Cervus canadensis*), los lobos pueden llegar a consumir entre 2.3-22 kg/lobo/día, en manadas que van de los 2-14 miembros (Mech and Boitani 2003). En Arizona-Nuevo México, se ha documentado que el consumo de carne por lobo puede llegar hasta 7.19 kg/lobo/día, aunque se reconoce que esta cifra puede estar sobreestimada (USFWS 2022a)

El lobo gris fue objeto de una persecución y erradicación durante todo el siglo pasado, en la que sus poblaciones fueron reducidas o exterminadas en la mayor parte de su distribución (McIntyre 1995). Actualmente, los lobos están regresando y colonizando áreas de las que fueron extirpados tanto en Europa como en América (Chapron et al. 2014; Mech 2017). Como resultado de estas expansiones naturales, en Norteamérica se han incrementado el número de estudios enfocados a estimar la cantidad de hábitat idóneo y el potencial de recolonización y reintroducción de esta especie (Mladenoff et al. 1995; Mladenoff and Sickley 1998; J. Ratti et al. 2004; Potvin et al. 2005; Gehring and Potter 2005; Larsen and Ripple 2006; Oakleaf et al. 2006; Belongie 2008; Stricker et al. 2019; Nickel and Walther 2019; Martínez-Meyer et al. 2021; Ditmer et al. 2022a). El lobo mexicano, la subespecie de lobo gris en América más pequeña, se

distribuía desde el sureste de Arizona, sur de Nuevo México y oeste de Texas hasta Oaxaca, México, habitando prácticamente todos los sistemas montañosos del norte y centro de México (Goldman 1944a). En ambos países, esta subespecie fue perseguida hasta casi el punto de extinción (Brown 1983), sin embargo, debido a los esfuerzos conjuntos de conservación se logró la primera reintroducción en Estados Unidos en 1998 y en México en 2011. Se estima que actualmente en Estados Unidos, existe una población de 196 lobos mexicanos en vida libre, mientras que en México, hay una población de aproximadamente 40 ejemplares (USFWS 2022a), con lo que el programa binacional avanza en los esfuerzos de conservación y restablecimiento de esta subespecie.

Recientemente, se elaboró un nuevo plan de recuperación para el lobo gris mexicano en el que se realizó un análisis de idoneidad del hábitat para identificar parches de hábitat de buena calidad dentro de su distribución histórica de esta subespecie (Martínez-Meyer et al. 2021). El análisis estima que todavía existe suficiente hábitat tanto en México como en Estados Unidos que podría mantener poblaciones viables del lobo mexicano, encontrando que las áreas más grandes están ubicadas en el área de Arizona-Nuevo México (MWEPA) y en la Sierra Madre Occidental, en dos grandes parches en los estados de Sonora, Chihuahua y Durango. Sin embargo, el establecimiento exitoso de esta subespecie no solo depende de encontrar las mejores áreas para mantener poblaciones de esta especie, un aspecto clave que no ha sido tomado en cuenta en las estimaciones es la capacidad de carga del hábitat, es decir, el número de individuos de lobo gris mexicano que podría soportar el ecosistema. En este sentido, la capacidad de carga ecológica (i.e., el hábitat remanente y la densidad de presas) es primordial para identificar no solamente aquellas áreas potenciales para su reintroducción, sino también las densidades óptimas en las que la especie podría perdurar en el ecosistema. Por lo anterior, el objetivo de este estudio es estimar la capacidad de carga ecológica para el lobo gris mexicano en México y Estados Unidos, usando información de la densidad y biomasa de presas de ungulados.

Métodos

Para estimar la densidad de ungulados silvestres, realicé un monitoreo en campo usando trampas cámara en cinco sitios, tres en EU y dos en México, dentro de la distribución histórica del lobo mexicano, como se describe a continuación. El muestreo en campo, así como el área de estudio, los detallo de forma extensa en la sección de métodos del capítulo 3.

Los modelos de densidad fueron calculados usando una adaptación del modelo propuesto por Chandler y Royle (Chandler and Royle 2013; Royle et al. 2014b), referida en la literatura como conteos espaciales (SC), en el que se modela la distribución espacial de los centros de actividad individuales con base en parámetros de la probabilidad de detección basal y ámbito hogareño (λ y σ). Para una descripción detallada del método ver la sección de Métodos del Capítulo 3 de la presente tesis.

Con estos modelos se generó información geoespacial de la densidad de ungulados en las zonas de hábitat de alta calidad para el lobo mexicano. Para facilitar los análisis, utilicé el área de hábitat de alta calidad remanente propuestos por Martínez-Meyer et al. (2021), en el que la Sierra Madre Occidental (SMOcc) se divide en dos grandes parches: SMOcc Norte y SMOcc Sur y un tercer parche en los estados de Arizona y Nuevo México, en Estados Unidos. Para los parches en la región central de Arizona y Nuevo México, se estimó una densidad promedio de 0.443 venados cola blanca/km², SD= 0.14 (0.101-0.898), 2.42 venado bura/km², SD= 0.888 (0.599-5.081) y 0.951 wapiti/km², SD=0.207 (0.377-1.670). Para México, la densidad promedio de venado cola blanca en el parche SMOcc Norte fue de 0.525 ind/km², SD= 0.121 (0.150-0.932), mientras que en el parche SMOcc Sur, la densidad promedio fue de 0.487 ind/km², S.D. 0.123 (0.152-0.926).

Para calcular la biomasa, utilicé el Índice de Biomasa de Ungulados (UBI) que propone Fuller et al. (2003), en el que a todas las presas se les asigna un valor

tomando como base las especies de venado (*Odocoileus sp.*) en donde los venados cola blanca y bura representan *una* unidad de UBI, mientras que el wapití representa *tres* unidades de UBI. Tomando en cuenta esta relación, los resultados obtenidos de los modelos de SC y usando las herramientas de *Raster calculator* y *Spatial Analyst* de ArcMap 10 (ESRI 2011), transformé las densidades en unidades de UBI, de acuerdo de acuerdo con cada especie. Posteriormente, sumé los raster de las tres especies para obtener un cálculo de UBI final. Para el caso del venado bura y wapití, sólo tomé en cuenta las densidades calculadas en Estados Unidos, ya que en la Sierra Madre Occidental el venado bura se encuentra en las zonas bajas y planas, las cuales están fuera de las áreas de alta calidad para el lobo mexicano en México y el wapití no se encuentra en estado silvestre. De esta manera, en las zonas de calidad alta para el lobo mexicano en Estados Unidos tuvo la sumatoria de los UBI's de las tres especies de cérvidos, mientras que en México, solo se contempló el UBI del venado cola blanca. Las densidades de los ungulados en Estados Unidos proporcionaron un UBI final de 5.423, SD=1.69 (2.278-9.723). Para México, en el parche SMOcc Norte fue de 0.525, SD= 0.121 (0.150-0.932), mientras que en el parche SMOcc Sur, el UBI promedio fue de 0.487 ind/km², S.D. 0.123 (0.152-0.926). Finalmente, usando los modelos de Royle-Nichols, estimé la abundancia potencial en cada sitio de monitoreo, extrayendo las abundancias estimadas en cada cámara (abundancia local) y obteniendo un promedio de UBI para cada uno de los sitios de monitoreo. En los tres sitios en Estados Unidos, obtuve un promedio de UBI de 14.9, SD=3.17 (9.26-25.43), y para los dos sitios en México, el promedio de UBI fue 3.27, SD=1.6 (0.91-7.17).

Para calcular la capacidad de carga utilicé los modelos propuestos por Fuller et al. (2003) y Mech y Barber-Meyer (2015) (Cuadro 4. 1). Apliqué la fórmula de cada autor usando los promedios de UBI para cada parche, obteniendo el número de lobos/1000 km². Para obtener la abundancia potencial en cada uno de los parches, estimé el número de lobos en el total de kilómetros cuadrados de cada parche. Finalmente, también usé la información sobre ámbito hogareño

reportado en los últimos 5 años (2017-2022) tomando el mínimo, máximo y promedio. El ámbito hogareño promedio se lo estimé en 560 km² (507-612 km²) y en promedio 4 lobos por manada (<https://www.azgfd.com/wildlife/speciesofgreatestconservneed/mexicanwolves/reports/>).

Para calcular el número de manadas que potencialmente ocuparían cada uno de los parches, dividí el área total de cada parche entre el promedio del ámbito hogareño, considerando el mínimo y máximo y para obtener la abundancia potencial, el número de manadas estimadas, las multipliqué por el numero promedio de lobos por manada (4 lobos/manada) (Cuadro 4. 1).

También identifiqué áreas prioritarias potenciales para el establecimiento de manadas o para la relocación o reintroducción de individuos. Esto lo hice tomando en cuenta la densidad de UBI's (expresada en UBI/km²) y estimando la superficie necesaria para sostener entre 4-6 individuos de lobo mexicano, lo que correspondería a una manada.

Cuadro 4. 1. Formulas usadas para la estimación de la densidad de lobos basado en la biomasa de $y = \text{lobos} / 1000\text{km}^2$; $x = \text{Índice de biomasa de ungulados (UBI)}$.

Autor	Formula
Fuller et al 2003	$y = 3.5 + 3.3x$
Mech and Barber 2011	$y = 2.0622 + 3.5254x$
Home-range-based	$560 (612 - 507)\text{km}^2 / \text{manada (4 lobos)}$

Resultados

De acuerdo con la fórmula de Fuller et al. (2003), en Estados Unidos, mis resultados indican que el potencial de recuperación de esta subespecie es alto, teniendo un promedio de 21 lobos/1000 km² con una abundancia potencial de 950 individuos. Por su parte, en México los dos grandes parches de la Sierra Madre Occidental (Norte y Sur) tienen áreas que en promedio podrían mantener ~5 lobos/1000km² con una abundancia potencial de 124 y 150 lobos, en los parches Norte y Sur, respectivamente. Usando la fórmula propuesta por Mech y Barber-Meyer (2015), la capacidad de carga disminuye, siendo más marcada la diferencia en la parte de la Sierra Madre Occidental (Cuadro 4. 2). De acuerdo con los cálculos con base en el ámbito hogareño promedio, la abundancia potencial muestra una disminución en Estados Unidos mientras que en México, los números permanecen relativamente similares (Cuadro 4. 2). Las abundancias potenciales están aproximadamente entre 58-81 manadas en Estados Unidos, entre 31-44 manadas en la SMOcc Norte y entre 39-55 manadas en la SMOcc Sur.

Derivado del cálculo de los UBI's a partir de las densidades de los tres ungulados, fue posible identificar aquellas áreas con mayor potencial para el establecimiento de manadas o de reintroducción de lobo mexicano. Las áreas con un potencial alto en Arizona, Estados Unidos se ubicaron en las Reservas de White Mountain Apache Tribe y San Carlos Apache Tribe, las cuales tienen una amplia capacidad de carga potencial basado en las UBI's estimadas (Figura 4. 1). También encontramos que las zonas sur de las GMU's 4A y 4B y el centro de la unidad 23 y, fuera de las áreas designadas como recuperación para el lobo mexicano, la unidad 5A, presentan alto potencial para el establecimiento de manadas. En Nuevo México, prácticamente todas las GMU's dentro de las áreas con alto potencial para mantener manadas de lobos tienen actualmente presencia de lobo mexicano (USFWS 2022b). Un área sin presencia de lobos y que resalta por su alto Índice de ungulados son las

unidades de manejo 34, 35 y 36, al noreste de Las Cruces, sin embargo esta área está un poco aislada de las zonas con actual presencia de lobos (~160 km), pero que de acuerdo a las estimaciones de UBI, podrían soportar alrededor de 100 lobos o, tomando en cuenta el ámbito hogareño promedio, entre 7-8 manadas (Figura 4. 1).

En México, en el parche norte de la Sierra Madre Occidental (SMOcc N) presenta áreas con alto índice de ungulados de manera muy homogénea y generalmente ubicadas en la frontera entre los estados de Chihuahua y Sonora. En Sonora existen áreas al este de los municipios de Bacerac, Huachinera, Nacori Chico y Sahuaripa, y en Chihuahua al sur del municipio de Janos, oeste de Casas Grandes, centro de Madera y finalmente el centro oeste de Temosachi (Figura 4. 2). En el parche sur de la SMOcc, las áreas con la mayor potencial para el establecimiento de manadas se encontraron en el centro del macizo montañoso, al oeste de Guanaceví y Tepehuanes, centro-este de Otaez, parte central de San Dimas y la parte oeste de Durango y norte de Súchil y Mezquital (Figura 4. 3).

Cuadro 4. 2. Capacidad de carga ecológica del lobo mexicano y abundancia esperada en los tres parches de alta calidad dentro de su distribución histórica. AZ-NM – Parche de Arizona-Nuevo México; SMOcc N – Parche Sierra Madre Occidental Norte; SMOcc S – Parche Sierra Madre Occidental Sur.

Modelo	Autor	Parche	Área (Km ²)	Promedio UBI (min-max)/Número de Manadas	Capacidad de carga	Abundancia (min-max)
uSCR	Fuller 2003	Arizona-New México	44432.79	5.42 (2.28 - 9.72)	21.4 (11.02 - 35.59)	950.68 (489.54 - 1581.18)
		SMOcc N	24391.52	0.53 (0.15 - 0.93)	5.23 (4 - 6.58)	127.63 (97.44 - 160.39)
		SMOcc S	30106.11	0.49 (0.15 - 0.93)	5.11 (4 - 6.56)	153.75 (120.47 - 197.37)
	Mech Barber-Meyer 2015	Arizona-New México	44432.79	5.42 (2.28 - 9.72)	21.2 (10.09 - 36.34)	941.11 (448.47 - 1614.67)
		SMOcc N	24391.52	0.53 (0.15 - 0.93)	3.91 (2.59 - 5.35)	95.44 (63.2 - 130.44)
		SMOcc S	30106.11	0.49 (0.15 - 0.93)	3.78 (2.6 - 5.33)	113.77 (78.22 - 160.37)
Royle-Nichols	Fuller 2003	Arizona-New México	44432.79	14.91 (9.27 - 25.43)	52.7 (34.09 - 87.43)	2341.01 (1514.69 - 3884.67)
		SMOcc N	24391.52	3.27 (0.91 - 7.17)	14.29 (6.52 - 27.16)	348.58 (158.93 - 662.5)
		SMOcc S	30106.11	3.27 (0.91 - 7.17)	14.29 (6.52 - 27.16)	430.25 (196.17 - 817.71)
	Mech Barber-Meyer 2015	Arizona-New México	44432.79	14.91 (9.27 - 25.43)	54.6 (34.74 - 91.72)	2426.4 (1543.64 - 4075.49)
		SMOcc N	24391.52	3.27 (0.91 - 7.17)	13.59 (5.28 - 27.34)	331.49 (128.89 - 666.85)
		SMOcc S	30106.11	3.27 (0.91 - 7.17)	13.59 (5.28 - 27.34)	409.15 (159.08 - 823.08)
Ámbito hogareño	USFWS Reportes	Arizona-New México	44432.79	79.3 (72.6 - 87.6)		317.38 (290.4 - 350.6)
		SMOcc N	24391.52	43.6 (39.9 - 48.1)	4 lobos/ manada	174.23 (159.4 - 192.4)
		SMOcc S	30106.11	53.8 (49.2 - 59.4)		215.04 (196.8 - 237.5)

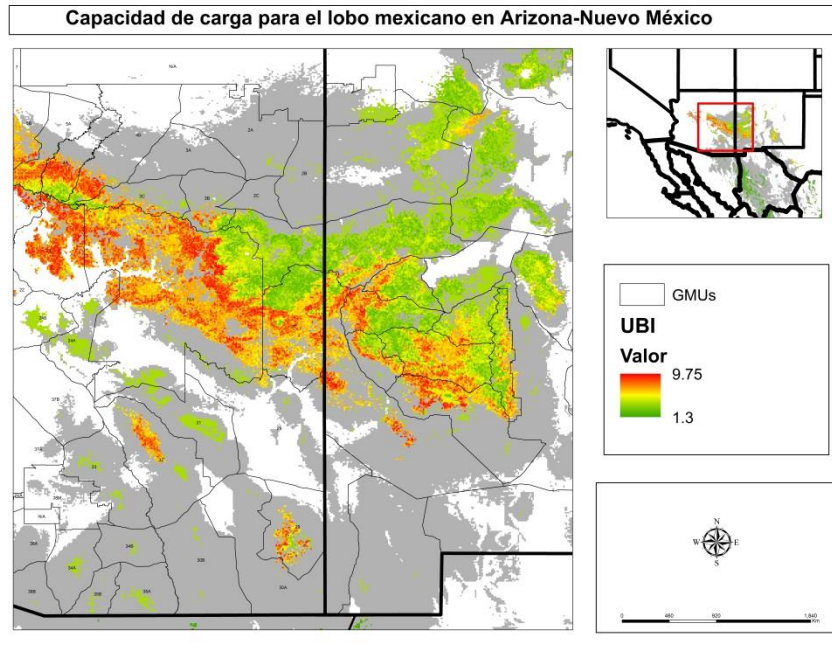


Figura 4. 1. Áreas con mayor capacidad de carga potencial basado en las Unidades de Biomasa de Ungulados (UBI) en los estados de Arizona y Nuevo México, Estados Unidos.

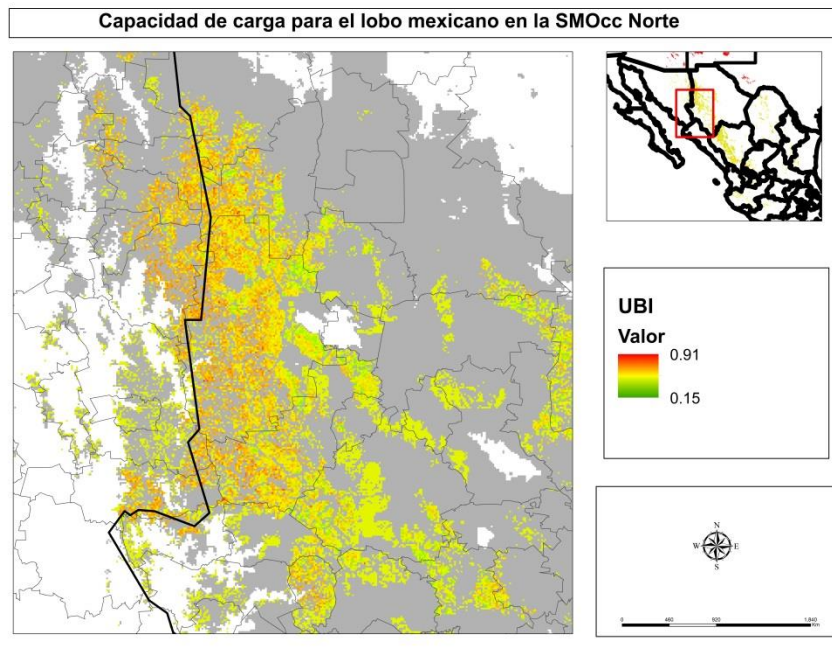


Figura 4. 2. Áreas con mayor capacidad de carga potencial, basado en las Unidades de Biomasa de Ungulados (UBI) en el parche Norte de la Sierra Madre Occidental (SMOcc N) en México.

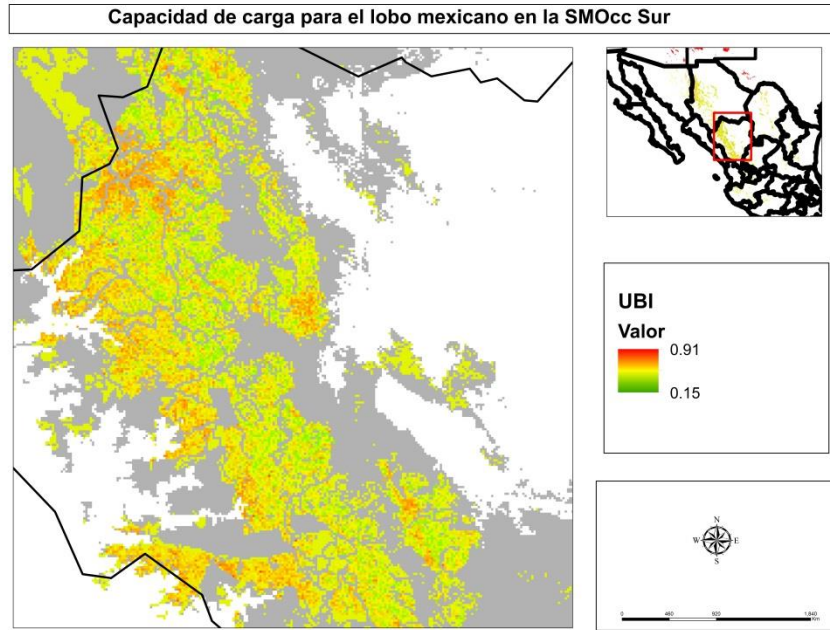


Figura 4. 3. Áreas con mayor capacidad de carga potencial, basado en las Unidades de Biomasa de Ungulados (UBI) en el parche Sur de la Sierra Madre Occidental (SMOcc S) en México.

Discusión

Estimé la capacidad de carga para el lobo mexicano usando dos modelos basados en la abundancia de ungulados (Fuller et al. 2003; Mech and Barber-Meyer 2015) y una estimación con base en los ámbitos hogareños (AZGFD 2022). Las estimaciones de capacidad de carga para el lobo mexicano indican que existe potencial para la recuperación del lobo mexicano dentro de su distribución histórica. De acuerdo con los cálculos de UBI obtenidos usando los modelos de conteos espaciales, Estados Unidos tiene un promedio de capacidad de carga de 21.4 lobos/1000km² y en México un promedio de 5.2 lobos/km², lo que se traduce en un potencial para sostener en promedio ~1230 lobos, con base en Fuller et al (2003), con un 22% ubicados en México (parches norte y sur de la SMOcc) y el resto (~78%) en el área central de Arizona-Nuevo México. Con base en los modelos de Royle-Nichols, encontré que la capacidad de carga en Estados Unidos es en promedio de 52 lobos/1000 km² mientras que en México

está en 14.3 lobos/1000 km². Con base en estos cálculos, ambos países podrían mantener en promedio ~3120 lobos, de los cuales aproximadamente un 24% se podrían mantener en los parches de la Sierra Madre Occidental. Al usar el modelo propuesto por Mech y Barber (2015), la capacidad de carga disminuye en un 1% en las zonas de Estados Unidos, y casi en 25% en los parches de la SMOcc (norte y sur). Esta reducción es más significativa en la parte de México debido a que este modelo predice una capacidad de carga menor cuando la abundancia de ungulados es menor a seis UBI's; a partir de este umbral, la capacidad de carga aumenta, superando las estimaciones propuestas por Fuller et al. (2003).

Las estimaciones de densidad/abundancia de ungulados para obtener el UBI es el factor más importante a considerar para evaluar los cálculos de capacidad de carga del hábitat para el lobo. Los análisis de conteos espaciales pueden llegar a subestimar las densidades entre 20-50%, como se demostró en el capítulo 3. Por otro lado, el cálculo de la abundancia usando los modelos de Royle-Nichols, al no tener una forma de asociarlo a una superficie, las abundancias pueden estar sobreestimadas. Tomando en cuenta estos rangos de amplitud, tomé como UBI mínimo las estimaciones derivadas de los SC y como máximo el UBI derivado de los modelos de Royle-Nichols. Los resultados muestran que las estimaciones de ungulados podrían estar entre 5.5 y 14.9 UBI's para Estados Unidos, mientras que en México estarían entre 0.5-3.27 UBI's, lo que se traduce en una variación de entre 950-2300 lobos en Estados Unidos y entre 280-780 lobos en México. Aunque las estimaciones de ungulados fueron realizadas usando una metodología comparable, repetible y certeza similar a la usadas en el plan de recuperación de lobo (Martínez-Meyer et al. 2017), definitivamente existe la manera de obtener información más precisa sobre la densidad de presas a través de un análisis de captura-recaptura para poblaciones parcialmente identificadas (SMR) mediante la identificación de una parte de la población de ungulados en cada sitio, como se sugirió en el capítulo 3. Estos modelos son

más precisos que los modelos de conteos espaciales para poblaciones sin marcaje (Chandler and Royle 2013; 2014b).

Al tomar como base el tamaño de ámbito hogareño promedio, la estimación de la capacidad de carga en las áreas de mayor calidad en toda la distribución histórica del lobo mexicano (~99,000 km²), podrían mantener ~146 manadas, lo que equivaldría a aproximadamente 614 lobos, de los cuales 340 (~85 manadas) se ubicarían a lo largo de la SMOcc, en los parches norte y sur. El cálculo del número de manadas basado en el tamaño del ámbito hogareño es una medida que si bien puede ayudar a proporcionar información relativa al espaciamiento de los grupos familiares, es muy difícil poder usar para extrapolar a otras áreas no colonizadas. Esto se debe a que el tamaño del ámbito hogareño depende de varios factores, como el número de individuos en la manada, la disponibilidad de presas, la topografía local, la presencia de cuerpos de agua, áreas para refugio, cobertura, entre otros. Esto resulta evidente al comparar los ámbitos hogareños reportados cada año por las agencias de Estados Unidos en las que, a pesar de mantener un promedio constante, se ha visto gran variabilidad por año (*i.e.*, una diferencia de más de 1600 km² entre manadas durante el 2021), lo que indica que existen ciertos factores que pueden estar introduciendo un error no cuantificable en los cálculos. Además, el ámbito hogareño de cada manada presenta cierto grado de traslape ya que están estimados al 95%. Este traslape no medido no se puede incorporar en mi estimación de la capacidad de carga para ajustar el área utilizada por cada manada, lo cual introduce un sesgo en las estimaciones, probablemente subestimando la abundancia potencial total. Por otro lado, en México, no hay información disponible sobre los ámbitos hogareños de los grupos familiares ubicadas en Chihuahua, sin embargo, debido a la disponibilidad (densidad) de presas en México, es probable que los ámbitos hogareños sean más entre 50 y 70% más extensos que los reportados en Arizona-Nuevo México, lo que representaría, en términos de abundancia potencial, entre 220-260 lobos a lo largo de la SMOcc, tomando en cuenta solo las áreas de alta calidad de hábitat en México (~54,500 km²).

En México, el plan rector de recuperación de lobo mexicano es el Programa de Acción para la Conservación de Especies (PACE) Lobo Mexicano (CONANP 2009), en el que se enlistan las acciones a realizar para recuperar esta subespecie en México. Dentro del Componente de Reintroducción, las actividades establecen reintroducir lobo mexicano en al menos dos áreas que formen parte de su distribución histórica con el objetivo de establecer (dos) poblaciones viables. Actualmente, en México solo contamos con una zona de reintroducción ubicada en el estado de Chihuahua. También dentro del Componente de Áreas Prioritarias se encuentra el de identificar áreas potenciales de reintroducción mediante la ubicación de al menos 6 áreas prioritarias (potenciales) para la reintroducción del Lobo Mexicano. En el modelo de hábitat remanente pudimos determinar 2 grandes parches (SMOcc Norte y SMOcc Sur) de calidad de hábitat alto, con potencial para llevar a cabo acciones de reintroducción de lobo mexicano.

En el parche SMOcc Norte, desde hace 12 años se han estado realizado liberaciones constantes de individuos de lobo y hasta julio del 2022, se tenía una población de ~40 individuos ubicadas en los municipios del sur de Janos, oeste de Casas Grandes y norte de Madera. En este estudio, además de esta área, se identificaron otras áreas cercanas con alto potencial para considerar liberar manadas que ayuden a que la población de este este sitio de reintroducción se establezca. Particularmente, encontré que el centro de Madera, el oeste de Temosachi, Maguarichi y sureste de Nonoava, tienen un alto potencial para ser consideradas como sitios de liberación de ejemplares en Chihuahua (Figura 4. 2). Una segunda área con potencial para reintroducción y poder establecer otra población en México se encuentra en el parche SMOcc Sur, en el estado de Durango. Dentro de este parche existen áreas que, con base en las densidades de ungulados estimadas, se podrían enfocar esfuerzos de evaluación de percepción social y de monitoreo de presas para evaluar su potencial como sitios de reintroducción de individuos de lobo para esta segunda población. En la parte

norte de Durango, en los municipios de Guanaceví, Tepehuanes y Santiago Papatzi, existen 4 áreas con alta calidad de hábitat que, de acuerdo con las estimaciones de UBI, podrían mantener entre 24 y 66 lobos (Figura 4. 3). En la región centro-sur del Estado de Durango, se encuentran tres áreas ubicadas en los municipios de San Dimas, Canatlán y la región montañosa entre los municipios de Durango, Pueblo Nuevo y Mezquital, que en conjunto podrían mantener de 37-101 lobos (Figura 4. 3). Este segundo sitio de liberación en México ayudaría a cumplir los objetivos planteados en el PACE Lobo Mexicano.

De acuerdo con el plan de recuperación realizado por la agencia de vida silvestre de los Estados Unidos (USFWS, por sus siglas en inglés), para considerar recatalogar a la subespecie en su lista roja se necesitan que en al menos dos poblaciones (una en Estados Unidos y otra en México), exista una abundancia promedio de 150 lobos durante un periodo de 4 años (USFWS 2022a), mientras que para quitar de la lista de especies en peligro de extinción al lobo mexicano, el plan de recuperación plantea que deben existir un mínimo de dos poblaciones, en donde en Estados Unidos se tenga un promedio igual o mayor a 320 individuos durante un periodo de 8 años y en México una población promedio de 200 individuos, igualmente durante un periodo de 8 años (USFWS 2022a). Actualmente, Estados Unidos está cerca de cumplir la meta para recategorizar a la especie, ya que en los últimos tres años la abundancia promedio ha sido de ~182, mientras que el conteo de 2022 superó los 240 individuos, por lo que se puede considerar que la población en E.U. ha cumplido con este objetivo, aunque tendría que esperar a que las poblaciones en México superen el umbral establecido para este país. Con respecto al objetivo de quitar a la especie de la lista de protección con al menos 320 individuos, después de 25 años de iniciar con las reintroducciones apenas se ha rebasado el umbral del 50%; sin embargo, de seguir con la tendencia de crecimiento poblacional que ha presentado en los últimos 7-8 años, el objetivo de 320 individuos se podría cumplir dentro de 10-12 años.

En México, hasta el 2022 se tenía apenas cubierto una cuarta parte del objetivo de los 150 lobos en libertad. Si tomamos el promedio de las densidades estimadas con los SC y considerando las densidades máximas y la subestimación de las densidades, discutido previamente, es posible que la capacidad de carga del parche norte de la SMOcc tenga el potencial para poder cumplirlo, aunque no es claro el tiempo que se tardaría en llegar a este objetivo. En el caso del segundo objetivo, en el que se propone tener una población de 200 individuos en promedio durante 8 años, incluso con las densidades máximas estimadas mediante SC, el objetivo estaría muy comprometido, por el contrario para el parche SMOcc Sur, la capacidad de carga con base en los SC muestra que ambos objetivos son alcanzables con las densidades de ungulados estimadas. Aunque en México no se tienen establecidos números mínimos poblacionales para considerar al lobo mexicano como recuperado, el plan de recuperación fue elaborado en forma conjunta y podría representar para México un criterio base. Estos resultados enfatizan la importancia de contar con un segundo sitio de reintroducción (SMOcc Sur) para asegurar el cumplimiento de los objetivos planteados tanto en el PACE como en el plan de recuperación de lobo.

La recuperación del lobo mexicano no solo depende de la capacidad ecológica del ambiente para sostener poblaciones, ya que los proyectos de conservación de grandes carnívoros siempre tienen un fuerte componente social, que muchas veces determinan si un proyecto es exitoso o no. Es por esto que la implementación de los proyectos en ambos países, deben tener una visión socioecológica en la que se incorpore la percepción social en la toma de decisiones de manejo y así lograr un equilibrio que permita a la especie establecerse y al mismo tiempo posibilite el desarrollo de las actividades económicas de la región. En ambos países es una necesidad incorporar este componente social, pero en México, debido al tipo de tenencia de la tierra, es por demás obligatorio, ya que al ser terrenos privados o de propiedad comunal (ejidos o comunidades) la conservación y restauración del lobo mexicano estará

en manos de los pobladores locales y será obligación de las agencias estatales y federales de gobierno así como de las instituciones académicas y las organizaciones no gubernamentales, el incluir, en la toma de decisiones, a los dueños de la tierra.

DISCUSIÓN GENERAL

El lobo es una especie que tuvo una amplia distribución holártica, con una historia de interacción muy cercana con los humanos (Vonholdt and Driscoll 2016), que suele despertar emociones encontradas, desde la admiración y afecto, hasta el miedo e incluso animadversión (Jürgens and Hackett 2017). Esto está profundamente arraigado en la percepción de la gente, debido probablemente al bagaje cultural cargado de mitos, leyendas y fabulas, principalmente heredadas de las culturas europeas. En América, previo a la llegada de los colonizadores, entre las tribus originarias de Estados Unidos, el lobo era visto casi como una deidad, con atributos positivos hacia los individuos y comunidades (Lopez 1978). En las culturas prehispánicas en México, en específico la azteca, recientemente se ha descubierto que el lobo tenía un reconocimiento especial, que podría igualarse a la importancia que le daban al águila y al jaguar (Blanco et al. 2007). Es una especie emblemática a la que se le han atribuido roles ecológicos clave (Ripple and Beschta 2006; Beschta and Ripple 2009), pero también el de ser causantes de grandes pérdidas económicas (Muhly and Musiani 2009), y a pesar de que los ataques a humanos por parte de lobos es muy inferior en comparación a los de otros carnívoros (Bombieri et al. 2023), esta especie es altamente estigmatizada y para muchas personas, es considerada un peligro.

El lobo mexicano es una de los pocos ejemplos en el mundo de una (sub)especie con posibilidades de retornar a vida libre después de haber sido erradicada, gracias a los esfuerzos de reproducción en cautiverio que comenzaron a principios de la década de 1980 y que continúan hasta ahora (USFWS 1982, 2022a; Siminski 2016). Desde su inicio, el objetivo del programa ha sido restablecer al lobo, siendo México una parte importante al contener la mayor parte de la distribución histórica. Sin embargo, debido a la falta de información respecto a las condiciones ambientales en este país, se ha propuesto expandir las poblaciones de lobo mexicano al norte de los estados de Arizona y Nuevo México,

e incluso en Colorado, en áreas que están fuera de su distribución histórica. En esta tesis se analizaron tres aspectos importantes para la conservación del lobo mexicano, tanto en México como en Estados Unidos: su distribución histórica, el hábitat remanente y la capacidad de carga ecológica con base en la disponibilidad de presas silvestres, con el fin de evaluar las condiciones actuales del hábitat de la subespecie en toda su distribución y determinar el rol que tiene México en la conservación del lobo mexicano.

Distribución histórica.

Las acciones de conservación de carnívoros y más aún, los proyectos de reintroducción especialmente de lobos, son socialmente complicados y, por lo general, la toma de decisiones tienen un fuerte componente político que en algunos casos tiene mayor peso que los aspectos ecológicos (Nie 2001; Povillitis et al. 2006). En Norteamérica, el lobo gris ha estado recolonizando áreas de las que previamente fueron extirpados (Dellinger et al. 2021), lo que ha ocasionado una fuerte discusión respecto a la conservación de esta especie. Existen áreas en las que, debido a la lejanía con poblaciones silvestres, por el nivel de fragmentación y antropización o debido a que el proceso natural de colonización sería muy lento o improbable, se ha planteado la reintroducción de individuos y, en el caso de Colorado (CPW 2022), se propuso al lobo mexicano como opción, ya que las subespecies nativas, *C. l. nubilus* y *C. l. youngi*, están extintas. Esta propuesta y otras que pretenden ampliar las zonas de reintroducción de lobo mexicano más al norte de su distribución histórica están fundamentadas en investigaciones basadas en ciertos marcadores genéticos que sugieren que la distribución de lobo mexicano podría llegar más al norte (Hendricks et al. 2016, 2017), pero que fue ampliamente rebatida bajo un sólido argumento ecológico y de hábitat (Heffelfinger et al. 2017a; b; Odell et al. 2018a; b).

Aunque dicha propuesta no prosperó, este debate demostró que existe un vacío de información que puede generar confusión entre los manejadores y conservacionistas. La designación de límites geográficos de subespecies tiene

implicaciones de conservación y sociopolíticas. Saber qué áreas estaban habitadas por cada subespecie puede ayudar a dirigir una mejor toma de decisiones en proyectos de reintroducción, translocación e identificación de sitios potenciales para la conservación. Los resultados del artículo de subespecies (capítulo 1), indican que el lobo mexicano, climáticamente se encuentra asociado a los ecosistemas montañosos del centro y norte de México y hasta el sur de Arizona y Nuevo México, siendo el centro de estos dos estados un límite geográfico y climático, ya que los ecosistemas más norteños presentan condiciones ambientales más favorables para las otras subespecies (incluidas en los grupos del Este y del Oeste). En el caso de Colorado, de acuerdo con nuestros resultados, la subespecie más adecuada para llevar a cabo esfuerzos de reintroducción es la que se encuentra en los estados de Wyoming e Idaho (*Canis lupus occidentalis*), perteneciente en nuestro estudio al grupo del Oeste.

Hábitat remanente.

Describir cómo las especies usan el hábitat y cómo se puede medir esta relación es una de las preguntas fundamentales en el manejo de la vida silvestre. Un aspecto primordial, es reconocer que actualmente muchas áreas que históricamente eran usadas por las especies, ahora no son adecuadas debido al impacto y transformación humana. Para el lobo mexicano, han habido diversos esfuerzos para estimar el hábitat remanente y hasta hace un par de años han sido tres estudios los que tenían mayor relevancia para la toma de decisiones a nivel federal en Estados Unidos (Carroll et al. 2004, 2006; Hendricks et al. 2016). Una característica de estos estudios es que consistentemente enfatizan la falta de hábitat adecuado para el lobo mexicano en México. En estos estudios, aunque se reconoce la falta de información respecto a las condiciones ambientales en México, injustificadamente se le aplica un criterio de penalización. Por ejemplo, Carroll et al. (2004), no contaban con información geoespacial de México, por lo que en su análisis aplicaron un factor de corrección a todo México en donde se le disminuía en un 75% las condiciones de calidad de hábitat y, por el contrario, se le añadía hasta en un 25% de calidad alto a ciertas áreas ubicadas al norte de

Arizona/Nuevo México y sur de Colorado. Esta disparidad en el factor de corrección resultó en un desbalance artificial de la calidad de hábitat en México y Estados Unidos, concluyendo que las acciones de conservación del lobo mexicano debían ser enfocadas en Estados Unidos. En el 2016, otro estudio realizó un procedimiento similar y aunque ya se contaba con información geoespacial más detallada y comparable para ambos países, inexplicablemente también aplicaron un criterio de penalización (el cual no es reportado en los métodos) de la frontera hacia el sur en México, nuevamente produciendo un análisis y conclusiones sesgados respecto a la calidad de hábitat disponible (Hendricks et al. 2016).

Con nuestro análisis de calidad de hábitat para el lobo mexicano, demostramos que existen áreas extensas de calidad de hábitat adecuado en ambos países. Particularmente, en México existen dos grandes parches a lo largo de la Sierra Madre Occidental. Uno de ellos está ubicado en el estado de Chihuahua y Sonora, en donde actualmente se están llevando a cabo liberaciones de lobo mexicano. El otro parche se encuentra en el estado de Durango y es el parche con mayor potencial para ser considerado como segundo sitio de reintroducción, por diferentes razones. La más importante es que la principal actividad productiva es la forestal, siendo la ganadería la segunda o tercera actividad productiva en importancia económica (www.inegi.org.mx/programas/). Esta situación le confiere una importante ventaja, ya que la probabilidad de mortalidad de lobos asociada al conflicto por depredación es menor con respecto a otras áreas en donde la ganadería es más importante. Aunado a esto, las organizaciones forestales en Durango tienen un interés especial en conservar la fauna silvestre de sus bosques, ya que las certificaciones a nivel mundial respecto a madera sustentable se basan en diferentes aspectos, siendo uno de ellos, la conservación de la fauna local, por lo que apoyar un esfuerzo para la recuperación del lobo mexicano les puede ayudar a obtener y conservar sus certificaciones internacionales (Jorge Servín, com. pers.).

Otro aspecto importante a resaltar es la conectividad entre estos parches que favorezca un flujo genético entre las distintas manadas y poblaciones. En este sentido, es importante destacar que los parches identificados con hábitat de alta calidad en la Sierra Madre Occidental (SMOcc) no están aislados, ya que se encuentran embebidos en una matriz de hábitat de calidad media que los conecta y se encuentran ligados por medio de importantes áreas con alta centralidad en los conectores (González-Saucedo et al. 2021). Asimismo, existe conectividad entre el parche SMOcc Norte y la población en Arizona-Nuevo México, a pesar de los impactos en el hábitat y las barreras humanas, como el muro fronterizo, (González-Saucedo et al. 2021). Los resultados encontrados en este análisis, contrastan drásticamente con los análisis de hábitat previos (Carroll et al. 2014; Hendricks et al. 2016), ya que nosotros sostenemos que sí existen grandes áreas de hábitat óptimo para el lobo mexicano dentro de su distribución histórica y particularmente en México, en donde es posible enfocar los esfuerzos de conservación.

Capacidad de carga.

Un elemento esencial en la calidad del hábitat de los carnívoros es la disponibilidad y densidad suficiente de presas silvestres. En el caso de los grandes carnívoros como el lobo, los ungulados representan su principal presa. Los ungulados juegan un papel importante en los ecosistemas debido a que cuando las densidades poblacionales de estos herbívoros son muy altas, tienen impactos significativos en la estructura y composición de la vegetación, incluyendo la pérdida de especies de plantas, líneas de sobre-ramoneo evidentes, pérdida de la cobertura, además del incremento en el conflicto con humanos a través de pérdidas económicas en cultivos y por daños a vehículos a causa de colisiones (Côté et al. 2004; Carpio et al. 2021). Por otro lado, una disminución drástica en sus poblaciones pueden ocasionar desbalances en el ecosistema al perder servicios ambientales, tales como la dispersión de semillas, el reciclamiento de nutrientes y la modulación en la estructura de los patrones de vegetación (Hobbs 1996), además de efectos negativos en la economía de

algunas regiones, ya que los ungulados son usados para cacería deportiva y de subsistencia (Palazy et al. 2012). Un declive en las poblaciones de ungulados también tiene su efecto en los carnívoros, ya que se genera una mayor competencia intraespecífica (Uiterwaal et al. 2023), una mayor depredación sobre otras especies, incluyendo ganado doméstico, y ocasiona cambios en los ámbitos hogareños. Estos dos últimos contribuyen al incremento en las interacciones con los humanos y, por ende, un mayor riesgo de conflicto.

El monitoreo constante de las poblaciones de ungulados es una herramienta básica para su adecuado manejo. Además, por su importancia en la ecología de los grandes carnívoros, estudiar sus patrones de distribución y abundancia es primordial en proyectos de conservación de carnívoros y en particular en proyectos de reintroducción, como en el caso del lobo mexicano. Los estudios sobre la densidad y abundancia de los ungulados, especialmente del venado cola blanca en México, van en aumento, asociados a una disminución en el costo de las cámaras trampa y al incremento en el desarrollo de modelos estadísticos para estimar parámetros de densidad derivados de datos de foto-trampeo.

Los resultados del capítulo 3 abonan a los estudios realizados en México y Estados Unidos respecto a estos tres ungulados (wapití, el venado cola blanca y venado bura) proporcionando información valiosa para la toma de decisiones del proyecto binacional de reintroducción de lobo mexicano y sienta las bases para futuras comparaciones a nivel regional y local. Los resultados del capítulo 3, sugieren que existen condiciones adecuadas de abundancia de presas silvestres para mantener manadas de este depredador dentro de las áreas de alta calidad de hábitat. Existe, sin embargo, la necesidad de realizar acciones para incrementar la abundancia de los ungulados en México. Aunque los promedios de densidades encontrados indican en general una densidad suficiente (0.56-3.27 venados/km²) para mantener poblaciones de lobo, sería muy conveniente implementar acciones manejo como el aumento en el número de Unidades de Manejo Ambiental (UMA's) para conservación y cacería, el pago por servicios

ambientales para la protección de la biodiversidad y la liberación de individuos para repoblar áreas. Una de las principales razones de la diferencia de las estimaciones de biomasa entre E.U. y México es la ausencia del wapití en México, un cérvido de gran tamaño (200-300 kilos). Debido a la cacería excesiva y a la introducción de ganado, el wapití de Merriam (*Cervus canadensis merriami*), fue extinto a principios del siglo pasado tanto en el norte de México como en Arizona y Nuevo México (Weber and Gonzalez 2003), sin embargo, para 1913 fue reintroducido en la parte central de Arizona y Nuevo México con individuos de las Rocallosas (otra subespecie) y actualmente la población ha crecido hasta llegar a más de 100 mil individuos (<https://www.azgfd.com/hunting/species/biggame/>). En México, esta especie sólo se encuentra en UMA's de forma intensiva o extensiva, pero se puede plantear la oportunidad de reintroducir esta especie (aunque no sea la subespecie que originalmente habitó en la Sierra Madre Occidental) con la cual se podría incrementar la biomasa de presas potenciales para los carnívoros, además de promover el incremento de beneficios económicos para los pobladores del área a través de la cacería para trofeo y para consumo. Sin embargo habría que considerar los potenciales riesgos al ecosistema y a los demás ungulados (Gallina and Escobedo-Morales 2009).

La capacidad de carga de los ecosistemas del norte de México y sur de Estados Unidos para el lobo mexicano con base en sus presas, indica que México puede aportar significativamente al éxito del programa binacional, debido a que tiene la capacidad de mantener una población de entre 150-700 lobos, lo cual ayudaría a cumplir con los objetivos de recuperación del lobo mexicano planteados en el plan de recuperación (USFWS 2022a). Considerando un escenario estricto, en el que las densidades de venado cola blanca son las mínimas (~ 0.5 individuos/km²), las estimaciones indican que el parche de la SMOcc Norte podría mantener 95 lobos mexicanos (~ 23 manadas), mientras que el parche SMOcc Sur podría soportar unos 113 individuos (~ 28 manadas). Por ende, para maximizar las posibilidades de recuperar el lobo, se deberían de considerar ambos parches para incrementar las probabilidades de tener una población estable.

Aunque Fuller (2003) sugiere que la relación entre la densidad de presas y la densidad de lobo es lo suficientemente fuerte para poder hacer predicciones, un factor a tomar en cuenta es la presencia de ganado, que como fuente de biomasa adicional pudiera modificar las estimaciones potenciales (David Mech, comentario personal). Por ejemplo, en el suroeste de Estados Unidos existen áreas destinadas al pastoreo, especialmente en Nuevo México; y en el norte de México, particularmente en Chihuahua y Sonora, se encuentran las áreas con mayor presencia de ganado bovino en México. En este estudio no fue posible incorporar la variable de densidad de ganado debido a que no se tienen los datos precisos y no es posible estimar los valores mediante correlaciones con otras variables paisajísticas, ya que la abundancia de ganado varía mucho dependiendo del tipo de manejo de cada rancho. Sin embargo, es muy recomendable incorporar esta variable en futuros análisis, aunque sea a una escala mayor, como por ejemplo, a nivel municipal.

Aunado a esto, la mortandad de lobos por persecución debido a depredaciones sobre ganado puede tener efectos muy importantes sobre la población de lobos debido a una baja tolerancia social hacia los carnívoros. La tolerancia social, por lo tanto, es otro factor importante que es necesario incorporar en futuros análisis de la calidad de hábitat de este depredador (Ditmer et al. 2022b).

CONCLUSIONES FINALES

La conservación del lobo mexicano tiene un alto nivel de complejidad política y socioecológica, por lo tanto, los proyectos de reintroducción deben tener en consideración el componente social. A pesar de que más del 90% de la distribución histórica de esta subespecie es en México (Goldman 1944b; Heffelfinger et al. 2017a), persisten opiniones por parte de un grupo específico de conservacionistas y manejadores que dudan del papel que podría jugar México en la conservación de esta subespecie. Estas opiniones estaban fundadas en el desconocimiento de las condiciones ambientales existentes en este país y, por ende, la contribución a la conservación que podría tener el lobo en México.

En esta tesis me enfoqué en investigar aspectos fundamentales en la conservación del lobo mexicano que pueden ayudar a poner en su justa medida la importancia de México en su conservación. Para esto, analicé tres aspectos prioritarios de la ecología de esta subespecie: su distribución histórica; el estatus actual de su hábitat remanente y finalmente una estimación del potencial de recuperación de la subespecie a nivel local. Uno de los aspectos más comúnmente criticados es la falta de hábitat adecuado en México, por lo que algunos investigadores y manejadores han propuesto la introducción de esta subespecie fuera de su distribución histórica, en áreas al norte de Arizona-Nuevo México y Colorado ya que la subespecie local está extinta. La propuesta de introducción fuera de su distribución histórica tiene problemas críticos desde distintos ángulos que, desde mi punto de vista, la hacen insostenible. Por un lado, existen inconsistencias ambientales (Gonzalez-Bernal et al 2022, ver Capítulo 1), ya que las afinidades climáticas de la subespecie son las que prevalecen en las sierras madre de México, teniendo sus límites climáticos en el centro de Arizona y Nuevo México. Por otro lado, el establecimiento prematuro de poblaciones de lobo mexicano al norte de su distribución puede ser riesgoso, debido a posibles hibridaciones con lobos del norte y la pérdida de caracteres genéticos, que pueden poner en peligro la recuperación del lobo mexicano en el largo plazo

(Odell et al 2017, Anexo 1). Además, no es necesario el buscar sitios fuera de su distribución histórica ya que en ella aún existen parches de alta calidad lo suficientemente extensas tanto en México como en Estados Unidos (Martínez-Meyer et al. 2021, ver capítulo 2) con una alta conectividad estructural y funcional (González-Saucedo et al 2021, anexo 2). Aunque actualmente solo en dos de estos parches se llevan a cabo acciones de reintroducción, aumentar los sitios de reintroducción en México incrementa las probabilidades de persistencia de esta subespecie en el largo plazo. También se demostró que dentro de estos parches existen densidades suficientes de presas silvestres para sostener poblaciones de lobo (ver capítulo 3) y cumplir con los objetivos del plan de recuperación tanto en E.U.A- como en México (ver capítulo 4). Con base en los resultados de este estudio, recomiendo el establecimiento de un nuevo sitio de reintroducción en el parche SMOcc Sur, específicamente en el estado de Durango.

En términos generales, los resultados de esta tesis indican que la conservación del lobo mexicano dentro de su distribución histórica es posible y necesaria, al tener las condiciones ambientales y ecológicas adecuadas. Por otro lado, las diferencias sociales y de tenencia de la tierra en ambos países resaltan la necesidad de incorporar la dimensión social en el programa con esquemas específicos en cada sitio de reintroducción, dependiendo del contexto socio-ecológico. La conservación y restauración del lobo mexicano en ambos países se tendrá que realizar en conjunto con los pobladores locales, tomando en cuenta su percepción y sus necesidades socioeconómicas, equilibrando el proyecto mediante un manejo adecuado de la especie. En E.U.A. se ha logrado mantener un crecimiento constante en la población mediante la inserción de las diferentes visiones sociales de la región en las que la opinión de los conservacionistas, así como de ganaderos y cazadores ha sido incorporada en general de forma exitosa en las acciones tomadas. Por otro lado, México tiene un compromiso claro con la conservación del lobo mexicano, por ello es indispensable incorporar la dimensión social en la visión y las acciones del programa, no solo por la obvia razón de incorporar a la sociedad en la conservación de esta subespecie, sino también

porque lo que los legítimos dueños de las tierras deben de ser participantes activos en la toma de decisiones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ager, A. A., Johnson, B. K., Kern, J. W., Kie, J. G. 2003. Daily and seasonal movements and habitat use by female Rocky Mountain elk and mule deer. *Journal of Mammalogy* 84:1076–1088.
- Araiza, M. 2001. Determinación de sitios potenciales para la reintroducción del lobo gris mexicano. Universidad Nacional de Costa Rica.
- Araiza, M., Carrillo, L., List, R., Lopez Gonzalez, C. A., Martinez Meyer, E., Martinez Gutierrez, P. G., Moctezuma Orozco, O., Sanchez Morales, N. E., Servin, J. 2012. Consensus on criteria for potential areas for wolf reintroduction in Mexico. *Conservation Biology* 26:630–637.
- Augustine, B. C., Royle, J. A., Murphy, S. M., Chandler, R. B., Cox, J. J., Kelly, M. J. 2019. Spatial capture–recapture for categorically marked populations with an application to genetic capture–recapture. *Ecosphere* 10:e02627.
- AZGFD. 2022. Mexican Wolf Reports & Documents. *Arizona Game and Fish Department*.
<<https://www.azgfd.com/wildlife/speciesofgreatestconservneed/mexicanwolves/reports/>> (26 January 2023).
- Baker, R. H., Villa, B. 1960. Distribución geográfica y población actuales de lobo gris en México. *Anales del Instituto de Biología* 30:369–374.
- Barton, K. 2022. MuMIn: multi-model inference, R package version 1.46.0.
- Bednarz, J. C. 1988. The Mexican wolf: biology, history, and prospects for reestablishment in New Mexico. *Endangered Species Report Number 18*. U.S. Fish and Wildlife Service, Region 2.
- Bello, J., Gallina, S., Equihua, M. 2004. Movements of white-tailed deer and their relationship with precipitation in the northeastern of Mexico. *Interciencia* 29:357–361.
- Belongie, C. 2008. Using GIS to Create a Gray Wolf Habitat Suitability Model and to Assess Wolf Pack Ranges in the Western Upper Peninsula of Michigan.

Volume 10, Papers in Resource Analysis. 15pp. Saint Mary's University of Minnesota Central Services Press. Winona, MN. Ret.

Bengsen, A. J., Forsyth, D. M., Ramsey, D. S. L., Amos, M., Brennan, M., Pople, A. R., Comte, S., Crittle, T. 2022. Estimating deer density and abundance using spatial mark–resight models with camera trap data. *Journal of Mammalogy* 103:711–722.

Bergman, E. J., Doherty Jr., P. F., White, G. C., Freddy, D. J. 2014. Habitat and herbivore density: Response of mule deer to habitat management. *The Journal of Wildlife Management* 79:60–68.

Beschta, R. L., Ripple, W. L. 2009. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biological Conservation*:2401–2414.

Blanco, A., Galicia, B., Valadez, R. 2007. El lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) en el contexto cultural prehispánico: las fuentes escritas. *AMMVEPE* 18:68–76.

Bogan, M. A., Mehlhop, P. 1983. Systematic relationship of gray wolves (*Canis lupus*) in Southwestern North America.

Bombieri, G. et al. 2023. A worldwide perspective on large carnivore attacks on humans. *PLOS Biology* 21:1–15.

Bristow, K. D., Clement, M. J., Crabb, M. L., Harding, L. E., Rubin, E. S. 2019. Comparison of aerial survey methods for elk in Arizona. *Wildlife Society Bulletin* 43:77–92.

Brown, D. E. 1983. *The Wolf in the Southwest: the making of an endangered species*. University of Arizona Press; p. 195.

Brunjes, K. J., Ballard, W. B., Humphrey, M. H., Harwell, F., McIntyre, N. E., Krausman, P. R., Wallace, M. C. 2006. Habitat use by sympatric mule and white-tailed deer in Texas. *The Journal of Wildlife Management* 70:1351–1359.

Burgar, J. M., Stewart, F. E. C., Volpe, J. P., Fisher, J. T., Burton, A. C. 2018. Estimating density for species conservation: Comparing camera trap spatial

- count models to genetic spatial capture-recapture models. *Global Ecology and Conservation* 15:e00411.
- Carbone, C., Gittleman, J. L. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. *Science* 295:2273–2276.
- Cariappa, C. A., Oakleaf, J. K., Ballard, W. B., Breck, S. W. 2011. A reappraisal of the evidence for regulation of wolf populations. *The Journal of Wildlife Management* 75:726–730.
- Carnes, R. 2011. Mexican Wolf Recovery: Habitat suitability and dispersal potential. Duke University.
- Carpio, A. J., Apollonio, M., Acevedo, P. 2021. Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Review* 51:95–108.
- Carrera-Treviño, R. 2008. Population dynamics of desert mule deer (*Odocoileus hemionus eremicus*) in central Arizona, 1960– 2006. Texas Tech University.
- Carroll, C., Fredrickson, R., Lacy, R. C. 2014. Developing metapopulation connectivity criteria from genetic and habitat data to recover the endangered Mexican wolf. *Conservation Biology* 28:76–86.
- Carroll, C., Phillips, M. K., Lopez-Gonzalez, C. A., Schumaker, N. H. 2006. Defining Recovery Goals and Strategies for Endangered Species: The Wolf as a Case Study. *BioScience* 56:25–37.
- Carroll, C., Phillips, M. K., Lopez Gonzalez, C. A. 2004. Spatial Analysis of restoration potential and population viability of the wolf (*Canis lupus*) in the Southwestern United States and Northern Mexico.
- Carroll, C., Phillips, M. K., Schumaker, N. H., Smith, D. W. 2003. Impacts of Landscape Change on Wolf Restoration Success: Planning a Reintroduction Program Based on Static and Dynamic Spatial Models. *Conservation Biology* 17:536–548.
- Chandler, R. B., Royle, J. A. 2013. Spatially-explicit models for inference about density in unmarked populations. *The Annals of Applied Statistics*:1–19.
- Chapron, G. et al. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern

- human-dominated landscapes. *Science* 346:1517–1519.
- CONANP. 2009. Programa de accion para la conservacion de las especies (PACE): Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*). Comision Nacional de Areas Naturales Protegidas.. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Mexico.
- Connor, T. et al. 2022. Estimating wildlife density as a function of environmental heterogeneity using unmarked data. *Remote Sensing* 14:5.
- Contreras-Moreno, F. M., Hidalgo-Mihart, M. G., Reyna-Hurtado, R., López-González, C. A., de la Cruz, A. J. 2021. Seasonal home-range size of the white-tailed deer, *Odocoileus virginianus thomasi*, in a tropical wetland of southeastern Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 92.
- Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., Waller, D. M. 2004. Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:113–147.
- CPW, C. P. and W. C. 2022. Colorado Wolf Restoration and Management Plan - Draft.
- Davidson, Z., Valeix, M., Loveridge, A. J., Hunt, J. E., Johnson, P. J., Madzikanda, H., Macdonald, D. W. 2012. Environmental determinants of habitat and kill site selection in a large carnivore: scale matters. *Journal of Mammalogy* 93:677–685.
- Dellinger, J. A., Laudon, K., Figura, P. 2021. Summer diet of California's recolonizing gray wolves. *California Fish and Wildlife Journal* 107:140–146.
- DeVore, R. M., Butler, M. J., Wallace, M. C., Liley, S. G. 2018. Population dynamics model to inform harvest management of a small elk herd in central New Mexico. *Journal of Fish and Wildlife Management* 9:531–544.
- Ditmer, M. A., Niemiec, R. M., Wittemyer, G., Crooks, K. R. 2022a. Socio-ecological drivers of public conservation voting: restoring gray wolves to Colorado, USA. *Ecological Applications* 32:e2532.
- Ditmer, M. A., Wittemyer, G., Breck, S. W., Crooks, K. R. 2022b. Defining ecological and socially suitable habitat for the reintroduction of an apex

- predator. *Global Ecology and Conservation* 38:e02192.
- ESRI. 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Environmental Systems Research Institute.
- Evans, M. J., Rittenhouse, T. A. G. 2018. Evaluating spatially explicit density estimates of unmarked wildlife detected by remote cameras. *Journal of Applied Ecology* 55:2565–2574.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105:3–41.
- Fuller, T. K., Mech, L. D., Cochrane, J. F. 2003. Wolf population dynamics. in: Mech, L. D., Boitani, L., editors. *Wolves. Behaviour ecology and conservation* University of Chicago Press Chicago, Illinois; p. 161–191.
- Galindo-Leal, C. 1992. Overestimation of Deer Densities in Michilia Biosphere Reserve, Durango, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 37:209–212.
- Gallina, S., Escobedo-Morales, L. A. 2009. Análisis sobre las Unidades de Manejo (UMAs) de ciervo rojo (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) y wapiti (*Cervus canadensis* (Erxleben, 1777) en México: problemática para la conservación de los ungulados nativos. *Tropical Conservation Science* 2:251–265.
- Gehring, T. M., Potter, B. A. 2005. Wolf habitat analysis in Michigan: an example of the need for proactive land management for carnivore species. *Wildlife Society Bulletin* 33:1237–1244.
- Gilbert, N. A., Clare, J. D. J., Stenglein, J. L., Zuckerberg, B. 2021. Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data. *Conservation Biology* 35:88–100.
- Gish, D. M. 1977. An Historical look at the Mexican gray wolf (*Canis lupus baileyi*) in early Arizona Territory and since statehood.
- Goetsch, C., Wigg, J., Royo, A. A., Ristau, T., Carson, W. P. 2011. Chronic over browsing and biodiversity collapse in a forest understory in Pennsylvania: Results from a 60 year-old deer exclusion plot. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 138:220–224.

- Goldman, E. A. 1944a. Classification of wolves: part II. in: Young, S. P., Goldman, E. A., editors. *The wolves of North America*. Washington, D.C; p. 389–636.
- Goldman, E. A. E. 1944b. Classification of wolves. Part II. in: Young, S. P., Goldman, E. ., editors. *The wolves of North America*. The American Wildlife Institute Washington, D.C; p. 389–636.
- González-Saucedo, Z. Y., González-Bernal, A., Martínez-Meyer, E. 2021. Identifying priority areas for landscape connectivity for three large carnivores in northwestern Mexico and southwestern United States. *Landscape Ecology* 36:877–896.
- Gower, C. N., Garrott, R. A., White, P. J., Cherry, S., Yoccoz, N. G. 2008. Chapter 19 Elk group size and Wolf predation: A flexible strategy when faced with variable risk. in: Garrott, R. A., White, P. J., Watson, F. G. R., editors. *The Ecology of Large Mammals in Central Yellowstone* Elsevier p. 401–422.
- Graham, C. H., Ron, S. R., Santos, J. C., Schneider, C. J., Moritz, C., Cunningham, C. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58:1781–1793.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. 2nd ed. Vol. II. Wiley.
- Hall, E. R., Kelson, K. R. 1959. *The mammals of North America, Volume II*. The Ronald Press. New York, New York, USA.
- Hanberry, B., Hanberry, P. 2020. Rapid digitization to reclaim thematic maps of white-tailed deer density from 1982 and 2003 in the conterminous US. *PeerJ* 8:e8262.
- Hayward, M., O'Brien, J., Kerley, G. 2007. Carrying capacity of large African predators: Predictions and tests. *Biological Conservation* 139:219–229.
- Hedrick, P. W., Miller, P. S., Geffen, E., Wayne, R. 1997. Genetic evaluation of the three captive Mexican wolf lineages. *Zoo Biology* 16:47–69.
- Heffelfinger, J., Nowak, R. M., Paetkau, D. 2017a. Clarifying historical range to aid recovery of the Mexican wolf. *The Journal of Wildlife Management*

81:766–777.

- Heffelfinger, J. R., Nowak, R. M., Paetkau, D. 2017b. Revisiting revising Mexican wolf historical range: A reply to Hendricks et al. *The Journal of Wildlife Management* 81:1334–1337.
- Hendricks, S. A., Clee, P. R. S., Harrigan, R. J., Pollinger, J. P., Freedman, A. H., Callas, R., Figura, P. J., Wayne, R. K. 2016. Re-defining historical geographic range in species with sparse records: Implications for the Mexican wolf reintroduction program. *Biological Conservation* 194:48–57.
- Hendricks, S. A., Koblmüller, S., Harrigan, R. J., Leonard, J. A., Schweizer, R. M., Vonholdt, B. M., Kays, R., Wayne, R. 2017. Defense of an expanded historical range for the Mexican wolf: A comment on Heffelfinger et al. *The Journal of Wildlife Management* 81:1331–1333.
- Hetherington, D. A., Gorman, M. L. 2007. Using prey densities to estimate the potential size of reintroduced populations of Eurasian lynx. *Biological Conservation* 137:37–44.
- Hijmans, R. J., van Etten, J. 2012. raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0-12.
- Hobbs, N. T. 1996. Modification of Ecosystems by Ungulates. *The Journal of Wildlife Management* 60:695–713.
- Hoffmeister, F. D. 1986. Mammals of Arizona.
- Holleman, D. F., Stephenson, R. O. 1981. Prey selection and consumption by Alaskan wolves in winter. *The Journal of Wildlife Management* 45:620–628.
- Holt, A. R., Davies, Z. G., Tyler, C., Staddon, S. 2008. Meta-analysis of the effects of predation on animal prey abundance: Evidence from UK vertebrates. *PLOS ONE* 3:e2400.
- Howe, E. J., Buckland, S. T., Després-Einspenner, M.-L., Kühl, H. S. 2017. Distance sampling with camera traps. *Methods in Ecology and Evolution* 8:1558–1565.
- Inskip, C., Zimmermann, A. 2009. Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. *Oryx* 43:18.

- J. Ratti, M. Weinstein, J. M. Scott, P. A. Wiseman, Anne-Marie Gillesberg, C. Miller, M. Szepanski, Leona K. Svancara. 2004. Feasibility of wolf reintroduction to Olympic Peninsula, Washington.
- Jędrzejewski, W. et al. 2017. Human-jaguar conflicts and the relative importance of retaliatory killing and hunting for jaguar (*Panthera onca*) populations in Venezuela. *Biological Conservation* 209:524–532.
- Jürgens, U. M., Hackett, P. M. W. 2017. The Big Bad Wolf: The Formation of a Stereotype. *Ecopsychology* 9:33–43.
- Karanth, K. U., Nichols, J. D., Kumar, N. S., Link, W. a, Hines, J. E. 2004. Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:4854–8.
- Kery, M., Royle, J. A. 2015. *Applied Hierarchical Modeling in Ecology*.
- Koenen, K. K. G., DeStefano, S., Krausman, P. 2002. Using distance sampling to estimate seasonal densities of desert mule deer in a semidesert grassland. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 30:53–63.
- Kufeld, R. C., Bowden, D. C., Schrupp, D. L. 1987. Estimating mule deer density by combining mark-recapture and telemetry data. *Journal of Mammalogy* 68:818–825.
- Lara-Díaz, N. E., Coronel Arellano, H., González Bernal, A., Gutiérrez González, C., López González, C. A. 2011. Abundancia y densidad de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus couesii*) en Sierra de San Luis, Sonora, México. *Therya* 2:125–138.
- Larsen, T., Ripple, W. J. 2006. Modeling gray wolf (*Canis lupus*) habitat in the Pacific Northwest, U.S.A. *Journal of Conservation Planning* 2:30–61.
- Vander Lee, B., Smith, R., Bate, R. 2004. *Ecological and Biological Diversity of National Forests in Region 3*. The Nature Conservancy.
- Leonard, J. A., Vilà, C., Wayne, R. K. 2005. Legacy lost: genetic variability and population size of extirpated U.S. grey wolves (*Canis lupus*). *Molecular ecology* 14:9–17.

- Leopold, A. 1949. The Land Ethic.
- Liaw, A., Wiener, M. 2002. Classification and Regression by randomForest. R News 2:18–22.
- Lindsey, P. A., Alexander, R., Mills, M. G. L., Romañach, S., Woodroffe, R. 2007. Wildlife viewing preferences of visitors to protected areas in South Africa: implications for the role of ecotourism in conservation. Journal of Ecotourism 6:19–33.
- Lopez, B. H. 1978. Of wolves and men.
- Loveridge, A. J., Valeix, M., Davidson, Z., Murindagomo, F., Fritz, H., Macdonald, D. W. 2009. Changes in home range size of African lions in relation to pride size and prey biomass in a semi-arid savanna. Ecography.
- Mandujano, S. 2004. Análisis bibliográfico de los estudios de venados en México. Acta zoológica mexicana 20.
- Mandujano, S., Delfin-Alfonso, C. A., Gallina, S. 2010. Comparison of geographic distribution models of white-tailed deer *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780) subspecies in Mexico: biological and management implications. Therya 1:41–68.
- Mandujano, S., Yañez-Arenas, C. A., González-Zamora, A., Pérez-Arteaga, A. 2013. Habitat-population density relationship for the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) during the dry season in a Pacific Mexican tropical dry forest. mammalia 77.
- Martínez-Meyer, E. et al. 2017. Mexican wolf habitat suitability analysis in historical range in the Southwestern US and Mexico. Mexican gray wolf Recovery Plan.
- Martínez-Meyer, E., González-Bernal, A., Velasco, J. A., Swetnam, T. L., González-Saucedo, Z. Y., Servín, J., López-González, C. A., Oakleaf, J. K., Liley, S., Heffelfinger, J. R. 2021. Rangewide habitat suitability analysis for the Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*). Diversity and Distributions 27:642–654.
- Martínez Gutiérrez, P. G. 2007. Detección de áreas de actividad potenciales para

- la reintroducción del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) en México. Instituto de Ecología, A.C.
- McBride, R. T. 1980. The Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*): a historical review and observations on its status and distribution.
- McIntyre, R. 1995. War against wolf. America's campaign to exterminate the wolf. Voyageur Press.
- Mech, L. D. 2017. Where can wolves live and how can we live with them? *Biological Conservation* 210:310–317.
- Mech, L. D., Barber-Meyer, S. 2015. Yellowstone wolf (*Canis lupus*) density predicted by elk (*Cervus elaphus*) biomass. *Canadian Journal of Zoology* 93:499–502.
- Mech, L. D., Boitani, L. 2003. Wolves: behavior, ecology and conservation. The University of Chicago Press.
- Messier, F. 1995. On the functional and numerical responses of wolves to changing prey density. in: Carbyn, L. N., Fritts, S. H., Seip, D. R., editors. Ecology and conservation of wolves in a changing world University of Alberta Alberta, Canada; p. 187–198.
- Mladenoff, D. J., Sickley, T. A. 1998. Assessing potential gray wolf restoration in the northeastern United States: a spatial prediction of favorable habitat and potential population levels. *The Journal of Wildlife Management* 62:1.
- Mladenoff, D. J., Sickley, T. A., Haight, R. G., Wydeven, A. P. 1995. A regional landscape analysis and prediction of favorable gray wolf habitat in the Northern Great Lakes region. *Conservation Biology* 9:279–294.
- Moctezuma-Orozco, O., Coronel-Arellano, H., González-Bernal, A., Lara-Díaz, N. E., López-González, C. A., Caballero Quiroz, H., García-Durazo, F., Zamora-Barcenas, D., Carreón Arroyo, G., Gutiérrez-Bravo, J. C. 2010. Reporte Final presentado a la Comisión Nacional para el uso de la Biodiversidad (CONABIO), del Proyecto “Reintroducción del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*) en la Sierra Madre Occidental, México.
- Moctezuma-Orozco, O., González-Bernal, A., Coronel-Arellano, H., López-

- González, C. A., Caballero Quiroz, H., García-Durazo, F., Carreón Arroyo, G., Gutiérrez Bravo, J. C. 2011. Reporte Final presentado a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), del Proyecto “Reintroducción del Lobo Mexicano (*Canis lupus baileyi*) en la Sierra Madre Occidental, México.”
- Moeller, A. K., Lukacs, P. M., Horne, J. S. 2018. Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras. *Ecosphere* 9:e02331.
- Muhly, T. B., Musiani, M. 2009. Livestock depredation by wolves and the ranching economy in the Northwestern U.S. *Ecological Economics* 68:2439–2450.
- Murphy, S. M., Wilckens, D. T., Augustine, B. C., Peyton, M. A., Harper, G. C. 2019. Improving estimation of puma (*Puma concolor*) population density: clustered camera-trapping, telemetry data, and generalized spatial mark-resight models. *Scientific Reports* 9:4590.
- Naimi, B., Hamm, N. A. S., Groen, T. A., Skidmore, A. K., Toxopeus, A. G. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography* 37:191–203.
- Nakashima, Y. 2020. Potentiality and limitations of N-mixture and Royle-Nichols models to estimate animal abundance based on noninstantaneous point surveys. *Population Ecology* 62:151–157.
- Nickel, T., Walther, S. 2019. Recolonizing gray wolves (*Canis lupus*) in Northern California: Preliminary analysis of suitable areas for reoccupancy. *Natural Areas Journal* 39:384.
- Nie, M. A. 2001. The Sociopolitical Dimensions of Wolf Management and Restoration in the United States. *Human Ecology Review* 8:1–12.
- Niedballa, J., Sollmann, R., Courtiol, A., Wilting, A. 2016. camtrapR: an R package for efficient camera trap data management. *Methods in Ecology and Evolution* 7:1457–1462.
- Nowak, R. . 1991. Walker’s Mammals of the world.
- Nowak, R. M. 1995. Another look at wolf taxonomy. in: Carbyn, L. N., Fritts, S. H.,

- Seip, D. R., editors. Ecology and conservation of wolves in a changing world. Proceedings of the Second North American Symposium on Wolves. Canadian Circumpolar Institute University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada; p. 375–397.
- Oakleaf, J. K., Murray, D. L., Oakleaf, J. R., Bangs, E. E., Mack, C. M., Smith, D. W., Fontaine, J. A., Jimenez, M. D., Meier, T. J., Niemeyer, C. C. 2006. Habitat selection by recolonizing wolves in the northern Rocky Mountains of the United States. *The Journal of Wildlife Management* 70:554–563.
- Odell, E. A., Heffelfinger, J. R., Rosenstock, S. S., Bishop, C. J., Liley, S., González-Bernal, A., Velasco, J. A., Martínez-Meyer, E. 2018a. Reply to Hedrick et al.: The role of genetic rescue in Mexican wolf recovery. *Biological Conservation* 224.
- Odell, E. A., Heffelfinger, J. R., Rosenstock, S. S., Bishop, C. J., Liley, S., González-Bernal, A., Velasco, J. A., Martínez-Meyer, E. 2018b. Perils of recovering the Mexican wolf outside of its historical range. *Biological Conservation* 220:290–298.
- Odum, E. P. 1953. *Fundamentals of Ecology*.
- Ogutu, J. O., Dublin, H. T. 2002. Demography of lions in relation to prey and habitat in the Maasai Mara National Reserve, Kenya. *African Journal of Ecology* 40:120–129.
- Palazy, L., Bonenfant, C., Gaillard, J. M., Courchamp, F. 2012. Rarity, trophy hunting and ungulates. *Animal Conservation* 15:4–11.
- Palmeira, F. B. L., Crawshaw, P. G., Haddad, C. M., Ferraz, K. M. P. M. B., Verdade, L. M. 2008. Cattle depredation by puma (*Puma concolor*) and jaguar (*Panthera onca*) in central-western Brazil. *Biological Conservation* 141:118–125.
- Paquet, P. C., Vucetich, J., Phillips, M. L., Vucetich, L. 2001. Mexican wolf recovery: three year program review and assessment.
- Parsons, D. 1996. Case study: the Mexican wolf. *New Mexico's natural heritage: biological diversity in the land of enchantment*. New Mexico Journal of

- Science 36:101–123.
- Parsons, D. R. 2009. " Green fire " returns the Southwest : wolf reintroduction of the Mexican. 26:799–807.
- Pendergast, T. H., Hanlon, S. M., Long, Z. M., Royo, A. A., Carson, W. P. 2015. The legacy of deer overabundance: long-term delays in herbaceous understory recovery. Canadian Journal of Forest Research 46:362–369.
- Potvin, M., Drummer, T., Vucetich, J., Beyer, D., Peterson, R., Hammill, J. H. 2005. Monitoring and habitat analysis for wolves in Upper Michigan. Journal of Wildlife Management 69:1660–1669.
- Povilitis, A., Parsons, D. R., Robinson, M. J., Becker, C. D. 2006. The Bureaucratically Imperiled Mexican Wolf. Conservation Biology 20:942–945.
- R Development Core Team, R. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <<http://www.r-project.org>>.
- Rabe, M. J., Rosenstock, S. S., DeVos, J. C. 2002. Review of big-game survey methods used by wildlife agencies of the Western United States. Wildlife Society Bulletin (1973-2006) 30:46–52.
- Raxworthy, C., Ingram, C., Rabibisoa, N., Pearson, R. 2007. Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. Systematic Biology 56:907–923.
- Ripple, W. J. et al. 2014. Status and Ecological Effects of the World Largest Carnivores. Science 343.
- Ripple, W. J. et al. 2015. Collapse of the world's largest herbivores. Science Advances 1:e1400103.
- Ripple, W. J., Beschta, R. L. 2006. Linking wolves to willows via risk-sensitive foraging by ungulates in the northern Yellowstone ecosystem. Forest Ecology and Management 230:96–106.
- Rovero, F., Zimmermann, F. 2016. Camera Trapping for Wildlife Research. 1st Ed.

- Rowcliffe, J. M., Field, J., Turvey, S. T., Carbone, C. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology* 45:1228–1236.
- Royle, J. A., Chandler, R. B., Sollmann, R., Gardner, B. 2014a. Spatial Capture-Recapture.
- Royle, J. A., Chandler, R. B., Sollmann, R., Gardner, B. 2014b. Chapter 18 - Unmarked Populations. in: Royle, J. A., Chandler, R. B., Sollmann, R., Gardner, B., editors. *Spatial Capture-recapture* Academic Press Boston; p. 473–495.
- Royle, J. A., Nichols, J. D. 2003. Estimating abundance from repeated presence–absence data or point counts. *Ecology* 84:777–790.
- Sánchez-Rojas, G., Gallina, S., Mandujano, S. 1997. Área de actividad y uso del hábitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de la costa de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana* 72:39–54.
- Schaller, G. B. 1972. *The Serengeti Lion*.
- Seddon, P. J., Soorae, P. S. 1999. Guidelines for Subspecific Substitutions in Wildlife Restoration Projects. *Conservation Biology* 13:177–184.
- Servín, J., Carreón-González, D. E., Castro-Campos, F., Huerta-García, A., Garza, M. 2018. Las unidades de manejo para la conservación de la vida silvestre (UMA) en el noroeste de México: Análisis de 10 años. Serie Académicos CBS N° 137.
- Servín, J., Sánchez, N., Armella, M., Rojas-Tomé, J., González-Saravia, L., Moctezuma-Orozco, O. 2007. Seis estudios técnicos sobre la disponibilidad de presas potenciales y de diagnóstico de la percepción y viabilidad social en los sitios potenciales identificados para la reintroducción del lobo Mexicano en los estados de Sonora, Chihuahua y Durango.
- Siminski, D. P. 2016. *Mexican Wolf, Canis lupus baileyi*, International Studbook.
- Smith, R. H., McMichael, T. J., Shaw, H. G. 1969. Decline of a desert deer population. Arizona Game and Fish Department. *Wildlife Digest* Spp.
- Sollmann, R., Gardner, B., Chandler, R. B., Shindle, D. B., Onorato, D. P., Royle,

- J. A., O'Connell, A. F. 2013a. Using multiple data sources provides density estimates for endangered Florida panther. *Journal of Applied Ecology* 50:961–968.
- Sollmann, R., Gardner, B., Parsons, A. W., Stocking, J. J., McClintock, B. T., Simons, T. R., Pollock, K. H., O'Connell, A. F. 2013b. A spatial mark–resight model augmented with telemetry data. *Ecology* 94:553–559.
- Sorensen, G. E., Kramer, D. W., Cain III, J. W., Taylor, C. A., Gipson, P. S., Wallace, M. C., Cox, R. D., Ballard, W. B. 2020. Mule deer habitat selection following vegetation thinning treatments in New Mexico. *Wildlife Society Bulletin* 44:122–129.
- Soria-Díaz, L., Monroy-Vilchis, O. 2015. Monitoring population density and activity pattern of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in Central Mexico, using camera trapping. *Mammalia* 79:43–50.
- Stankowich, T. 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation* 141:2159–2173.
- Stricker, H. K., Gehring, T. M., Donner, D., Petroelje, T. 2019. Multi-scale habitat selection model assessing potential gray wolf den habitat and dispersal corridors in Michigan, USA. *Ecological Modelling* 397:84–94.
- Uiterwaal, S. F., Squires, A. J., Grappone, B. A., Dillard, B., Castaneda, A., Kim, S. L., DeLong, J. P. 2023. Intraguild predation is increased in areas of low prey diversity in a generalist predator community. *Journal of Animal Ecology*.
- USFWS. 1982. Mexican wolf recovery plan. U.S. Fish and Wildlife Service.
- USFWS, U. S. F. and W. S. 2022a. Mexican Wolf Recovery Plan.
- USFWS, U. S. F. and W. S. 2022b. Mexican Wolf Recovery Program: Progress Report # 24.
- Valeix, M., Loveridge, a J., Chamaillé-Jammes, S., Davidson, Z., Murindagomo, F., Fritz, H., Macdonald, D. W. 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90:23–30.
- Vonholdt, B., Driscoll, C. 2016. Origins of the dog: Genetic insights into dog

- domestication. in: *The Domestic Dog: Its Evolution, Behavior and Interactions with People: Second Edition* p. 22–41.
- Vucetich, J. A., Peterson, R. O., Schaefer, C. L. 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 83:3003–3013.
- Weber, M., Gonzalez, S. 2003. Latin American deer diversity and conservation: A review of status and distribution. *Écoscience* 10:443–454.
- Winterbach, H. E. K., Winterbach, C. W., Somers, M. J. 2014. Landscape suitability in Botswana for the conservation of its six large African carnivores. *PLOS ONE* 9:e100202.
- Woodroffe, R. 2001. Strategies for carnivore conservation: lessons from contemporary extinctions. in: Gittleman, J. L., Funk, S. M., DW, M., RK, W., editors. *Carnivore Conservation* Cambridge University Press Cambridge; p. 61–92.
- Zbyryt, A., Bubnicki, J. W., Kuijper, D. P. J., Dehnhard, M., Churski, M., Schmidt, K. 2018. Do wild ungulates experience higher stress with humans than with large carnivores? *Behavioral Ecology* 29:19–30.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Material Suplmentario A

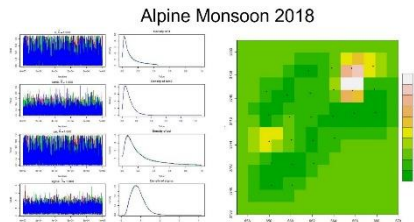


Figura A 1. Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de venado cola blanca en el sitio Alpine.

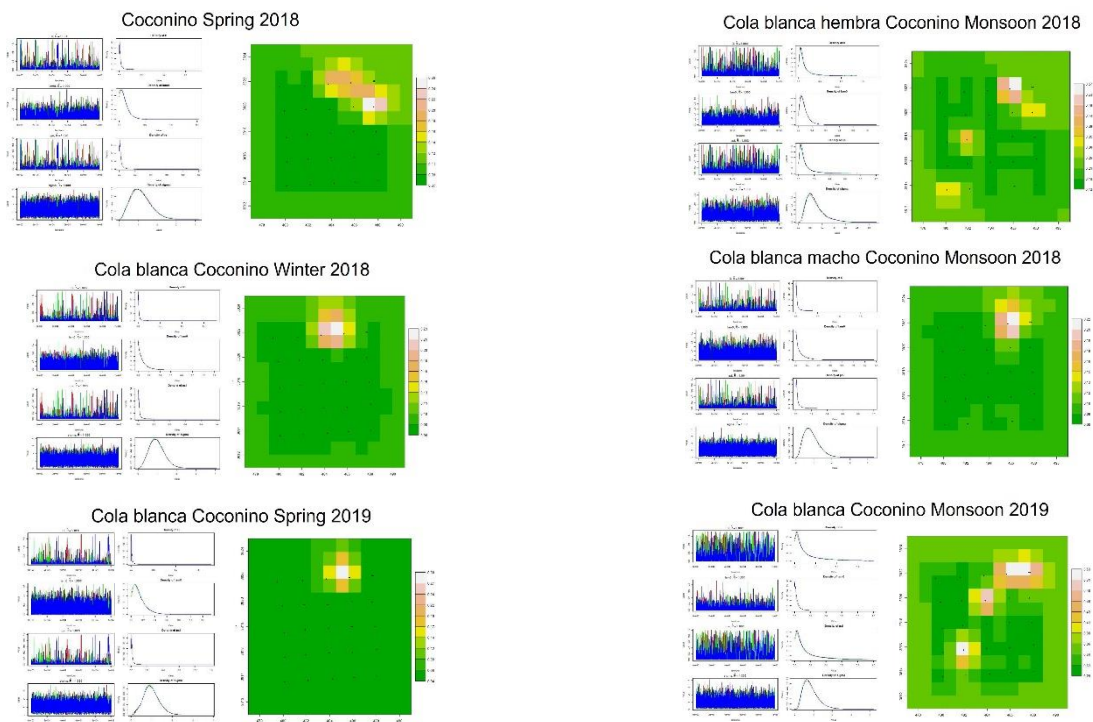


Figura A 2 . Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de venado cola blanca en el sitio Coconino.

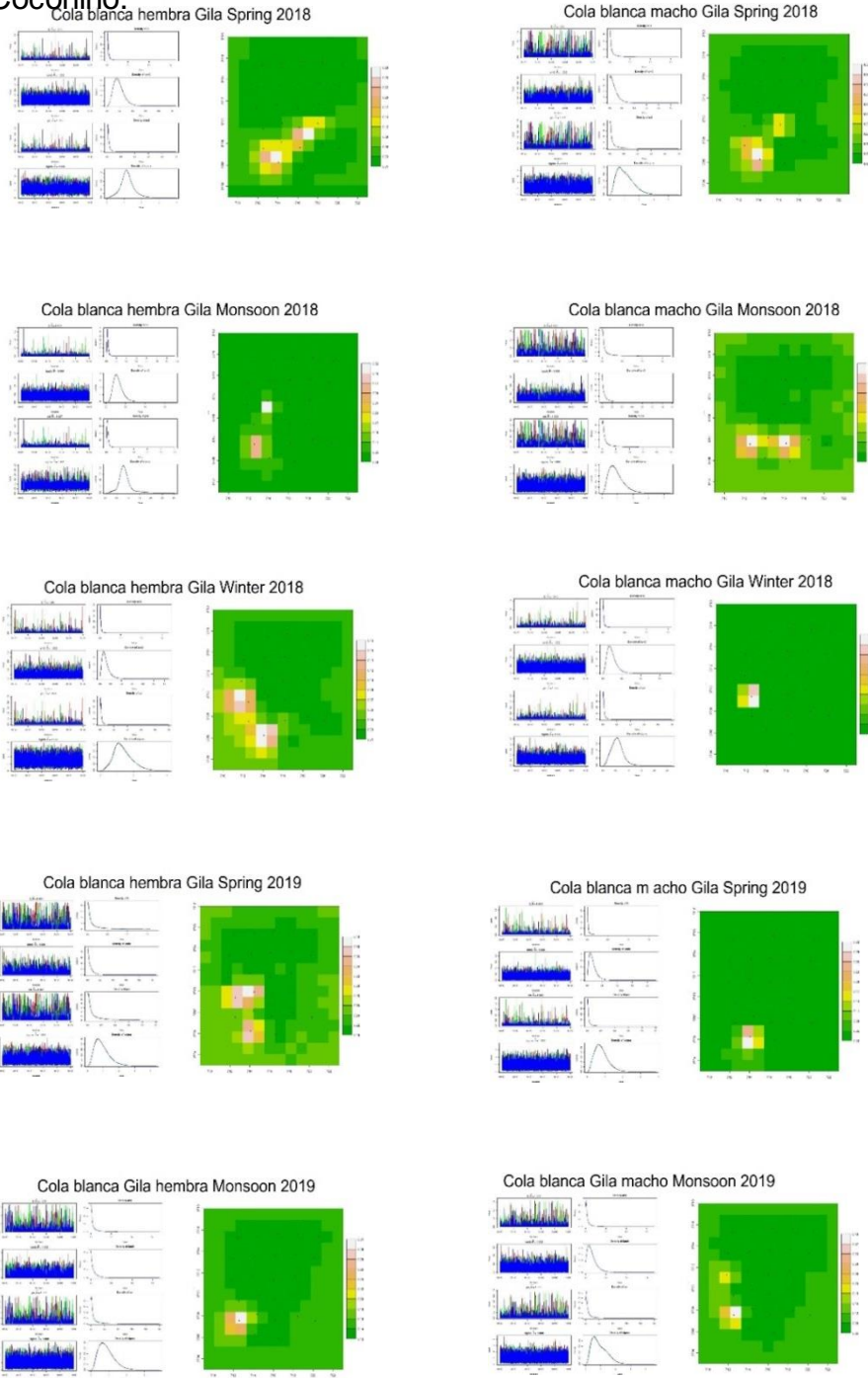


Figura A 3. Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de venado cola blanca en el sitio Gila.

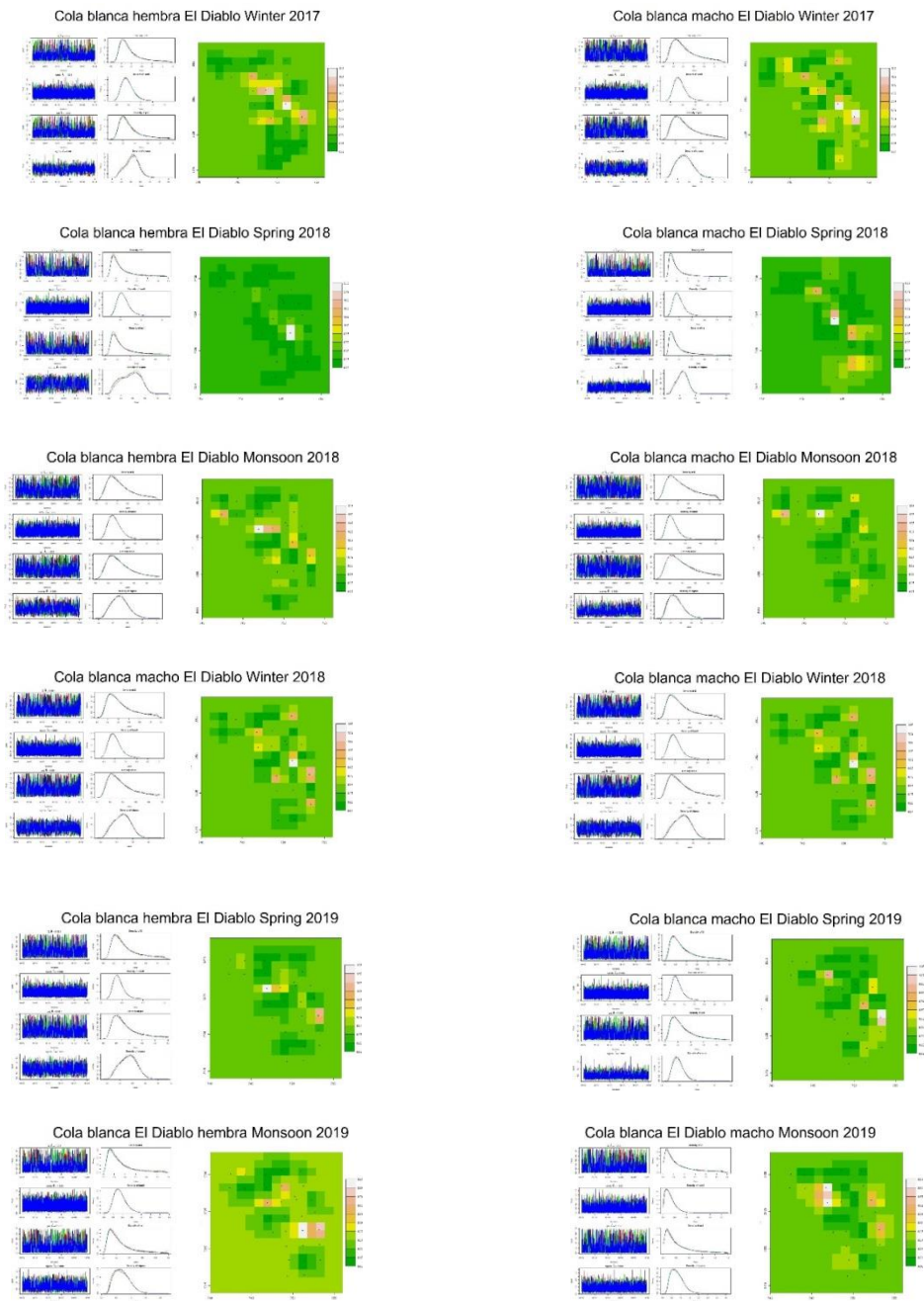


Figura A 4. Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de venado cola blanca en el sitio El Diablo.

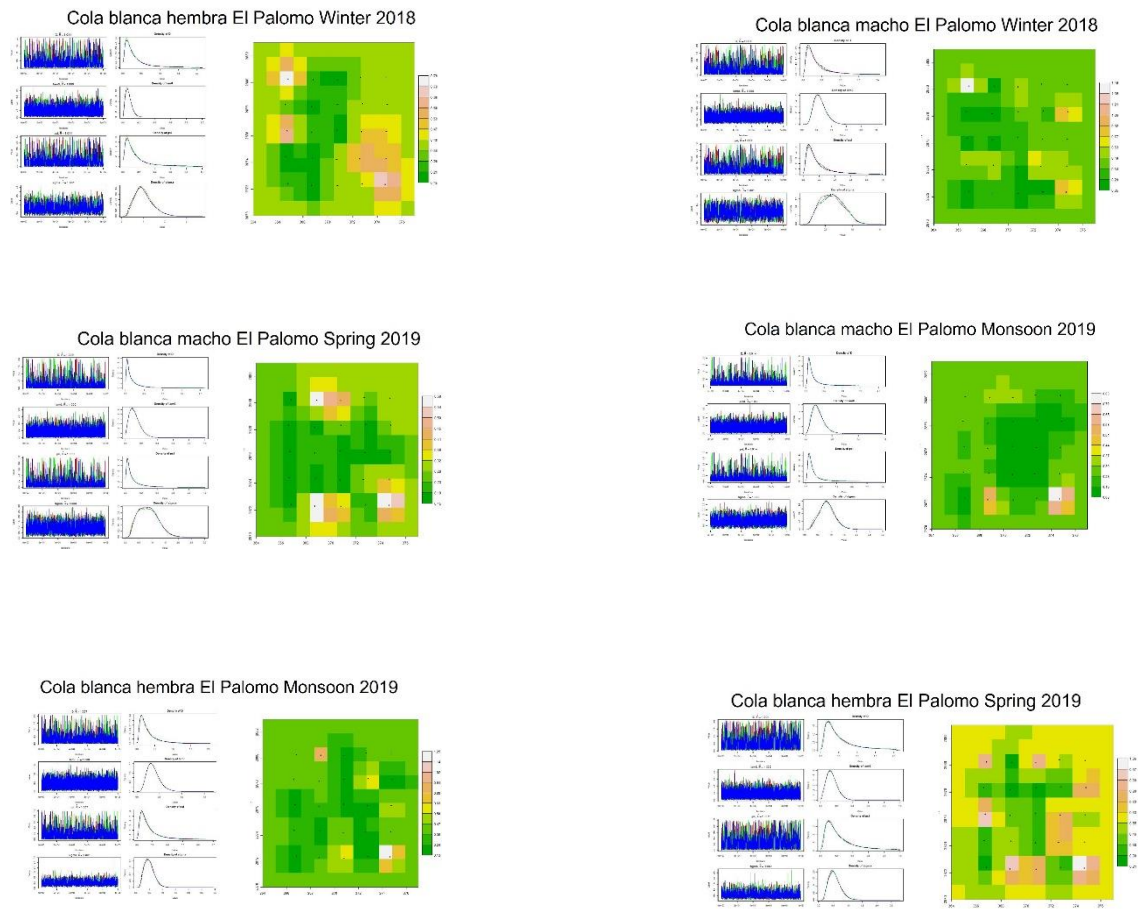


Figura A 5. Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de venado cola blanca en el sitio El Palomo.

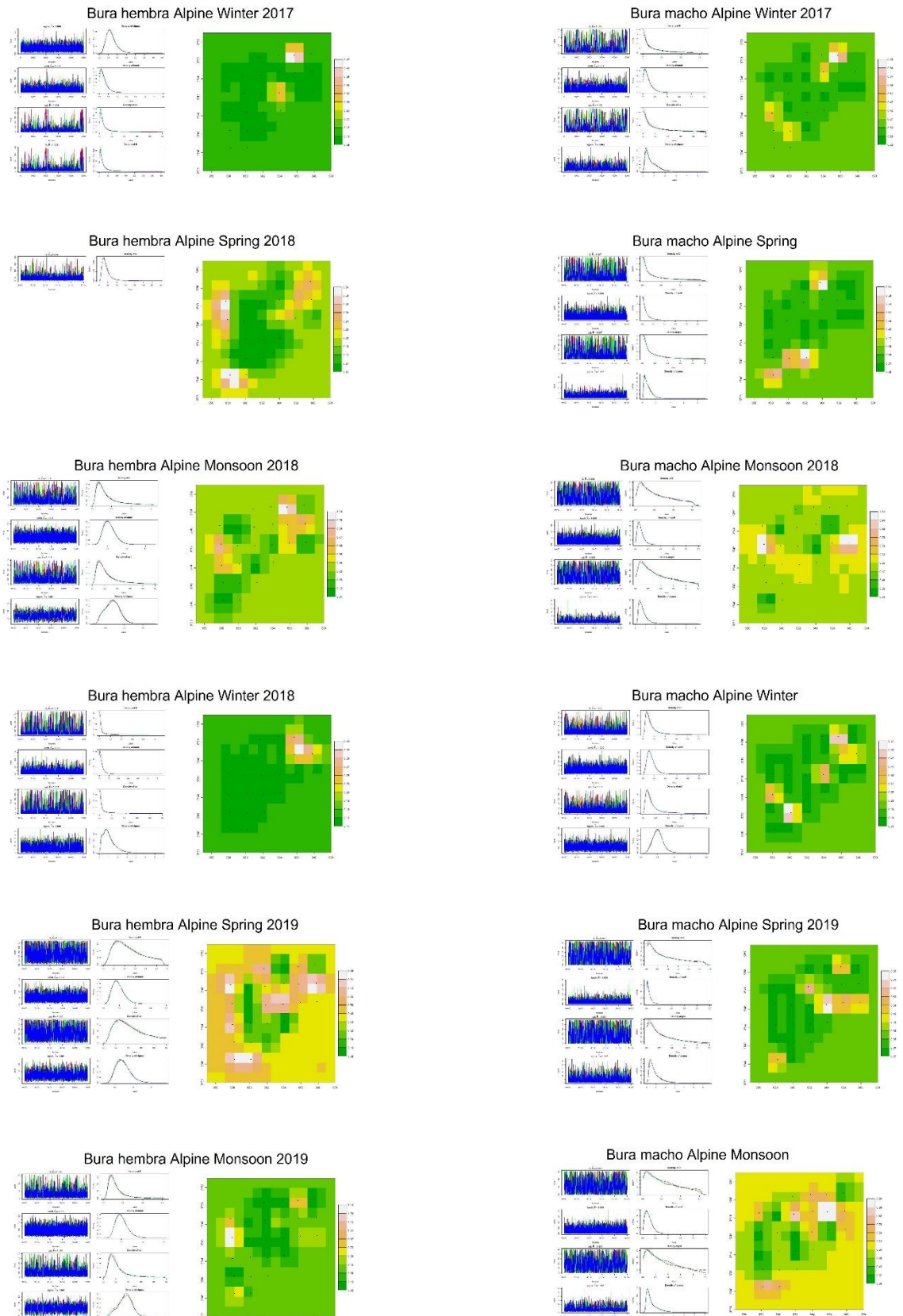


Figura A 6. Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de venado bura en el sitio Alpine.

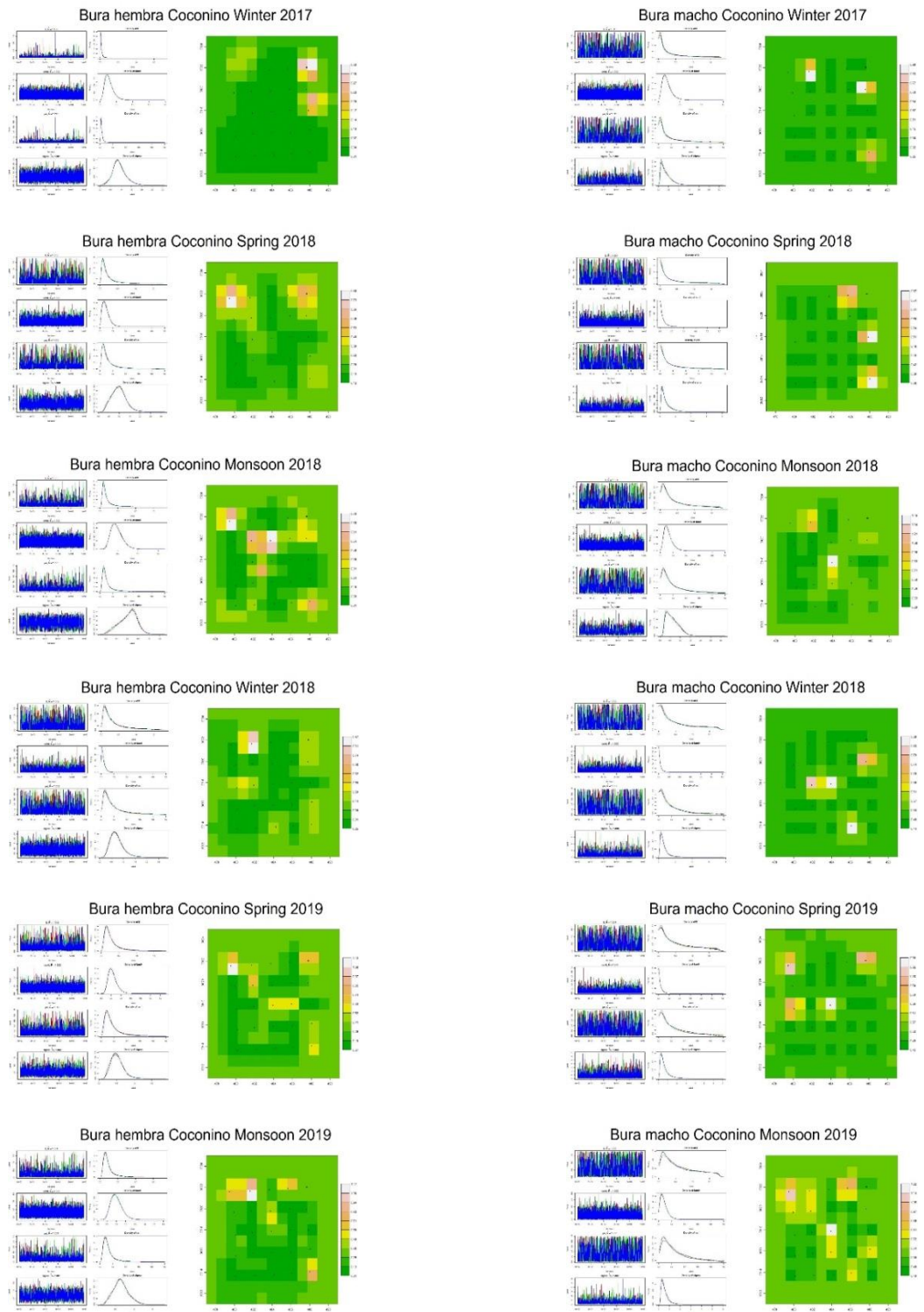


Figura A 7. Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de venado bura en el sitio Coconino.

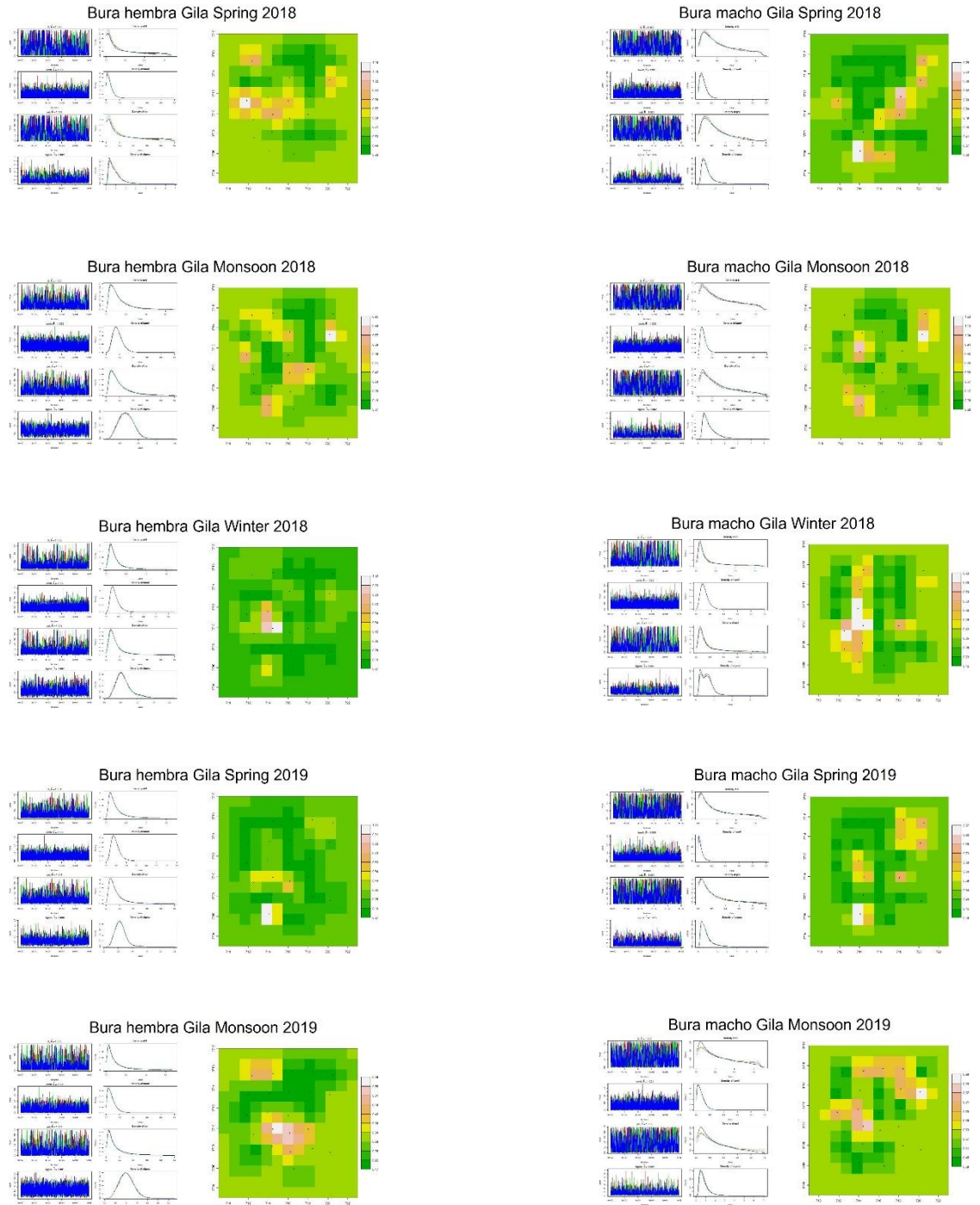


Figura A 8. Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de venado bura en el sitio Gila.

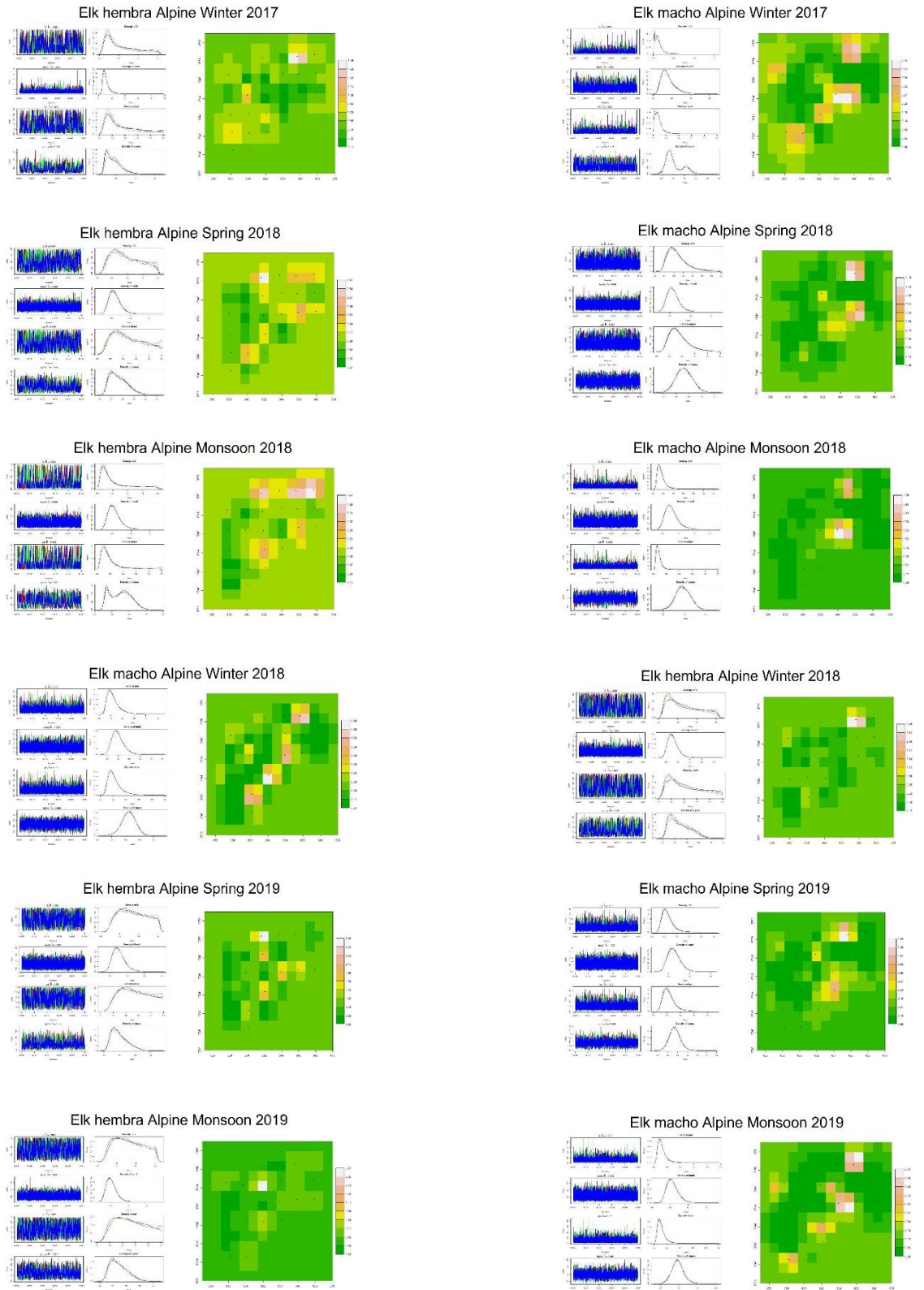


Figura A 9. Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de elk en el sitio Alpine.

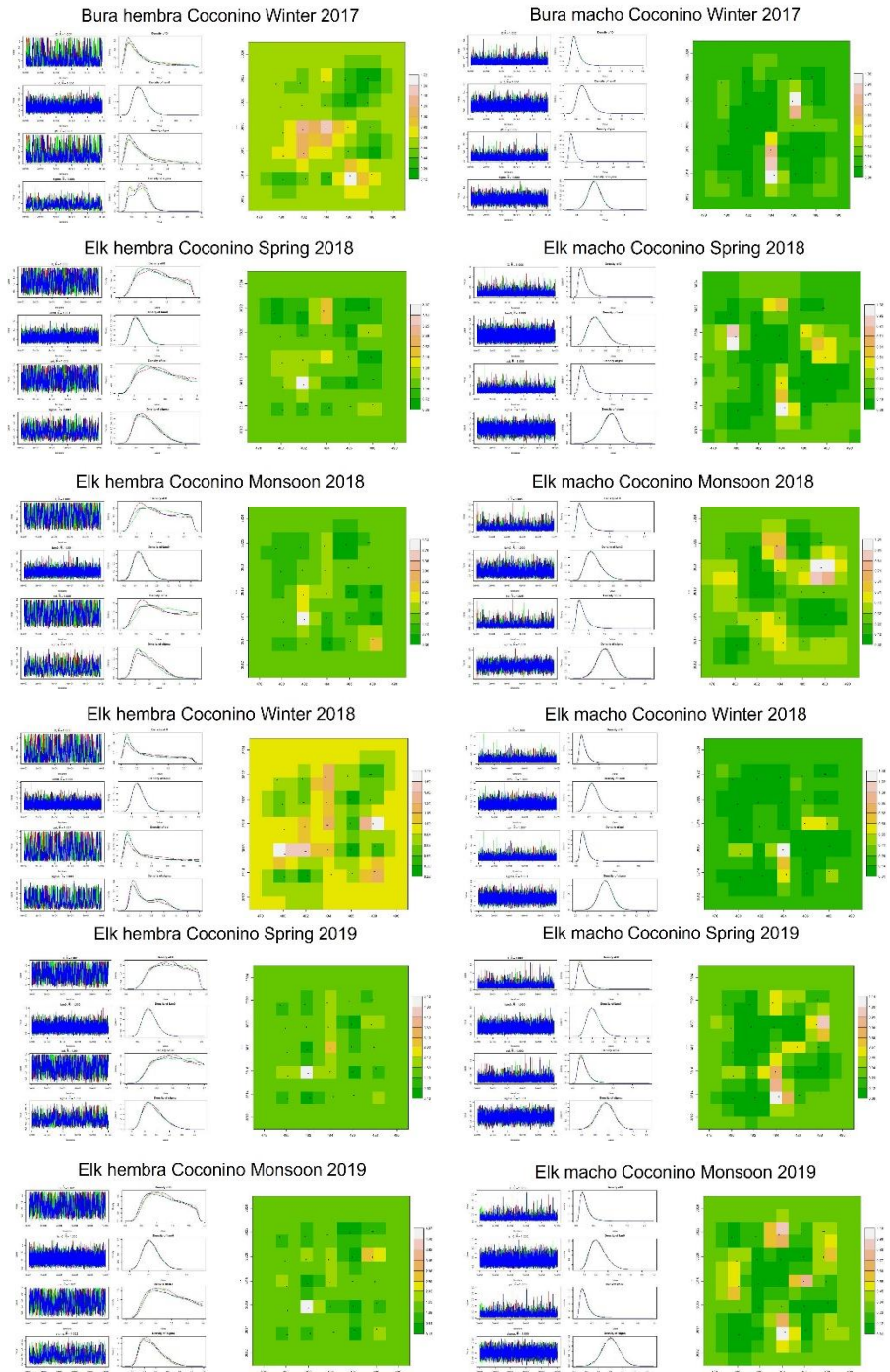


Figura A 10 Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de elk en el sitio Coconino.

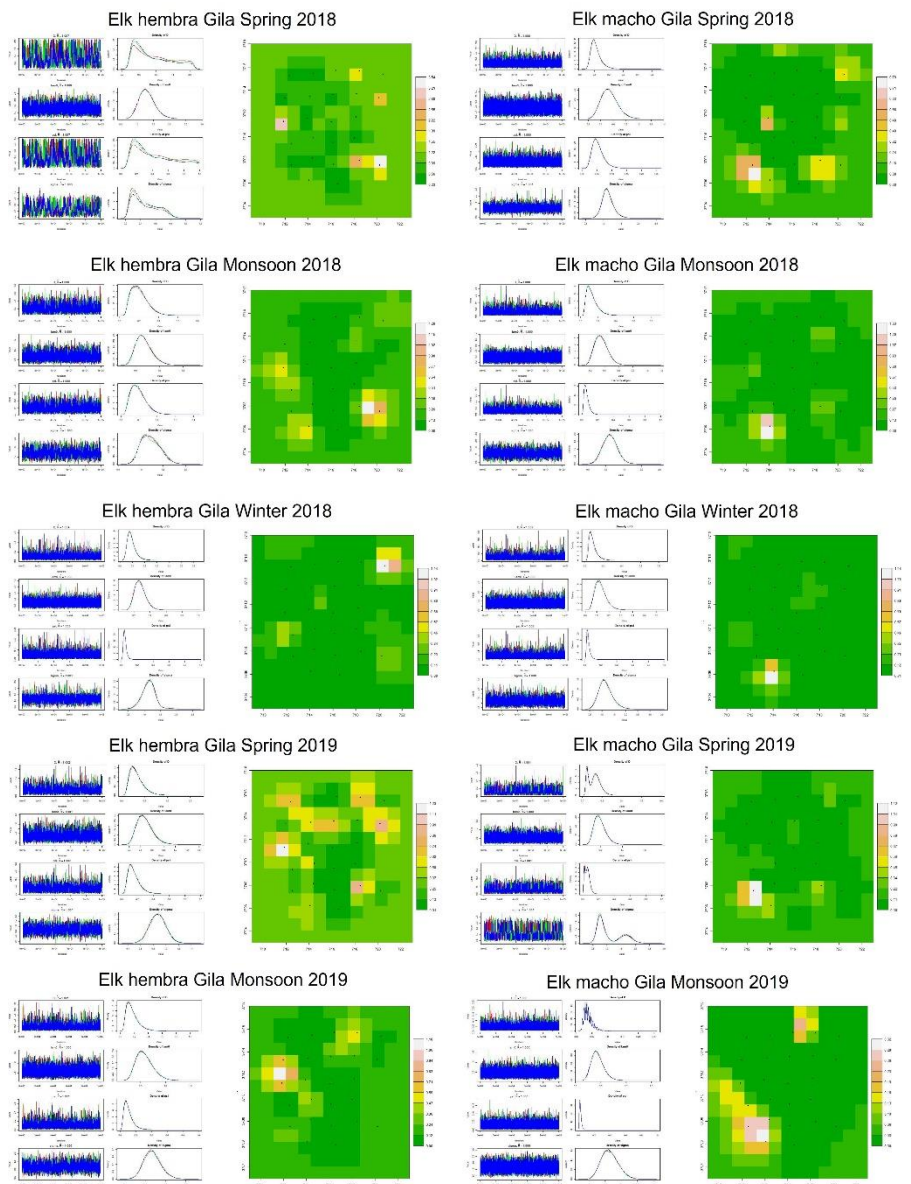


Figura A 11. Convergencia de cadenas de Markov y mapa de densidad obtenido para cada temporada en la que se detectó la presencia de elk en el sitio Gila.

Cuadro A 1. Promedio de los coeficientes de las variables explicativas usadas en los modelos del venado cola blanca, bura y elk

Modelos Cola blanca	Covariables Detección (p)											Covariables Abundancia (lam)					
	cumltvWt	Int	Cam	Coy	Lobo	Hum.	Puma	LC	Loc	Obs	Wat	Int	Alt	Asp	Cob	Slope	ndvi
p(IAR_Clatrans, wb), lam(Slope wn_2017)	0.1778	- 4.39(0.58)	-4.39 (0.58)		0.78 (0.2)							0.51 (0.22)				-0.41 (0.21)	0.79 (0.28)
p(IAR_Clatrans, wb), lam(cob Slope wn_2017)	0.3036	- 4.51(0.46)	-4.51 (0.46)		0.84 (0.2)							0.48 (0.21)			-0.25 (0.21)	-0.38 (0.21)	0.87 (0.27)
p(IAR_Clatrans, lc_cov wb), lam(Slope wn_2017)	0.3989	-3.97 (0.79)	-3.97 (0.79)		0.77 (0.19)				-0.08 (0.09)			0.51 (0.22)				-0.42 (0.21)	0.75 (0.28)
p(IAR_Clatrans, wb), lam(Aspect Slope wn_2017)	0.4844	-4.46 (0.59)	-4.46 (0.59)		0.83 (0.21)							0.45 (0.24)		-0.17 (0.22)		-0.45 (0.22)	0.92 (0.35)
p(IAR_Clatrans, cam wb), lam(Slope wn_2017)	0.5697	-4.37 (0.57)	-4.37 (0.57)	-0.12 (0.17)	0.76 (0.2)							0.52 (0.22)				-0.43 (0.21)	0.78 (0.28)
p(IAR_Pconcolor, loc obs_cov wb), lam(Aspect)	0.1543	-6.97 (1.15)	-6.97 (1.15)					0.27 (0.11)		-0.71 (0.2)	0.66 (0.33)	0.48 (0.2)		0.47 (0.22)			

p(IAR_Pconcolor , loc obs_cov wb IAR_Hsapien), lam(Aspect)	0.2781	-7 (1.14)	-7 (1.14)		-0.27 (0.24)	0.31 (0.12)	-0.72 (0.2)	0.63 (0.32)	0.49 (0.2)	0.52 (0.23)	
p(IAR_Pconcolor , loc obs_cov wb IAR_Clupus), lam(Aspect)	0.3925	-7.18 (1.17)	-7.18 (1.17)		-0.4 (0.37)	0.27 (0.11)	-0.61 (0.21)	0.68 (0.33)	0.55 (0.21)	0.51 (0.23)	
p(IAR_Pconcolor , loc obs_cov wb cam), lam(Aspect)	0.5024	-7.16 (1.21)	-7.16 (1.21)	-0.2 (0.17)		0.29 (0.11)	-0.79 (0.23)	0.72 (0.34)	0.55 (0.21)	0.48 (0.22)	
p(IAR_Pconcolor , loc obs_cov wb), lam(Aspect sp_2018)	0.5829	-6.76 (1.13)	-6.76 (1.13)			0.27 (0.11)	-0.66 (0.21)	0.62 (0.32)	0.46 (0.2)	0.51 (0.24)	-0.21 (0.25)
<hr/>											
p(loc wb obs_cov), lam(Alt)	0.1625	-10.79 (1.52)	-10.79 (1.52)				-1.51 (0.27)	1.63 (0.46)	0.44 (0.18)	0.62 (0.18)	
p(IAR_Pconcolor , loc wb obs_cov), lam(Alt)	0.2927	-10.81 (1.59)	-10.81 (1.59)			0.16 (0.13)	-1.48 (0.28)	1.61 (0.48)	0.42 (0.19)	0.6 (0.19)	
p(loc wb obs_cov), lam(Alt Slope)	0.4109	-10.77 (1.54)	-10.77 (1.54)				-1.5 (0.28)	1.65 (0.47)	0.38 (0.19)	0.63 (0.17)	-0.26 (0.24)
p(loc wb obs_cov IAR_Clatrans), lam(Alt)	0.5128	-11.12 (1.59)	-11.12 (1.59)	0.26 (0.24)			-1.55 (0.28)	1.71 (0.48)	0.45 (0.18)	0.6 (0.18)	
p(cam IAR_Pconcolor , loc wb obs_cov), lam(Alt)	0.5971	-10.61 (1.56)	-10.61 (1.56)	0.2 (0.2)		0.19 (0.14)	-1.43 (0.28)	1.58 (0.47)	0.34 (0.21)	0.66 (0.17)	

p(cam IAR_Pconcolor , wb lc_cov obs_cov IAR_Clatrans), lam(wn_2018)	0.1044	-8.99 (1.26)	-8.99 (1.26)	0.58 (0.16)	0.24 (0.15)		-0.2 (0.12)	0.51 (0.08)		0.61 (0.28)	-1.01 (0.29)		1.12 (0.27)	
p(cam IAR_Pconcolor , wb lc_cov obs_cov IAR_Clatrans), lam(Aspect wn_2018)	0.182	-9 (1.26)	-9 (1.26)	0.58 (0.16)	0.24 (0.15)		-0.21 (0.12)	0.5 (0.08)		0.64 (0.28)	-1.01 (0.29)	0.17 (0.14)	1.05 (0.26)	
p(cam IAR_Pconcolor , wb lc_cov obs_cov), lam(wn_2018)	0.2569	-9.05 (1.25)	-9.05 (1.25)	0.52 (0.15)			-0.19 (0.12)	0.5 (0.08)		0.66 (0.28)	-1.02 (0.29)		1.06 (0.26)	
p(cam IAR_Hsapiens IAR_Pconcolor , wb lc_cov obs_cov), lam(wn_2018)	0.3245	-8.91 (1.26)	-8.91 (1.26)	0.6 (0.16)	0.22 (0.15)	0.12 (0.12)	-0.28 (0.15)	0.5 (0.08)		0.62 (0.28)	-1.07 (0.3)		1.11 (0.27)	
p(cam wb lc_cov obs_cov IAR_Clatrans), lam(wn_2018)	0.3849	-8.78 (1.24)	-8.78 (1.24)	0.51 (0.15)	0.21 (0.14)			0.5 (0.08)		0.58 (0.28)	-0.88 (0.27)		1.08 (0.27)	
p(loc), lam(Aspect sp_2019 Slope)	0.0511	-5 (0.49)	-5 (0.49)									0.29 (0.19)	-0.35 (0.21)	-0.32 (0.2)
p(loc lc_cov IAR_Clatrans,), lam(Slope)	0.0954	-6.08 (0.76)	-6.08 (0.76)		-0.52 (0.36)			0.17 (0.09)	-1.64 (0.43)				-0.45 (0.21)	
p(loc), lam(sp_2019 Slope)	0.1383	-4.89 (0.47)	-4.89 (0.47)						-1.76 (0.39)				-0.35 (0.21)	-0.31 (0.19)
p(loc lc_cov), lam(Slope)	0.1807	-5.82 (0.74)	-5.82 (0.74)					0.15 (0.1)	-1.72 (0.42)				-0.39 (0.2)	
p(loc), lam(Aspect Slope)	0.2221	-5.09 (0.52)	-5.09 (0.52)						-1.98 (0.44)			0.29 (0.19)	-0.46 (0.2)	

p(IAR_Pconcolor , loc obs_cov IAR_Clatrans), lam(mn_2019)	0.0361	-8.17 (1.17)	-8.17 (1.17)		-1.8 (0.91)			0.51 (0.13)		-1.35 (0.32)	0.74 (0.27)						-0.42 (0.23)
p(IAR_Pconcolor , loc lc_cov obs_cov IAR_Clatrans), lam(.)	0.0701	-10.25 (2)	-10.25 (2)		-1.26 (0.9)			0.48 (0.13)	0.23 (0.14)	-1.19 (0.33)	0.98 (0.33)						
p(cam IAR_Pconcolor , loc lc_cov obs_cov IAR_Clatrans), lam(.)	0.0994	-9.46 (1.91)	-9.46 (1.91)	0.21 (0.16)	-1.17 (0.9)			0.53 (0.14)	0.22 (0.13)	-0.99 (0.36)	0.74 (0.35)						
p(IAR_Pconcolor , loc lc_cov obs_cov IAR_Clatrans), lam(mn_2019)	0.1285	-9.9 (1.95)	-9.9 (1.95)		-1.47 (0.9)			0.51 (0.14)	0.19 (0.14)	-1.27 (0.32)	0.89 (0.32)						-0.31 (0.24)
p(IAR_Pconcolor , loc obs_cov IAR_Clupus IAR_Clatrans), lam(mn_2019)	0.1565	-8.29 (1.23)	-8.29 (1.23)		-1.9 (0.96)	0.73 (0.73)		0.51 (0.12)		-1.6 (0.44)	0.76 (0.29)						-0.38 (0.25)

Modelos Bura	cumltvWt	Int	Cam	Coy	Lobo	Hum.	Puma	LC	Loc	Obs	Wat	Int	Alt	Asp	Cob	Slope	ndvi
p(cam IAR_Pconcolor lc_cov loc wb ,lam(Aspect Slope)	0.153	-10.57 (16.1)	0.73 (0.28)				-4.3 (79.77)	0.47 (0.21)	1.42 (0.48)		0.65 (0.35)	1.54 (0.78)		0.48 (0.3)		-0.71 (0.52)	
p(cam IAR_Pconcolor lc_cov loc wb ,lam(Slope)	0.267	-10.88 (8.72)	0.62(0.24)				-3.71 (42.55)	0.48 (0.21)	1.4 (0.48)		0.7 (0.34)	2.02 (0.77)				-0.57 (0.45)	
p(cam IAR_Pconcolor lc_cov loc wb ,lam(.))	0.369	-11.58 (12.4)	0.62 (0.24)				-3.89 (61.54)	0.52 (0.2)	1.5 (0.48)		0.71 (0.35)	2.49 (0.57)					

p(cam IAR_Pconcolor lc_cov loc wb ,lam(Aspect)	0.458	-11.38 (7.77)	0.67 (0.26)		-3.7 (37.84)	0.56 (0.2)	1.53 (0.49)	0.69 (0.36)	2.12 (0.58)	0.38 (0.29)			
p(cam IAR_Pconcolor lc_cov loc wb ,lam(Aspect cob Slope)	0.548	-10.45 (31.7)	0.74(0.29)		-4.66 (157.64)	0.46 (0.21)	1.57 (0.57)	0.73 (0.36)	1.19 (0.92)	0.43 (0.31)	0.4 (0.47)	-0.91 (0.59)	
p(IAR_Clupus IAR_Hsapiens loc obs_cov ,lam(.))	0.108	-1.19 (0.77)		-0.71 (0.39)	0.23(0.13)		1.46(0.4)	-1.5(0.39)		0.09(0.42)			
p(IAR_Clupus loc obs_cov ,lam(.))	0.19	-1.08 (0.72)		-0.57 (0.36)			1.39 (0.4)	-1.48 (0.39)		0 (0.38)			
p(IAR_Clupus IAR_Hsapiens loc obs_cov ,lam(cob))	0.27	-1.23 (0.78)		-	0.23 (0.13)		1.45 (0.4)	-1.51 (0.38)		0.13 (0.45)		0.22 (0.19)	
p(IAR_Clupus IAR_Hsapiens loc obs_cov ,lam(Aspect))	0.337	-1.12 (0.77)		-0.69 (0.39)	0.23 (0.13)		1.47 (0.4)	-1.53 (0.39)		0.06 (0.42)		0.19 (0.19)	
p(IAR_Clupus loc obs_cov ,lam(cob))	0.397	-1.09 (0.73)		-0.56 (0.35)			1.38 (0.4)	-1.5 (0.39)		0.02 (0.4)		0.22 (0.19)	
p(IAR_Hsapiens IAR_Pconcolor loc wb),lam(cob mn_2018)	0.192	-4.36 (0.57)			-1.38 (1.34)	0.39 (0.17)		-0.83 (0.21)	0.65 (0.24)	0.51 (0.5)		0.37 (0.23)	-0.54 (0.18)
p(IAR_Hsapiens IAR_Pconcolor loc wb),lam(mn_2018)	0.322	-4.18 (0.5)			-1.54 (1.33)	0.39 (0.19)		-0.81 (0.21)	0.68 (0.25)	0.37 (0.41)			-0.43 (0.17)
p(cam IAR_Hsapiens IAR_Pconcolor loc wb obs_cov),lam(cob mn_2018)	0.425	-6.39 (1.53)	0.13(0.15)		-1.93 (1.49)	0.56 (0.21)	-1.59 (0.57)	0.88 (0.62)	0.69 (0.26)	0.53 (0.42)		0.39 (0.24)	-0.62 (0.2)

p(cam IAR_Hsapiens IAR_Pconcolor loc wb),lam(cob mn_2018)	0.52	-4.4 (0.6)	0.12(0.15)	-1.35 (1.33)	0.39 (0.17)	-0.83 (0.21)	0.59 (0.25)	0.55 (0.54)	0.33 (0.24)	-0.5(0.18)
p(cam IAR_Hsapiens IAR_Pconcolor loc wb),lam(mn_2018)	0.612	-4.27 (0.54)	0.18(0.15)	-1.47 (1.3)	0.39 (0.18)	-0.81 (0.21)	0.58 (0.26)	0.44 (0.46)		-0.4 (0.17)
p(cam IAR_Pconcolor wb),lam()	0.055	-4.73 (0.53)	0.63(0.17)		0.44 (0.22)		-0.34 (0.25)	0.32 (0.49)		
p(cam IAR_Pconcolor ,lam()	0.108	-4.69 (0.5)	0.53(0.15)		0.45 (0.22)			0.34 (0.47)		
p(cam IAR_Pconcolor wb),lam(Aspect)	0.153	-4.65 (0.51)	0.63(0.17)		0.39 (0.23)		-0.37 (0.25)	0.21 (0.48)	0.27 (0.22)	
p(cam IAR_Pconcolor wb),lam(wn_2018)	0.193	-4.72 (0.52)	0.66(0.18)		0.42 (0.23)		-0.4 (0.26)	0.29 (0.49)		0.26 (0.22)
p(cam wb ,lam(Aspect wn_2018)	0.232	-4.56 (0.57)	0.6(0.18)				-0.45 (0.26)	0.1(0.55)	0.36 (0.22)	0.33 (0.24)
p(loc wb obs_cov ,lam(.))	0.09	-0.05 (0.96)				2.22 (0.68)	- 2.08(0.61)	0.57 (0.3)	-0.63 (0.34)	
p(loc wb lc_cov obs_cov ,lam(.))	0.168	-1 (1.23)			0.17 (0.12)	2.29 (0.66)	-2.04 (0.61)	0.59 (0.3)	-0.58 (0.34)	
p(loc wb obs_cov),lam(sp_2019)	0.23	-0.37 (1.02)				1.99 (0.71)	-1.85 (0.65)	0.57 (0.31)	-0.8 (0.39)	-0.31 (0.28)
p(cam loc obs_cov ,lam(.))	0.286	-0.65 (0.96)	0.31(0.19)			1.88 (0.67)	-1.82 (0.58)		-0.55 (0.42)	
p(cam loc lc_cov obs_cov ,lam(.))	0.341	-1.67 (1.23)	0.31(0.18)		0.19 (0.13)	2 (0.64)	-1.79 (0.58)		-0.53 (0.39)	

p(loc obs_cov),lam(.)	0.157	-1.64 (0.7)								0.6 (0.25)	-1.13 (0.31)		0.77 (0.34)					
p(IAR_Pconcolor loc obs_cov),lam(.)	0.263	-1.6 (0.7)					0.14 (0.13)			0.55 (0.25)	-1.16 (0.31)		0.78 (0.34)					
p(loc obs_cov),lam(mn_2019)	0.361	-	1.39(0.73)							0.71 (0.27)	-1.26 (0.34)		0.79 (0.33)					0.15(0.15)
p(loc obs_cov),lam(Aspect)	0.444	-1.66 (0.7)								0.59 (0.25)	-1.14 (0.31)		0.81 (0.36)	0.11 (0.13)				
p(loc obs_cov),lam(cob)	0.521	-1.61 (0.7)								0.6 (0.25)	-1.15 (0.31)		0.78 (0.34)					0.1 (0.13)
Modelos Elk	cumltvWt	Int	Cam	Coy	Lobo	Hum.	Puma	LC	Loc	Obs	Wat	Int	Alt	Asp	Cob	Slope	ndvi	
p(cam loc obs_cov),lam(.)	0.159	-4.24 (0.64)	0.34 (0.11)						-0.27 (0.17)	0.7 (0.31)		1.13 (0.34)						
p(cam obs_cov),lam(.)	0.267	-3.79 (0.57)	0.32 (0.11)							0.44 (0.27)		1.09 (0.32)						
p(cam loc obs_cov),lam(cob)	0.363	-4.25 (0.64)	0.32 (0.11)						-0.26 (0.16)	0.68 (0.31)		1.15 (0.35)			0.13(0.13)			
p(cam loc obs_cov),lam(wn_2017)	0.436	-3.65 (1.06)	0.32(0.12)						-0.26 (0.17)	0.34 (0.61)		1.07 (0.34)						0.19(0.29)
p(cam obs_cov),lam(cob)	0.508	-3.82 (0.58)	0.31 (0.11)							0.43 (0.27)		1.12 (0.33)			0.14(0.13)			
p(.,)lam(Alt cob sp_2018)	0.19	-3.28 (0.26)										1.35 (0.26)	0.47 (0.11)		-	0.36(0.08)		0.55(0.12)
p(lc_cov cam),lam(Alt cob sp_2018)	0.376	-3.42 (0.34)	0.17 (0.09)						0.01 (0.05)			1.43 (0.26)	0.49 (0.11)		-	0.41(0.08)		0.62(0.12)
p(lc_cov cam),lam(Alt cob Slope sp_2018)	0.515	-3.41 (0.34)	0.19(0.09)						0 (0.05)			1.45 (0.26)	0.48 (0.11)		-	0.39(0.08)	-0.11(0.1)	0.59(0.12)
p(),lam(Alt cob Slope sp_2018)	0.629	-3.3 (0.27)										1.37(0.26)	0.45(0.11)		-	0.34(0.08)	-0.09(0.1)	0.53(0.12)

p(lc_cov IAR_Pconcolor ,lam(Alt cob sp_2018)	0.743	-3.54 (0.34)				-0.13 (0.08)	0.05 (0.05)		1.35 (0.26)	0.47 (0.12)	- 0.37(0.08)		0.58(0.12)
p(cam IAR_Clupus loc wb IAR_Clatrans ,lam(Alt Aspect cob mn_2018 Slope)	0.245	-2.28 (0.17)	0.32 (0.1)	0.29 (0.1)	0.25 (0.12)		0.15 (0.14)	- 0.37(0.15)	0.95 (0.18)	0.44 (0.09)	0.32(0.1)	- 0.29(0.09)	0.37(0.09) 0.55(0.12)
p(cam IAR_Clupus wb ,lam(Alt Aspect cob mn_2018 Slope)	0.439	-2.28 (0.18)	0.27 (0.09)		0.36 (0.11)			-0.22 (0.12)	0.98 (0.18)	0.37 (0.1)	0.33(0.1)	- 0.28(0.09)	0.27(0.09) 0.43(0.12)
p(cam IAR_Clupus IAR_Clatrans ,lam(Alt Aspect cob mn_2018 Slope)	0.626	-2.25 (0.18)	0.2 (0.09)	0.24 (0.1)	0.18 (0.11)				0.96 (0.18)	0.38 (0.1)	0.3(0.1)	-0.23(0.1)	0.27(0.09) 0.34(0.11)
p(cam IAR_Clupus ,lam(Alt Aspect cob mn_2018 Slope)	0.76	-2.25 (0.18)	0.16 (0.09)		0.26 (0.11)				0.98 (0.18)	0.34 (0.1)	0.31 (0.1)	-0.22 (0.09)	0.22 (0.09) 0.3 (0.11)
p(cam IAR_Clupus loc wb obs_cov ,lam(Alt Aspect cob mn_2018 Slope)	0.891	-3.38 (0.65)	0.27 (0.11)		0.31 (0.13)	-0.26 (0.23)	0.49 (0.28)	-0.27 (0.16)	1.02 (0.18)	0.48 (0.11)	0.31 (0.1)	-0.27 (0.09)	0.29 (0.09) 0.4 (0.12)
p(loc IAR_Clupus ,lam(Aspect cob)	0.075	-3.09 (0.21)			0.19 (0.13)		-0.3 (0.11)		0.77 (0.21)		0.18 (0.1)	-0.17 (0.1)	

p(loc lc_cov IAR_Clupus),lam(Aspect cob)	0.146	-2.74 (0.34)		0.21 (0.13)		-0.08 (0.06)	-0.33 (0.12)		0.77 (0.21)		0.17 (0.1)	-0.18 (0.1)	
p(loc),lam(Aspect cob)	0.208	-3.09 (0.21)					-0.22 (0.1)		0.78 (0.21)		0.19 (0.1)	-0.17 (0.1)	
p(loc lc_cov IAR_Clupus),lam(cob)	0.259	-2.66 (0.33)		0.22 (0.11)		-0.08 (0.06)	-0.34 (0.12)		0.74 (0.2)			-0.16 (0.1)	
p(loc IAR_Clupus),lam(cob)	0.309	-3.04 (0.2)		0.21 (0.12)			-0.3 (0.11)		0.73 (0.2)			-0.15 (0.1)	
p(cam wb),lam(cob sp_2019)	0.059	-3.41 (0.28)	0.29 (0.1)						-0.18 (0.1)	1.2(0.27)		-0.15(0.1)	0.25(0.11)
p(cam wb),lam(sp_2019)	0.117	-3.35 (0.26)	0.25 (0.09)						-0.18 (0.1)	1.15 (0.26)			0.18 (0.1)
p(cam IAR_Hsapiens wb),lam(cob sp_2019)	0.172	-3.46 (0.29)	0.29 (0.1)		-0.17 (0.13)				-0.18 (0.1)	1.24 (0.28)		-0.16 (0.1)	0.26 (0.11)
p(cam IAR_Hsapiens wb),lam(sp_2019)	0.216	-3.38 (0.27)	0.24(0.09)		-0.15(0.13)				-0.18 (0.1)	1.18 (0.26)			0.19 (0.1)
p(cam wb lc_cov),lam(cob sp_2019)	0.249	-3.62 (0.37)	0.29(0.1)			0.05 (0.06)			-0.19(0.1)	1.18 (0.27)		-0.16(0.1)	0.28(0.11)
p(cam IAR_Pconcolor wb IAR_Clatrans),lam(Aspect mn_2019)	0.14	-2.65 (0.21)	0.2(0.1)	0.26 (0.07)		0.21 (0.14)			-0.39 (0.1)	1.14 (0.2)		0.14(0.09)	0.25 (0.1)
p(cam IAR_Pconcolor wb IAR_Clatrans),lam(mn_2019)	0.261	-2.61 (0.21)	0.22 (0.11)	0.26 (0.07)		0.22 (0.15)			-0.37 (0.11)	1.11 (0.2)			0.23 (0.1)

p(cam IAR_Pconcolor wb_obs_cov IAR_Clatrans ,lam(Aspect mn_2019)	0.358	-2.94 (0.32)	0.21 (0.1)	0.27 (0.07)	0.21 (0.14)		0.14 (0.13)	-0.43 (0.11)	1.14 (0.2)	0.13 (0.09)	0.27 (0.1)	
p(cam IAR_Pconcolor wb_obs_cov IAR_Clatrans ,lam(mn_2019)	0.443	-2.9 (0.33)	0.23 (0.12)	0.27 (0.07)	0.22 (0.15)		0.15 (0.13)	-0.42 (0.11)	1.1 (0.2)		0.26 (0.1)	
p(cam IAR_Pconcolor loc_wb_lc_cov obs_cov IAR_Clatrans ,lam(Aspect mn_2019)	0.522	-3.98 (0.64)	0.21 (0.1)	0.31 (0.07)	0.23 (0.15)	0.11 (0.07)	-0.17 (0.2)	0.39 (0.24)	-0.42 (0.12)	1.15 (0.2)	0.15 (0.09)	0.28 (0.11)

ANEXOS

ANEXO I

Biological Conservation 220 (2018) 290–298



Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon



Perspective

Perils of recovering the Mexican wolf outside of its historical range



Eric A. Odell^{a,*}, James R. Heffelfinger^b, Steven S. Rosenstock^b, Chad J. Bishop^c, Stewart Liley^d, Alejandro González-Bernal^e, Julián A. Velasco^{f,g}, Enrique Martínez-Meyer^{e,h}

^a Colorado Parks and Wildlife, 317 W. Prospect Road, Fort Collins, 80526, CO, USA

^b Arizona Game and Fish Department, 5000 W. Camelback Highway, Phoenix, AZ 85086, USA

^c University of Montana, 32 Campus Drive, Missoula, MT 59812, USA

^d New Mexico Department of Game and Fish, One Wildlife Way, Santa Fe, NM 87507, USA

^e Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Del. Coyoacán, Mexico City 04510, Mexico

^f Departamento de Ciencias Biológicas, Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalupe, Puerto Vallarta, Jalisco 48280, Mexico

^g Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Del. Coyoacán, Mexico City 04510, Mexico

^h Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad en el Sureste, AC, Villahermosa, Tabasco 86080, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:

Canis lupus baileyi
Genetic integrity
Genetic swamping
Historical range
Recovery

ABSTRACT

The Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*) was included in the 1973 Endangered Species Act listing of the gray wolf (*C. lupus*), but then listed separately as a subspecies in 2015. Early accounts of its range included the Sierra Madre Occidental of Mexico, southeastern Arizona, southwestern New Mexico, and sometimes western Texas, supported by ecological, biogeographic, and morphological data. There have been multiple unsuccessful attempts to revise the original 1982 recovery plan and identify areas suitable for Mexican wolf reintroduction. Despite the fact that 90% of its historical range is in Mexico and widespread suitable habitat exists there, previous draft recovery plans recommended recovery mostly outside of Mexico and well north of the subspecies' historical range. Planning recovery outside historical range of this subspecies is fraught with problems that may compromise, thwart, or impede successful recovery. Dispersal of Mexican wolves northward and continued movements southward by Northwestern wolves (*C. l. occidentalis*), along with allowing establishment of Mexican wolves north of their historical range before they are recovered, may lead to premature and detrimental intraspecific hybridization. Interbreeding of Northwestern wolves from Canadian sources and Mexican wolves does not represent the historical cline of body size and genetic diversity in the Southwest. If Northwestern wolves come to occupy Mexican wolf recovery areas, these physically larger wolves are likely to dominate smaller Mexican wolves and quickly occupy breeding positions, as will their hybrid offspring. Hybrid population(s) thus derived will not contribute towards recovery because they will significantly threaten integrity of the listed entity. Directing Mexican wolf recovery northward outside historical range threatens the genetic integrity and recovery of the subspecies, is inconsistent with the current 10(j) regulations under the ESA, is unnecessary because large tracts of suitable habitat exist within historical range, is inconsistent with the concepts of restoration ecology, and disregards unique characteristics for which the Mexican wolf remains listed.

1. Mexican wolf recovery efforts

Federal efforts to prevent the extinction of the Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*) began with the passage of the Endangered Species Act (ESA) in 1973 when this subspecies was included in the listing of *Canis lupus* at the species level. Wolf taxonomy has undergone review through time, including a substantial revision through which the number of recognized subspecies of the gray wolf in North America was reduced from 24 to 5 (Nowak, 1995). Throughout these revisions, however, the Mexican wolf subspecies has always been recognized as the most

morphologically and genetically unique of all North American *C. lupus* subspecies (Vilá et al., 1999; Nowak, 1995, 2003; vonHoldt et al., 2011, 2016).

In 2015, the United States Fish and Wildlife Service (USFWS) amended the status of the subspecies *C. l. baileyi* by individually listing it as an endangered subspecies, and importantly, as a separate entity from all other *C. lupus* (U. S. Fish and Wildlife Service, 2015a). By listing the Mexican wolf subspecies separately, the USFWS clearly intended to protect, conserve, and recover the unique characteristics of this subspecies and the habitats upon which it relies.

* Corresponding author.

E-mail address: eric.odell@state.co.us (E.A. Odell).

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.01.020>

Received 19 July 2017; Received in revised form 9 January 2018; Accepted 22 January 2018
Available online 28 February 2018

0006-3207 / © 2018 The Authors. Published by Elsevier Ltd. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

ANEXO II



Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon

Letter to the editor

Reply to Hedrick et al.: The role of genetic rescue in Mexican wolf recovery

ARTICLE INFO

Keywords:
Canis lupus baileyi
 Genetic swamping
 Genomic sweep
 ESA
 Wolf recovery

Hedrick et al. (2018) took issue with a detailed discussion explaining the perils of recovering Mexican wolves (*Canis lupus baileyi*) outside historical range written by an international team of scientists currently involved in Mexican wolf recovery (Odell et al., 2018). At the foundation of the current recovery plan is a population viability analysis led by an independent expert who worked with many of the same people who served on previous recovery teams. This viability analysis is based on best available data to inform recovery, including markedly updated information on effects of inbreeding, mortality rates, probability of catastrophe, percent of females breeding, pup recruitment, historical range, recovery in Mexico, genetic exchange between populations, and the consequence of phasing out diversionary feeding. This plan sets the stage to do what past recovery teams failed to do – restore Mexican wolves to the ecosystem in which they evolved to play their rightful ecological role in their historical range. An updated analysis of suitable habitat shows there is ample habitat for Mexico to play an important role in recovery, hence the appropriate focus on recovery within historical range.

A comprehensive evaluation of Mexican wolf historical range, based on genetic, morphological, and historical documentation (Heffelfinger et al., 2017), illustrates the unlikelihood of extensive historical gene flow with mid-continent wolves (*C. l. nubilus*). Phenotypic, genetic, and ecological differentiation of Mexican wolves likely developed and was maintained by discontinuous gene flow with wolves to the north. The intermediately sized mid-continent wolves were extirpated and wolves from Canada (*C. l. occidentalis*) now occupy the northern Rockies.

Hedrick et al. (2018) assert mixing Canadian wolves with Mexican wolves would reinstate a historical natural cline in wolf genotypes and phenotypes. However, as we explained, there is credible scientific evidence that large Canadian wolves would precipitate a genomic sweep and change the unique characteristics for which the Mexican wolf was separately listed. The legal mandate under the Endangered Species Act (ESA) with regard to Mexican wolves is not to restore any wolves to all available habitat, but rather to recover the small southwestern form of wolf native to the Madrean oak woodlands of Mexico, southern Arizona and southern New Mexico.

Fredrickson et al.'s (2007) analysis of effects of inbreeding included only 39 litters, but has been updated with all data currently available to include 89 wild Mexican wolf litters (1998–2014), which is 50 more litters and 8 more years of data. In this peer-reviewed updated analysis,

there was no significant relationship between the number of pups per litter seen in summer and the inbreeding coefficient of the dam (USFWS, 2017; Appendix C).

There is no evidence inbreeding is causing physical malformations and negatively affecting recovery in contrast to Florida panthers (*Puma concolor coryi*). Florida panthers were plagued with cryptorchidism, low sperm quality, kinked tails, pelage clumps, opportunistic infections, and atrial septal defects, which was used to justify a carefully controlled genetic rescue to avert extinction. The goal of the 1995 genetic rescue was to insert 8 Texas puma in hopes they would later represent 20% of the isolated southern Florida gene pool (Hedrick, 1995). Notably, this was done by bringing new genetics to the existing population, rather than attempting to expand the geographic range of the listed species. Despite removing the 2 remaining Texas individuals by 2003, 35% of the 2007 population was comprised of pumas that were $\leq 50\%$ genetically canonical Florida panther (Johnson et al., 2010; Figure 1B). In contrast, the most recent Mexican wolf survey detected record numbers of wolves (114), wolf packs (22), potential breeding pairs (26) and an all-time high number of adult Mexican wolves (88) in the wild population. This recovering population has in fact increased an average of 14% annually since 2009; which coincidentally is the same population growth rate experienced by Florida Panthers in the 8 years (1996–2003) immediately following the addition of Texas pumas (*P. c. stanleyana*; Johnson et al., 2010). There is no immediate need for genetic rescue in Mexican wolves; certainly not with large wolves of Canadian origin. If genetic rescue was deemed truly necessary for Mexican wolves in the future, it would be done in a controlled manner through the captive population and managed releases to avoid a genomic sweep, an option not available to those working with the Florida panther.

A genomic sweep in wolves on Isle Royale (Michigan) occurred even among wolves the same size, presumably because of the inbred nature of the island wolf population. Compared to the wolves of Canadian origin, Mexican wolves have higher inbreeding coefficients, smaller packs, more social disruption, and are notably smaller, which sets the stage for a strong genomic sweep by the larger wolves.

The U. S. Fish and Wildlife Service (USFWS) has proposed a policy extending the protection of the ESA to hybrids only if “1) the progeny share the traits that characterize the taxon of the listed parent, and 2) the progeny more closely resemble the listed parent’s taxon than an entity intermediate between it and the other known or suspected non-

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.05.010>

0006-3207/© 2018 Published by Elsevier Ltd.

ANEXO III



Identifying priority areas for landscape connectivity for three large carnivores in northwestern Mexico and southwestern United States

Zaira Y. González-Saucedo · Alejandro González-Bernal · Enrique Martínez-Meyer

Received: 26 April 2020 / Accepted: 17 December 2020
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature B.V. part of Springer Nature 2021

Abstract

Context Large carnivores are crucial to ecosystem functioning, as they enhance the biodiversity of the native communities in which they live. However, most large carnivores are threatened with extinction resulting from human persecution, habitat encroachment, and the loss of habitat connectivity.

Objective To identify areas that favor landscape connectivity for three large carnivores within and between northwestern Mexico and southwestern United States.

Methods We performed a habitat suitability analysis for puma (*Puma concolor*), Mexican wolf (*Canis lupus baileyi*), and black bear (*Ursus americanus*) by combining ecological niche modeling with anthropogenic variables to identify high-quality habitat patches to be connected. We also developed a connectivity analysis to identify smaller suitable habitat patches within connecting corridors to evaluate their contributions to connecting larger populations.

Results We found existing large, high-quality areas in Mexico and the United States that could connect through smaller patches. Likewise, we identified pinch-point areas, patches and links with high centrality, indicating that some biological corridors promote connectivity among the most extensive suitable patches.

Conclusions It is possible to maintain and even enhance adequate landscape connectivity between major suitable habitat patches for the three large carnivores, within and between their distributional areas in Mexico and the United States. In this regard, decision-makers, academia, and civil society need to strengthen their bonds to reduce the pressure on these carnivores and help authorities improve binational plans and agreements to consolidate conservation actions and landscape connectivity between Mexico and the United States.

Keywords Biological corridors · Connectivity · Transboundary conservation · Large carnivores · Circuit theory · Least-cost path

Supplementary information The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s10980-020-01185-4>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

Z. Y. González-Saucedo · A. González-Bernal ·
E. Martínez-Meyer (✉)
Departamento de Zoología, Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer
Circuito Exterior s/n Ciudad Universitaria,
04510 Coyoacán, Mexico
e-mail: emm@ib.unam.mx

Introduction

Human activities have severely impacted ecosystems and transformed landscapes to the point of threatening a significant fraction of biodiversity with extinction (IPBES 2019). One of the dire consequences of

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 está 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.