



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**Análisis de la conectividad funcional del paisaje de
Leopardus pardalis en la Sierra Norte de Puebla, México**

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

LEMUS RINCON SERGIO GILMAR

DIRECTOR DE TESIS:

DR. EZEQUIEL HERNÁNDEZ PÉREZ

Investigación realizada gracias al Programa UNAM-PAPIIT IA206221

Ciudad de México

Noviembre 2023





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

En primer lugar, a mi madre, que siempre es mi apoyo para lograr cumplir todos mis objetivos personales y académicos,

A mi hermano Osmar, me apoyas en cualquier proyecto que tengo,

Al Doctor Ezequiel, por ayudarme en este proyecto, por que al inicio no tenia conocimiento de la ecología del paisaje, gracias a eso es uno de los temas más interesantes de la ecología, gracias por incluirme en este proyecto,

A mis amigos que van a estar presente en el examen, gracias ya que cada uno me ha brindado su apoyo cuando he necesitado un consejo,

A mi antiguo equipo Ocelotes FesZ, porque muchos de los amigos que tengo, no fueron solo mis amigos, sino mis hermanos,

Al equipo que me dio la oportunidad de terminar mi elegibilidad como jugador, Buitres Fac med, siempre agradecido con los coaches y amigos que hice,

Dedicatoria

A mi abuelo Sergio Lemus, gracias por siempre escucharme, este logro también es tuyo.

A mi abuelo Armando Parral, gracias a ti mi interés por las ciencias, por los documentales de animales que ponías en la sala cuando era un niño.

Agradecimientos	2
Dedicatoria	3
Resumen	6
Introducción	7
Marco teórico	8
Ecología del paisaje	8
Fragmentación del paisaje	11
Resistencia y aptitud de hábitat	13
Conectividad del paisaje	16
Especie focal	18
Familia Felidae	18
Ecología de <i>Leopardus pardalis</i>	21
Antecedentes	23
Planteamiento del Problema	26
Objetivo general	27
Objetivos particulares	27
Hipótesis	27
Zona de estudio	27
Método	29
Clasificación de la imagen de satélite	29
Modelo de idoneidad del hábitat	30
Uso del software y validación de modelos	31
Selección de los fragmentos de hábitat	33
Valoración del grado de resistencia del paisaje	34
Rutas de mínimo costo	34
Índices de conectividad	35
Resultados	38
Distribución Potencial	40
Selección de fragmentos de hábitat	43
Reclasificación de los mapas de cobertura	43

Estimación de la aptitud de hábitat	44
Valoración del grado de resistencia del paisaje	47
Fragmentos de hábitat	49
Corredores potenciales	51
Conectividad funcional del paisaje de la Sierra Norte de Puebla	55
Discusión	57
Conclusiones.....	67
Literatura citada	69

Resumen

La conectividad funcional permite tener en cuenta el efecto de la estructura del paisaje sobre los procesos ecológicos y evolutivos de dispersión de especies, flujo de genes y dinámica de población. La Sierra Norte de Puebla presentó una pérdida y fragmentación del hábitat de *Leopardus pardalis* del 30% en los últimos 20 años, zona que ha incrementado considerablemente la actividad antrópica, la cual es una amenaza para la conservación de mamíferos terrestres en general y particularmente para los carnívoros. El objetivo de este estudio fue analizar la conectividad funcional del hábitat de *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla. Se determinó la idoneidad de hábitat, mediante un modelo de distribución potencial y mapas de vegetación y uso de suelo. Para el análisis de resistencia del paisaje se incluyeron las variables de tipo de vegetación y uso de suelo, pendiente del terreno, altitud, densidad poblacional, distancia de poblados, densidad y tipo de carreteras. Para el análisis de la conectividad funcional se generó una capa de resistencia y otra de los fragmentos del hábitat, en el cual se estimaron los corredores potenciales y las rutas de mínimo costo entre fragmentos en el programa Linkage Mapper. A partir del modelo de conectividad funcional se obtuvieron 92 enlaces que conectan 41 fragmentos de hábitat de *L. pardalis*, con longitudes de 42 m hasta 46.4 km, con un promedio de extensión de 10.3 km que en total suman 954 km de rutas de mínimo costo. Los corredores de *L. pardalis* se encuentran distribuidos en fragmentos subóptimos con baja resistencia, también se observó que los corredores potenciales atraviesan la matriz antrópica dominada por las áreas de pastizales y cultivos, tomando en cuenta que existan fragmentos subóptimos que funcionen como hábitat de paso. Para el índice de probabilidad de conectividad se tomaron en cuenta los fragmentos de hábitat con un valor mayor o igual a 1, de los cuales el fragmento 40 es el más importante para la conectividad, con un valor dIIC de 97.7 y una superficie de 240 339 ha; lo que indica que sí este fragmento desaparece, la conectividad funcional se perdería de manera significativa, ya a que el resto de fragmentos se encuentra en las categorías de muy baja y baja.

Introducción

Los depredadores ápice son fundamentales en muchos ecosistemas como especies clave y también son consideradas especies emblemáticas para la conservación (Ford *et al.*, 2014; Ripple *et al.*, 2014), pero se encuentran entre los grupos más vulnerables. Se reconoce que las actividades humanas han reducido el tamaño de las poblaciones de mamíferos silvestres y sus ámbitos de distribución, a nivel global, a tal grado, que han colocado en riesgo de extinción a una cuarta parte del total de las especies de este grupo (Ehrlich, 2002; Baillie *et al.*, 2010). En el neotrópico las especies de la familia Felidae son de las más afectadas por las actividades humanas, ya que además de la destrucción de su hábitat, están consideradas como una amenaza para el ganado, son vendidas como mascotas y sus pieles son comercializadas (Ceballos *et al.*, 2010).

México es un ejemplo del deterioro que han sufrido las poblaciones de grandes depredadores; por ejemplo, cuatro de las especies de felinos silvestres que habitan las zonas tropicales, se encuentran en alguna categoría de riesgo. El jaguar (*Panthera onca*), tigrillo (*Leopardus wiedii*) y jaguarundi (*Puma yaguaroundi*) están en el apéndice I y el ocelote (*Leopardus pardalis*) en el apéndice II de CITES. Estas especies también mantienen en la legislación mexicana el estatus de especies en peligro de extinción o amenazadas, y su cacería está prohibida. El puma (*Puma concolor*), a pesar de tener una distribución más amplia, es considerado una especie que requiere de protección especial (Sedesol, 1994; Semarnat, 2010).

Se ha señalado que en paisajes donde el ecosistema natural se encuentra fragmentado, la riqueza y diversidad de especies tienden a ser menores, afectando su estado de conservación (Challenger y Dirzo, 2009). En este sentido, una de las dificultades para establecer objetivos de conservación de los carnívoros se relaciona con los corredores y la conectividad del hábitat (Rabinowitz y Zeller, 2010). Para garantizar que las poblaciones de grandes carnívoros se conserven dentro de un complejo de hábitat sostenible, es necesario contar con una red conectada de áreas protegidas o redes de conservación funcionales (Crooks *et al.*, 2011), cuyo objetivo es aumentar la conectividad y promover la dispersión de los grandes

mamíferos entre hábitats centrales o poblaciones (Almasieh *et al.*, 2016; Rabinowitz y Zeller, 2010).

El concepto de permeabilidad del hábitat y priorización de la conectividad del paisaje, ha demostrado ser un enfoque eficaz para la planificación de la conservación de la vida silvestre (Carroll *et al.*, 2012; Dickson *et al.*, 2013; Visconti y Elkin, 2009). La conectividad funcional permite tener en cuenta el efecto de la estructura del paisaje sobre los procesos ecológicos y evolutivos de dispersión de especies, flujo de genes y dinámica de población (Carroll *et al.*, 2012; McRae y Beier, 2007). Además, la identificación de fragmentos que requieren protección adicional mejora el mantenimiento de la integridad ecológica y permite que la planificación de la conservación impulse la viabilidad de la población a largo plazo (Saura y Pascual-Hortal, 2007; Visconti y Elkin, 2009).

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

Marco teórico

Ecología del paisaje

La ciencia del paisaje como la denominó por primera vez Carl Troll (citado en Naveh y Lieberman, 1993), se encarga de estudiar las interacciones de componentes tales como el clima, la roca o el material originario y el relieve, de los cuales se pueden delinear unidades discretas en el espacio, y describir procesos de mediano y largo plazo. El componente biológico (integrado por vegetación, fauna y otros) se estudia como un ensamblaje, que puede ajustarse en su distribución a los componentes (abióticos) que permiten segmentar el paisaje para propósitos de estudio. El suelo,

como componente, resulta de la interacción entre el relieve y la biota. Su papel es relevante, ya que representa el soporte de los objetos naturales a conservar, sin excluir al suelo mismo. El componente social describe los procesos de modificación de los ambientes naturales a través de la apropiación de los productores, en espacio y tiempo (Van der Zee y Zonneveld, 2001; Sánchez *et al.*, 2003).

Uno de los modelos más utilizados en ecología del paisaje es el de parche-corredor-matriz propuesto por Forman y Godron (1986). En este modelo se identifican tres elementos que conforman un paisaje (Forman, 1995): los parches son considerados como superficies no lineales de tamaño variable y poseen un grado de homogeneidad interno. Éstos varían de acuerdo con su tamaño, forma, tipo, heterogeneidad y características de borde. Los corredores corresponden a franjas angostas y alargadas, de forma y dirección variable que atraviesa una matriz y difiere de ella. Las propiedades generales de los corredores en un paisaje son de unir o bien separar elementos dentro de una matriz. Mientras que, la matriz ocupa la mayor área relativa, conectando el paisaje y/o con mayor control sobre la dinámica del paisaje.

El término paisaje desde un punto de vista ecológico, puede ser definido como una porción de territorio heterogénea compuesta por un mosaico de distintos tipos de coberturas (Durán *et al.*, 2002). Las escalas se definen por la extensión y la resolución de las imágenes, en las cuales se observan las variables ecológicas en el tiempo o en el espacio, aunque pueden encontrarse múltiples definiciones de escala (Schneider, 2001). En los análisis multiescalares las variables ecológicas se evalúan en territorios con diferente extensión, o bien en un mismo territorio con diferente resolución para incorporar la variación espacial. Además, considera el espacio heterogéneo, no solo en relación con los tipos y proporciones de diferentes coberturas (composición espacial), sino también en el arreglo espacial o fisionomía de cada cobertura (configuración) (Dunning, 1992).

Otra característica del paisaje es la función, ésta comprende los procesos ecológicos y evolutivos de los paisajes (p.e. flujo genético, perturbaciones e interacciones). Abarca los procesos de perturbación, hidrológicos, geomorfológicos y tendencias en el uso de la tierra. Además, contempla la biomasa, productividad de los recursos y tasas de ciclos de nutrientes, en los cuales se relaciona en términos físico-bióticos los flujos de materia, energía y organismos de hábitats o regiones, a través de la identificación o establecimiento de corredores biológicos que interconectan parches de hábitat similar, facilitando el flujo de biota entre ellos y manteniendo la viabilidad de las poblaciones (Bennett, 1999).

La Ecología del Paisaje se caracteriza por estudiar el territorio, a diferentes escalas espaciales, de forma integrada y con un enfoque sistémico. En todo sistema o conjunto de elementos relacionados, las variaciones en las características de un elemento modifican al conjunto. Por ello, en el análisis del sistema resulta crítico considerar las relaciones existentes entre los elementos. En la medida en que la estructura de un sistema está formada tanto por las características de los elementos, cuya modificación es dificultosa, como por las relaciones entre dichos elementos, éstas destacan como responsables esenciales de la dinámica del sistema y, por lo tanto, de toda problemática del mismo que se pretenda analizar y corregir (Valencia, 2008). Además, estudia los patrones espaciales y estructurales del territorio teniendo en cuenta los procesos y flujos que tienen lugar en el mismo. Como punto de partida asume que la heterogeneidad espacio-temporal del paisaje, resultante de la interacción dinámica de las sociedades humanas con el medio, controla diversos movimientos y flujos de organismos, materia y energía (Forman y Godron, 1986; Noss, 1991; Pickett y Cadenasso, 1995).

Estudios multiescalares indican que, el tamaño del paisaje más adecuado para evaluar la respuesta de las especies a las características del paisaje difiere entre especies y depende del atributo espacial que se considere (Jackson y Fahrig, 2015; Ordóñez-Gómez *et al.*, 2015). Esta variación parece estar asociada a la capacidad de movimiento de las especies. En particular, las especies con un área de actividad menor son afectadas por paisajes más pequeños que aquellas que

ocupan mayores áreas de actividad (Jackson y Fahrig, 2012). Por lo tanto, el tamaño del paisaje depende de la forma en que los organismos perciben y utilizan el ambiente que los rodea, por lo que debe ser definido de forma funcional (Fahrig *et al.*, 2011). Así, el tamaño del paisaje debe ser evaluado dentro de cada estudio a través de estudios multiescalares (Fahrig, 2013; Jackson y Fahrig, 2015).

Fragmentación del paisaje

El estudio de los efectos biológicos sobre la pérdida de hábitat y la fragmentación se ha incrementado en los últimos 30 años. El interés de esta temática se centra en que ambos procesos son considerados como los principales factores relacionados con la pérdida de biodiversidad (Foley *et al.*, 2005). Además, el concepto de fragmentación del hábitat se presenta como integrador de importantes teorías ecológicas, entre ellas, la biogeografía de islas, la dinámica de metapoblaciones, la teoría jerárquica de la ecología del paisaje y la importancia de la escala espacial, que explicarían de forma resumida los declives de las poblaciones y la pérdida de especies en paisajes, donde los hábitats originales son cada vez más escasos y más aislados entre sí. Estos temas se han resaltado en distintos estudios de revisión que abordan las respuestas biológicas de los organismos a la alteración de los paisajes naturales (Saunders *et al.*, 1991; Harrison y Bruna, 1999; McGarigal y Cushman, 2002; Fahrig, 2003; Ewers y Didham, 2006; Fisher y Lindenmayer, 2007).

Según Franklin *et al.* (2002), la fragmentación es un conjunto de mecanismos que conducen a la discontinuidad en la distribución espacial de los recursos y las condiciones abióticas presentes en un área, a una escala determinada que afectan la ocupación, reproducción y supervivencia de las especies en forma particular. Este autor agrega que, la fragmentación conlleva a la transformación de un hábitat, inicialmente continuo, a un conjunto de fragmentos contenidos en un nuevo hábitat, mayoritario y cualitativamente distinto al original, denominado matriz (Lindenmayer y Fischer, 2006). Mientras que, la pérdida de hábitat se considera como la reducción de la proporción de hábitats adecuados para una especie focal en el paisaje, generalmente medida como la reducción en la cantidad de hábitat (Ewers y Didham, 2006).

Aunque la pérdida de hábitat ha sido considerada como una de las principales amenazas para la biodiversidad (Tilman *et al.*, 1994; Turner, 1996; Dobson *et al.*, 1997; Fahrig, 2003), distintas investigaciones indican que el tamaño y arreglo espacial de los fragmentos, pueden tener mayor impacto sobre la dinámica y persistencia de las poblaciones (Turner, 1989; Andrén, 1994; Fahrig y Merriam, 1994; Hanski y Gaggiotti, 2004). Estas diferencias entre los efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat pueden ser causados por relaciones no lineales entre los atributos del paisaje y la cantidad de hábitat (Andrén, 1994; Fahrig, 2003), ya que a medida que disminuye la cantidad de hábitat remanente en el paisaje se incrementa el número de fragmentos, decrece el tamaño de los mismos y aumenta su aislamiento. La pérdida de hábitat tiene efectos negativos en las poblaciones, como la reducción directa en el tamaño e incremento del aislamiento, mientras que la fragmentación, reduce la conectividad, aumenta los efectos de borde y disminuye el tamaño de los fragmentos. Estos cambios en la proporción del hábitat remanente tienen importantes consecuencias para la persistencia de las especies (Andrén, 1994; Bascompte y Solé, 1996; Fahrig, 1997; With *et al.*, 1997; Boswell *et al.*, 1998; Lindenmayer y Luck, 2005).

Debido a que distintos estudios no separan los efectos de la pérdida de hábitat con los de la fragmentación, generalmente lleva a conclusiones ambiguas respecto a sus consecuencias sobre la biodiversidad (Summerville y Crist, 2001; Swenson y Franklin, 2000). La dificultad para explicar los efectos independientes de estos procesos, se debe a los métodos utilizados para cuantificarlos, ya que los índices empleados para medir la fragmentación frecuentemente se encuentran correlacionados con la pérdida de hábitat (Tieschendorf, 2001). Esta correlación es inevitable, ya que los paisajes con grandes cantidades de hábitat generalmente son continuos y por lo tanto se encuentran poco fragmentados. Además, algunos índices empleados para cuantificar la fragmentación, tales como el hábitat de borde, presentan valores bajos cuando existe menos cantidad de hábitat (Tischendorf, 2001; Fortin *et al.*, 2003).

Fahrig (2003) sugiere que el término fragmentación sea utilizado únicamente cuando se analice el efecto de la división del hábitat, independientemente de su área. Para ello, propone la realización de estudios a escala de paisaje, donde éste sea la unidad de análisis, de tal forma que se estudien paisajes con la misma cantidad de hábitat, pero con diferente grado de fragmentación. Sin embargo, la forma de cuantificar la relación entre la cantidad de hábitat y la fragmentación es poco clara. Además, pocos estudios han sido capaces de distinguir entre los efectos de la cantidad de hábitat y fragmentación (McGarigal y Cushman, 2002). Los que se han realizado, tratan de separar dichos efectos con distintos modelos estadísticos, aunque el más común, es el análisis de residuales (McGarigal y McComb, 1995; Trzcinski *et al.*, 1999; Villard *et al.*, 1999; Bélisle *et al.*, 2001; Westphal *et al.*, 2003; Hamer *et al.* 2006).

Resistencia y aptitud de hábitat

Las evaluaciones del hábitat y su importancia, es decir, la evaluación de la calidad del hábitat, se basan en la presunción de las preferencias y, por lo tanto, la selección, están vinculadas a la aptitud de las especies (supervivencia y reproducción) y la preferencia se relaciona con las pautas de uso observadas (Gallina *et al.* 2014).

La resistencia al paisaje representa la dificultad que tiene un organismo para cruzar un ambiente particular, el costo fisiológico de moverse a través de un determinado ambiente, la reducción en la supervivencia del organismo que se mueve a través dicho ambiente, o una integración de todos estos factores. La estimación de resistencia se logra utilizando parámetros de variables ambientales, cuantificadas mediante una resistencia o costo al movimiento continuo, donde una baja resistencia denota facilidad de movimiento y una alta resistencia indica movimiento restringido, o se utiliza para representar una barrera absoluta al movimiento (Singleton *et al.*, 2002; Chardón *et al.*, 2003).

La distancia por resistencia resulta conceptualmente complementaria a la distancia efectiva, comúnmente utilizada en ecología del paisaje y aplicada en teoría de grafos, ya que integra todas las posibles vías dentro de los cálculos de las distancias; mientras que, en las distancias de mínimo costo solo se calculan a través de una sola ruta óptima. Así mismo, representa una medida de aislamiento asumiendo que el organismo se puede movilizar al azar; en cambio, las distancias de mínimo costo asumen que el organismo elige moverse o dispersarse entre dos fragmentos específicos (McRae *et al.*, 2008). Cuantitativamente la teoría de circuitos también puede ser complementaria a las distancias de mínimo costo. Si solo existe una vía entre dos nodos, la distancia por resistencia será igual a la de mínimo costo. Sin embargo, cuando dos rutas idénticas e independientes conectan dos nodos en paralelo, la distancia por resistencia será la mitad de la distancia de mínimo costo. Al predecir las posibilidades de movimientos a través de los nodos, las densidades de flujos de corriente se pueden utilizar para identificar los corredores o puntos de engranaje (*Pinch-points*); es decir, los corredores donde los organismos focales presentan una alta probabilidad de moverse entre los fragmentos de hábitat (McRae *et al.*, 2008; Correa-Ayram, 2012).

Las formas de evaluar y caracterizar el hábitat de las especies se han fundamentado en la asociación entre la presencia de la especie, y la composición y estructura de la vegetación en el espacio que ocupan; no obstante, la distribución de los animales responde a los patrones del paisaje que les rodea, de tal forma que describir el hábitat, evaluando las unidades de paisaje (su estructura, composición y el subconjunto de elementos físicos), nos ayuda a entender cómo los organismos responden a su entorno en múltiples escalas espaciales y temporales. Además, es necesario identificar los atributos del hábitat a evaluar en relación a la especie de interés, de eso dependerá qué técnicas o métodos se utilicen y en qué escala espacio – temporal (Gallina *et al.*, 2014).

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

El método de evaluación de la aptitud de hábitat, en muchos casos, depende de la experiencia y conocimiento del evaluador acerca de la especie. El método particularmente se desarrolla a escala de paisaje, consiste en otorgar puntuaciones o calificaciones (normalmente van de 0 a 1 ó 0 a 100) a la importancia relativa de las distintas unidades ecológicas (variables y atributos mínimos para la sobrevivencia de una especie) para la vida silvestre. Las calificaciones reflejan el potencial de un hábitat en apoyo de una determinada especie, mediante la comparación de lo disponible para esa especie y se identifica como una situación de idoneidad. Este método en conjunción con datos que representan la distribución espacial de las variables, puede usarse para generar mapas de calidad de hábitat que pueden ser utilizados para hacer comparaciones relativas entre alternativas de manejo (Rogers y Allen, 1987; Segura, 1998; Merrill *et al.*, 1999; Gustafson *et al.*, 2001; Store y Jokimaki, 2003, Larson *et al.*, 2004; Johnson y Gilligham, 2005). Los modelos conceptuales de evaluación de hábitat deben estar basados en: 1) experiencia del evaluador, 2) objetivo de la evaluación, 3) conocimiento profundo de la biología y ecología de la especie, y 4) escala de evaluación (espacial y temporal).

Conectividad del paisaje

Según Tylor *et al.* (1993) la conectividad se relaciona con el grado en el cual la matriz del paisaje impide o facilita el movimiento entre los fragmentos, resultado de la interacción entre procesos de comportamiento, movimiento, reproducción y forrajeo, con la estructura del paisaje, en los cuales influyen dos componentes para una especie, comunidad o proceso ecológico: uno estructural y otro funcional. El componente estructural, lo determina la conexión espacial de los elementos del paisaje (fragmentos, corredor y matriz), hace referencia a la disposición o estructura espacial del paisaje en un tiempo determinado, y que puede ser identificada y descrita a partir de la medición de atributos, como el área total del hábitat, la forma de los fragmentos, la distribución de frecuencia de tamaño de los fragmentos y la distancia entre fragmentos, entre otras (McGarical y Marks, 1995). Mientras que, el elemento funcional, considera la respuesta en la conducta de los individuos y especies ante la estructura del paisaje; en este último, influyen los requerimientos de hábitat de la especie, la tolerancia a la alteración del hábitat y su historia de vida (Tylor *et al.*, 1993; Adriansen *et al.*, 2003).

La integración y funcionalidad de los ecosistemas, así como el mantenimiento de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, son posibles gracias al flujo de organismos, materiales, energía e información a través de paisajes (Crooks y Sanjayan, 2006). La conectividad es un factor clave para conocer los efectos del cambio climático, las áreas protegidas no pueden cumplir con sus objetivos de conservación si en ellas no existen vínculos funcionales entre los que se permitan dichos procesos ecológicos y, lo más importante, la posibilidad por parte de individuos y poblaciones de adaptarse al cambio climático (Rudnick *et al.*, 2012). La mejora de la funcionalidad de la conservación de áreas en riesgo (o cualquier otra área) dependerá en gran medida de la conectividad con otras zonas. Es por esto que los estudios de conectividad se centran en elementos del paisaje y probables rutas de dispersión, que son intrínsecas en la priorización de áreas de conservación (Correa-Ayram *et al.*, 2016). La comprensión y el análisis de dichos estudios permite crear programas y acciones orientadas a la conservación de los ecosistemas a un

menor costo, ya que la preservación de la conectividad permite la conservación de especies durante periodos prolongados, manteniendo los procesos e interacciones ecológicas antes mencionadas (Leija y Mendoza, 2021).

La modelación y evaluación de la conectividad del paisaje con fines de conservación y manejo, se ha incrementado en la última década, durante la cual se mantienen como principales objetivos detectar áreas prioritarias para la conservación, e identificar corredores potenciales que conectan fragmentos de hábitat (Correa *et al.*, 2016), en los cuales se han empleado la Teoría de Grafos y del enfoque de la Ruta de Menor Costo (*least cost path*), mediante herramientas como Conefor (Saura y Torne, 2009) y ArcGis (*Cost distance*).

La teoría de Grafos (Harary, 1972), hace uso de herramientas metodológicas y analíticas de la geoestadística, sistemas remotos y de información geográfica (SIG), para maximizar la eficiencia del flujo o conectividad de un paisaje, centrado en encontrar el camino más corto entre dos nodos (Urban y Keitt, 2001). Es una rama de las matemáticas y de las ciencias de la computación que utiliza “gráficas” para representar y resolver problemas, en la que una gráfica se define como un conjunto de puntos (vértices) unidos por líneas (aristas). Dentro de la Ecología del Paisaje se ha aplicado esta teoría con el fin de facilitar el análisis de la conectividad, en estudios de especies focales de distintos grupos faunísticos (Bunn *et al.*, 2000; Pascual-Hortal y Saura, 2008; Clauzel *et al.*, 2015; Fernandes *et al.*, 2015; Brodie *et al.*, 2015). En este modelo, una gráfica representa un paisaje con un grupo de nodos (fragmentos, hábitat) conectados por alguna línea que puede expresarse como la adyacencia entre éstos. También se han realizado estudios específicos de la ruta de menor costo (camino menos costoso entre dos nodos), que han demostrado que los corredores incrementan las tasas de movimiento de individuos entre fragmentos de hábitat (Tewksbury *et al.*, 2002; LaRue y Nielsen, 2008).

Especie focal

Uno de estos criterios al momento de seleccionar áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad, en donde el conocimiento sobre los requisitos y necesidades de cada una de las especies es reducido o casi nulo, es seleccionar a un conjunto de especies, que se denominan especies focales (Lambeck, 1997; Castaño-Villa, 2005; Hugget, 2007; Kattan, 2008). Las especies focales como estrategia de conservación, fueron propuestas por Lambeck (1997), como un enfoque multi-específico, en donde se definen los atributos y prácticas de manejo, que requieren los paisajes para conservar los requerimientos de la biota nativa (Lambeck, 1997; Freudenberger y Brooker, 2004; Castaño-Villa, 2005; Kattan, 2008), a través de un conjunto de especies que poseen ciertas características que las hacen particularmente sensibles a los cambios en su territorio, además de tener dietas especializadas, requisitos especiales de reproducción y necesitar espacios grandes e interconectados que les permita mantener sus poblaciones viables (Lambeck, 1997; Dinerstein *et al.*, 2000; Kattan, 2008; Castaño-Villa, 2010). Las especies que se seleccionan como “especies focales”, se agrupan teniendo en cuenta los procesos que amenazan su persistencia. Estas amenazas pueden ser: pérdida del hábitat, fragmentación del hábitat, invasión por especies exóticas y otros factores que pueden influir en el descenso del tamaño poblacional viable (Lambeck, 1997; Dinerstein *et al.*, 2000).

Familia Felidae

En México se distribuyen 550 especies de mamíferos en 201 géneros, 46 familias y 13 órdenes. El Orden Carnívora, está representado por 5 familias, 22 géneros y 42 especies, de las cuales 34 son terrestres con amplia distribución (Ceballos y Arroyo-Cabral, 2012). Los carnívoros comprenden un grupo de especies con una distribución cosmopolita que evolucionó a lo largo de 65 millones de años, muestran una serie de modificaciones anatómicas para la caza y una dieta cárnica. Este grupo se caracteriza por tener un cuerpo musculoso y flexible, presencia de un molar y dientes premolares en forma de hoja, ausencia de clavícula para una mejor locomoción sumada a una postura digitada en cánidos y félidos, y plantígrada en

úrsidos y prociónidos, un sentido de la vista, oído y olfato bien desarrollados. Estas características les han permitido el éxito evolutivo y un lugar en la parte superior de la cadena alimentaria. Los estudios sobre la evolución de los carnívoros los han dividido en dos grandes grupos: Feliformes, que comprende especies de las familias Nandiniidae, Felidae, Herpestidae, Hyaenidae, Viverridae y Eupleridae; y Caniformes, incluidas las especies de Canidae, Ursidae, Phocidae, Odobenidae, Otariidae, Ailuridae, Mephitidae, Procyonidae y Mustelidae (Wallace *et al.*, 2010).

En la familia Felidae se reconocen a las subfamilias Felinae y Pantherinae, pertenecientes a 14 géneros y 40 especies. Linneaus en 1758, realizó la primera clasificación que agrupó a todos los felinos dentro del género *Felis* (Kleiman y Geist, 2004), pero años más tarde se realizaron ciertas divisiones de este género gracias a los caracteres morfológicos que diferencian a las distintas especies, creándose el género *Lynx* (Ledesma *et al.*, 2005), y luego los grupos *Panthera*, *Tigris* y *Leo* (Allen, 1902). Pero fue sólo hasta 1821 donde se efectuó la división de la familia Felidae en géneros y subgéneros (Ledesma *et al.*, 2005).

La subfamilia Pantherinae agrupa a los grandes felinos, y en la subfamilia Felinae se asignaron 13 géneros y 28 especies (Kleiman y Geist, 2004). Se consideró además a la única especie de *Acinonyx* como subfamilia (Acinonychinae) con un género y una especie. Posteriormente, basados en consideraciones morfológicas, etológicas y fisiológicas, se ha dividido la familia en tres grupos: “grandes felinos” o panteridos (subfamilia Pantherinae, Pocock, 1917), con cinco especies; los “pequeños felinos” (subfamilia Felinae, Fischer de Waldheim, 1817), con 30 especies; y *Acinonyx* (guepardo), una sola especie (Collier y O’Brien, 1985; Ledesma *et al.*, 2005). Esta agrupación fue nuevamente reconsiderada dejando a la subfamilia Acinonychinae como género (*Acinonyx*) y definiéndose 14 géneros y 40 especies (Wozencraft, 2005).

Los integrantes de la familia Felidae están distribuidos en todos los continentes e islas en estado natural a excepción de Australia, Madagascar, Nueva Guinea, Nueva Zelanda, Japón, Oceanía, los polos y algunas islas al oeste de la India. La introducción de varios felinos en aquellos lugares donde no se encontraban

presentes ha sido perjudicial, debido a la fuerte depredación ejercida a las especies nativas (Kleiman y Geist, 2004; Roma, 2006), mientras que, los gatos domésticos han sido introducidos a casi todos los lugares por los humanos (O'Brien y Johnson, 2007).

En México habitan seis de las doce especies de felinos presentes en el continente americano: lince (*Lynx rufus*), puma (*Puma concolor*), yaguarundi (*Puma yagouaroundi*), ocelote (*Leopardus pardalis*), tigrillo o margay (*Leopardus wiedii*) y el jaguar (*Panthera onca*) (Ceballos *et al.*, 2010). Sin embargo, no se cuenta con información precisa y actualizada sobre sus patrones de distribución a nivel local y regional. Asimismo, se desconoce en gran medida el efecto que las variables ambientales tienen sobre sus patrones de distribución (Leopold, 1959; Emmons y Feer, 1997).

La identificación de localidades donde aún habitan los felinos silvestres en México, es prioritaria para ubicar dónde se deben prevenir y atenuar los riesgos que amenazan a sus poblaciones (Almazán-Catalán *et al.*, 2013; Briones-Salas, Lavariega y Lira-Torres, 2012). En el estado de Puebla habitan al menos cinco de las seis especies de la familia Felidae que se distribuyen en nuestro país (Aranda, 2012; Ramírez-Bravo *et al.*, 2010; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005); sin embargo, son pocos los registros de presencia que documentan ejemplares en colecciones científicas, observación directa, evidencia fotográfica o identificación de huellas, excrementos y pieles (Ramírez-Bravo *et al.*, 2010; Tewes y Everett, 1982). Ramírez-Pulido *et al.* (2005) presentaron una revisión detallada sobre registros de mamíferos carnívoros para el estado de Puebla y corroboraron la presencia de cuatro especies de felinos. Los autores identificaron un excremento de puma, encontraron un registro de gato montés que data de finales del siglo XIX y revisaron dos ejemplares de yaguarundi y dos cráneos de tigrillo depositados en colecciones científicas. Ramírez-Bravo *et al.* (2010) documentaron la presencia del ocelote en el norte del estado.

Ecología de *Leopardus pardalis*

Leopardus pardalis es un felino de tamaño pequeño, que pesa hasta 16 kg y puede alcanzar 137 cm de longitud total, con una altura a los hombros de 50 cm (SEMARNAT, 2018). Este felino está protegido por las leyes internacionales de vida silvestre y comercio (Caso *et al.*, 2008), en México está catalogado como una especie en peligro de extinción, debido a que es una especie cazada por su piel (NOM- 059-SEMARNAT-2010; Di Bitetti *et al.*, 2006). La distribución de *L. pardalis* va desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina (Sunquist y Sunquist, 2002) (Figura 1).

En México se distribuye de manera discontinua por las áreas costeras del Pacífico y del Golfo de México, presentándose en la vertiente oriental desde Tamaulipas, incluyendo toda la península de Yucatán; por el occidente comprende desde de Sonora hasta el sur del país, se encuentra principalmente en los bosques tropicales perennifolios, subcaducifolio, caducifolio y en manglares, además ocupa el bosque mesófilo de montaña, el bosque espinoso y el matorral xerófilo.

Para el estado de Puebla hay registros y menciones de la existencia del *L. pardalis*, la primera mención fue realizada por Wilchis y Jardine (1999), aunque en una revisión sobre los carnívoros de México realizada por Ramírez-Pulido *et al.* (2005), no encontraron individuos para el estado. Villareal *et al.* (2005) mencionan a un individuo de *L. pardalis* en el municipio de Hueytamalco en la Sierra Norte. Posteriormente Ramírez-Bravo *et al.* (2010) confirman la existencia de la especie mediante el uso de cámaras trampa en el mismo municipio y mencionan la existencia de otros dos individuos a lo largo de la Sierra Norte de Puebla, correspondiente a la Sierra Madre Oriental. Posteriormente Galindo-Aguilar *et al.* (2016) registraron 12 individuos de *L. pardalis* en esta misma región.



Figura 1. Distribución actual de *Leopardus pardalis* en México. Recuperado de: SEMARNAT, 2018.

El ocelote se considera una especie importante en los trópicos de México, pues al ser un depredador, ejerce un efecto en la estructura del paisaje. Así, la pérdida de estos carnívoros medianos generaría un efecto en cascada sobre los niveles tróficos más bajos, afectando no sólo a las presas de que se alimenta, sino que también se tendrían efectos en la dinámica de la vegetación y del ecosistema en general (Gallo, 2022). Está presente en diferentes comunidades forestales, incluidos los hábitats de mosaico donde el bosque nativo ha sido reemplazado parcialmente por plantaciones forestales para aprovechamiento. Algunos estudios indican que los ocelotes prefieren áreas con dosel cerrado y evitan las grandes áreas abiertas (Anderson *et al.*, 2013; Martínez-Meyer *et al.*, 2006). Los registros de ocelotes a lo largo de su área de distribución en el neotrópico, coinciden con los hábitats estructuralmente cerrados de bosques tropicales y subtropicales y densos arbustos espinosos (Brown, 1989).

El ámbito hogareño del ocelote es, por lo general, mayor para los machos y su tamaño varía entre los diferentes ambientes que ocupa a lo largo de su área de distribución. En algunos estudios realizados en América Central y América del Sur,

para los machos adultos las estimaciones variaron entre 1.0 y 17.7 km², mientras que, para las hembras entre 0.7 y 10.0 km² (Ludlow y Sunquist, 1987). En México, observaron que los machos presentan ámbitos hogareños entre 11.3 y 15.1 km², en cambio, para las hembras estuvieron entre 6.4 y 8.5 km² (Caso, 1994). Los patrones de actividad tienen un alto grado de variabilidad, y aunque el ocelote es principalmente nocturno, en algunas áreas exhibe actividad diurna (Ludlow y Sunquist, 1987; Caso, 1994).

La densidad de población del ocelote varía considerablemente a lo largo de su distribución (de Oliveira *et al.*, 2010) y presenta una relación significativa con la latitud y la precipitación. La tasa de natalidad es 1:1, los subadultos ocupan el área natal hasta alcanzar la madurez sexual, y tardan varios meses en habitar el área permanente como adultos (Laak, 1991; Caso, 1994). Se estima que una hembra sólo puede tener una camada cada dos años. El período de gestación varía entre 79 y 82 días y aparentemente el apareamiento y los nacimientos pueden ocurrir en cualquier época del año (Sunquist y Sunquist, 2002).

Los ocelotes son depredadores oportunistas que consumen cualquier tipo de presa terrestre (Martínez, 1997). La dieta varía a lo largo de su distribución: las presas <100g son más frecuentes; sin embargo, las presas de tamaño mediano proporcionan una mayor biomasa (de Oliveira *et al.*, 2010). Esta dieta se compone principalmente de pequeños mamíferos, pero también incluye mamíferos medianos a grandes, reptiles, anfibios, aves, peces e insectos (Chinchilla, 1994; Crawshaw, 1995).

Antecedentes

El estudio de la conectividad del paisaje en la conservación se ha incrementado considerablemente, debido a las implicaciones de la conectividad del paisaje en conservación; además, permite una comprensión adecuada de los patrones y procesos del paisaje que involucran mejores prácticas de gestión del paisaje. Correa *et al.* (2016) realizaron un estudio basado en la revisión de 162 publicaciones del 2000 a 2013, evaluaron el estado y avances en la integración de la conectividad del paisaje en la identificación y planificación de áreas de conservación. Observaron un

incremento en el número de publicaciones relacionadas con la conectividad y la conservación, notaron que el análisis de rutas de menor costo fue el método más aplicado. Además, identificaron cuatro temas potenciales que se pueden integrar a proyectos de investigación: a) conectividad y cambio climático, b) contribución de la conectividad en estudios para la planificación de la restauración, c) conectividad y cobertura del suelo en la planificación del cambio de uso del suelo y d) contribución del análisis de la conectividad en la provisión de servicios ecosistémicos a través de paisajes.

En México, destacan algunos estudios de modelado de idoneidad de distintos grupos de animales, entre ellos el ocelote, como el realizado por Cacelin-Castillo *et al.* (2020) en el sur de la Sierra Madre Oriental y Sierra Negra de Puebla, donde indican la existencia de sitios prioritarios para la conservación de ocelotes en esta región. Ávila-Coria *et al.* (2019) analizaron la conectividad del hábitat forestal del *L. pardalis* en el área protegida “Sierra de Quila” y sus zonas adyacentes, en el estado de Jalisco. Observaron que esta área presenta una alta conectividad en comparación con sus áreas adyacentes, en las cuales disminuye la calidad de la conectividad del hábitat, debido a las actividades de uso de suelo intensivo como la agricultura. Galindo-Aguilar *et al.* (2019), estudiaron los cambios de uso del suelo y fragmentación de la vegetación primaria y sus efectos sobre el ocelote, en una zona clave para la conectividad de sus poblaciones. Observaron una tasa de cambio de -2.63% y -2.29% para la selva alta perennifolia y el bosque mesófilo de montaña, respectivamente. Obtuvieron registros de ocelote en zonas con valor de conectividad mayor a 10%. Señalan que es necesario mantener la conectividad del paisaje para la conservación de las poblaciones de *L. pardalis*.

Otros estudios relacionados con felinos como el de Pérez-Irineo *et al.* (2019), evaluaron la relación de la abundancia poblacional con la idoneidad ambiental y el nicho ecológico en cuatro especies de felinos silvestres de América, determinaron que existe una correlación positiva de la densidad de *Lynx rufus* con el índice de idoneidad; mientras que, la mayor densidad de *Panthera onca* está ubicada en regiones cercanas al centro del nicho. También observaron que las densidades

poblacionales de *L. pardalis* y de *Puma concolor* no mostraron resultados concluyentes para ninguna correlación. Ramírez-Reyes *et al.* (2016) evaluaron la conectividad funcional de jaguares en la reserva de la Biosfera Sierra Gorda, Querétaro, donde observaron que las áreas de hábitat mejor conectadas se localizan en la parte central-oriental de la reserva. Salazar *et al.* (2017) estudiaron el grado de conectividad de paisaje en la región de Puuc-Chenes, ubicada en el centro de la península de Yucatán, con base en los requerimientos de hábitat de *Panthera onca*, observaron que esta región presenta una conectividad estructural intermedia e identificaron corredores adecuados para la dispersión de la especie. Correa-Ayram *et al.* (2014) analizaron los cambios multitemporales de la conectividad del paisaje, con la finalidad de identificar posibles áreas de conservación en la cuenca del lago Cuitzeo. Modelaron la distribución de dos especies focales de mamíferos terrestres con capacidades de dispersión contrastantes, observaron que combinar el enfoque basado en grafos y el mapeo de flujo de corriente es útil y complementario, tanto en términos de estimación de corredores potenciales de dispersión, como en identificar áreas de dispersión de alta probabilidad. Resaltan que el análisis de conectividad del paisaje es una herramienta útil para la identificación de posibles áreas de conservación y para la planificación del paisaje local.

En la Sierra Norte de Puebla no se han realizado investigaciones específicas sobre la conectividad del hábitat de *L. pardalis*. Sin embargo, se encontraron estudios sobre ecología, ocurrencia y distribución geográfica de mamíferos terrestres presentes en el área de estudio. Silverio-Polo y Ramírez-Bravo (2014), realizaron una recopilación de información de la presencia de mamíferos medianos en dos zonas con diferente grado de perturbación en Rancho el Paraíso de vocación ganadera y en la Reserva Privada Tecomateno, que está destinada a la conservación de hábitat en el municipio de Cuetzalan, Puebla. Ramírez-Pulido *et al.* (2005), realizaron una recopilación de información que abarca la descripción, distribución geográfica, localidades de registro, hábitos alimenticios, reproducción y estatus de las poblaciones de las especies de mamíferos carnívoros que se presentan en el estado de Puebla. Ramírez-Bravo y Hernández-Santin (2016)

evaluaron la distribución y estatus de conservación de los mamíferos medianos del estado de Puebla; registraron que los carnívoros en la región son vulnerables a la presión de la caza, los conflictos entre humanos, y a una acelerada pérdida de hábitat.

Planteamiento del Problema

La Sierra Norte de Puebla presentó una pérdida y fragmentación del hábitat en un 30% entre los años de 1980 al 2000 (CONABIO, 2013), debido al incremento de la población humana y a la expansión agrícola, estas son dos de las principales amenazas para la conservación de los mamíferos terrestres en general y para los carnívoros en particular (Cossíos *et al.*, 2012). Además de la reducción del hábitat con condiciones adecuadas para ser utilizadas por los carnívoros, también se presenta disminución en la conectividad entre los fragmentos remanentes de vegetación natural, se incrementa el aislamiento y generalmente se encuentran rodeados de una matriz de uso antrópico con alta resistencia para el movimiento de muchas de las especies. Esta reducción de la conectividad entre las áreas de hábitat primario, e incluso secundario, presenta mayores efectos negativos que influye en la viabilidad de muchas de las poblaciones de mamíferos carnívoros y debido a la cual aumenta considerablemente su riesgo de extinción (Riojas-López *et al.*, 2019).

El caso particular de *L. pardalis*, que actualmente tiene dos subpoblaciones en peligro de extinción y de la cual una de éstas se encuentra en México (*L. pardalis sonoriensis*), es un mesopredador clave y tiene un rol ecológico importante no solo en la regulación de presas, sino que también determina las dinámicas de la comunidad de mesopredadores menores en el neotrópico (de Oliveira *et al.*, 2010; Vera, 2016). Por lo tanto, desarrollar un estudio que integre los patrones de distribución con el modelado de la conectividad funcional, permitirá comprender y predecir la disponibilidad de hábitats para *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla, en relación con la permeabilidad de la matriz del paisaje y proponer estrategias de manejo y conservación adecuadas.

Objetivo general

Analizar la conectividad funcional del hábitat de *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

Objetivos particulares

- Establecer la idoneidad del hábitat y resistencia del paisaje para *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.
- Examinar la conectividad funcional del hábitat de *L. pardalis* desde el enfoque de rutas de mínimo costo.
- Analizar la contribución de los fragmentos de hábitat de *L. pardalis* en la conectividad funcional de la Sierra Norte de Puebla.

Hipótesis

Debido al cambio de uso de suelo al que ha sido sometida la Sierra Norte de Puebla, la matriz del paisaje ejercerá un alto grado de resistencia que afecta a la conectividad funcional del área de estudio, incrementando la distancia de las rutas de mínimo costo. Además, los fragmentos de hábitat remanente de *L. pardalis* contribuirán poco al mantenimiento de la conectividad general del paisaje.

Zona de estudio

La Sierra Norte de Puebla (SNP) está limitada al norte y este por el estado de Veracruz, al sur por la región de los llanos de San Juan con los municipios de Libres y Tepeyahualco, al oeste por el estado de Hidalgo y al suroeste por el estado de Tlaxcala (INEGI, 2005) (Figura 2). Dentro del criterio geológico, la SNP forma parte de tres provincias morfotectónicas: Sierra Madre Oriental, el Eje Neovolcánico y la Llanura Costera del Golfo, la primera con el nombre de la Sierra Norte de Puebla, se introduce al territorio poblano por el noroeste, se descompone en las Sierras de Zacapoaxtla, Huauchinango, Teziutlán, Tetela de Ocampo, Chignahuapan y Zacatlán, presenta altitudes de 4,282 msnm. La elevación de la región muestra un amplio gradiente que varía entre los 0 y los 3400 msnm. Las rocas que forman la

Sierra Norte, son principalmente caliza, pizarra y caliza intercalada de lutita y arenisca, casi todas del Mesozoico (Silvero y Ramirez-Bravo, 2014).

Los marcados cambios de altitud dan una amplia diversidad de climas debido a su diversidad geomorfológica, dominando los climas templados que cubren la mayor parte del territorio, seguidos de los climas cálidos y semicálidos (Conabio, 2011). Las temperaturas están modificadas por la altitud, las áreas menores a 1000 msnm presentan temperaturas promedio de 24 °C o más; mientras que, las áreas situadas por arriba de los 4000 msnm tienen temperaturas medias anuales entre 2°C y 4 °C.

Respecto a su hidrografía, la SNP cuenta con seis cuencas: Cuenca del río Tuxpan, Cuenca del río Cazones, Cuenca del río Nautla, Cuenca del río Tecolutla, Cuenca del río Moctezuma y Región Pánuco. Las condiciones ecológicas contrastantes en el estado favorecen el mosaico edáfico variado con una diversidad de 21 unidades de suelo (leptosoles, regosoles, pheozems, andosoles y otros), la clase textural media predomina con un 65%, posteriormente con el 20.5% la textura gruesa y por último la textura fina con el 12.9% (IUSS, 2007).

Tipos de vegetación

La cubierta vegetal se refiere al conjunto de especies que tienen determinadas formas de vida o también a la agrupación de especies que por sus requerimientos y tolerancias ambientales tienen características comunes (por ejemplo, en su fisonomía, tamaño y desarrollo) (Neyra-González y Durand-Smith, 1998). De acuerdo al mapa de uso de suelo y vegetación de INEGI serie VI (2016) en la zona de estudio se presentan 42 tipos de cobertura, de los cuales Guerrero (2022) los agrupó con base en características generales en 12 coberturas: agricultura, agroforestal, asentamientos humanos, bosque de coníferas, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque mesófilo, cuerpo de agua, zona desprovista de vegetación, pastizal inducido, selva baja caducifolia y vegetación secundaria.

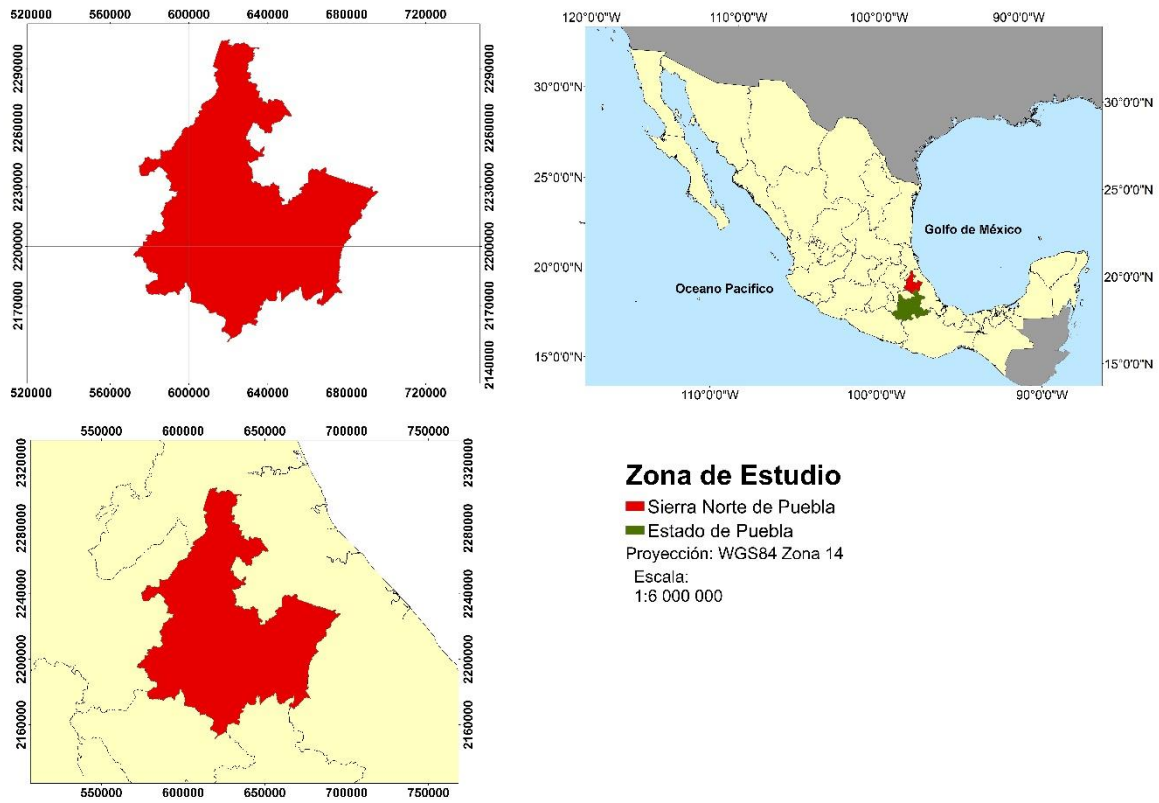


Figura 2. Ubicación de la zona de estudio que corresponde a la Sierra Norte de Puebla, México.

Método

Clasificación de la imagen de satélite

Los datos de vegetación y uso de suelo se integraron y analizaron mediante imágenes Landsat (TM+, enero de 2003), obtenidas de Global Land Cover Facility. La información de apoyo consistió en un modelo de elevación digital, generado a partir de curvas de nivel cada 20 metros, obtenidas del Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI] (2016). Además, se utilizaron mapas de uso del suelo y vegetación escala 1:250 000, serie III, (INEGI, 2005).

Se realizó una clasificación supervisada de la imagen de satélite, con la finalidad de obtener la información espectral de las coberturas. En la clasificación supervisada se utilizó la estimación de máxima verosimilitud, para ayudar en la clasificación de firmas superpuestas. En la clasificación de las coberturas, la evaluación consistió en 300 puntos de verificación obtenidos de los mapas de uso del suelo y vegetación escala 1:250 000, serie III, (INEGI, 2005). Se emplearon los sistemas de clasificación de INEGI (1993) para la conformación de la leyenda de las coberturas de uso de suelo y vegetación. El procesamiento digital se realizó en el software QGIS Versión 3.22.9.

Modelo de idoneidad del hábitat

La idoneidad de hábitat de *L. pardalis*, se determinó mediante modelos de distribución potencial, debido a que éstos permiten identificar áreas o fragmentos con alta probabilidad de presencia de la especie. En la elaboración de estos modelos se consideraron los requerimientos bióticos y abióticos mínimos de *L. pardalis* (Pascual-Hortal y Saura, 2008). Se delimitó el área de estudio con base en mapas topográficos escala 1: 250 000, el mapa de división política municipal y estatal escala 1: 250 000 (INEGI, 2019), obtenidos del portal de geoinformación de la Conabio.

Los registros de *L. pardalis* se obtuvieron tanto del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de CONABIO, de Global Biodiversity Information Facility (GBIF) y de la base de datos: "Neotropical Carnivores: A data set on carnivore distribution in the Neotropics" (Nagy-Reis *et al.*,2020). En el modelo se consideraron 19 variables bioclimáticas obtenidas de World Clim (Hijmans *et al.* 2005), las cuales se muestran en el cuadro 1:

Cuadro 1. Descripción de las 19 variables bioclimáticas utilizadas para generar el modelo de distribución potencial de *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla, México.

ID	Parámetro	
BIO1	Temperatura media anual	°C
BIO2	Intervalo diurno medio (media mensual (temperatura máxima - temperatura mínima))	°C
BIO3	Isotermia (BIO2/BIO7)(×100)	°C
BIO4	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar ×100)	°C
BIO5	Temperatura máxima del mes más cálido	°C
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío	°C
BIO7	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)	°C
BIO8	Temperatura media del trimestre más húmedo	°C
BIO9	Temperatura media del trimestre más seco	°C
BIO10	Temperatura media del trimestre más cálido	°C
BIO11	Temperatura media del trimestre más frío	°C
BIO12	Precipitación anual	mm
BIO13	Precipitación del mes más húmedo	mm
BIO14	Precipitación del mes más seco	mm
BIO15	Estacionalidad de precipitación (coeficiente de variación)	mm
BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo	mm
BIO17	Precipitación del trimestre más seco	mm
BIO18	Precipitación del trimestre más cálido	mm
BIO19	Precipitación del trimestre más frío	mm

Uso del software y validación de modelos

La información obtenida de las bases de datos (registros de ocurrencia de la especie focal) fue procesada en el software Wallace 1.0.6.1 (plataforma basada en R; Kass

et al., 2018). Los datos de presencia de *L. pardalis* fueron depurados, para ello, se eliminaron los datos de distribución ubicados fuera del rango de distribución de la zona de estudio. La región geográfica utilizada en el modelo fue definida por un polígono convexo mínimo, con un búfer de 0.5 ° y una muestra de 1000 puntos de fondo. Para evaluar la consistencia de los modelos, en cuanto a su capacidad de discriminar entre los datos de entrada (presencias y ausencias o pseudoausencias) y datos independientes de contraste, se implementó un análisis de validación cruzada de K iteraciones con un bloque k = 4 (Cruzet al., 2021).

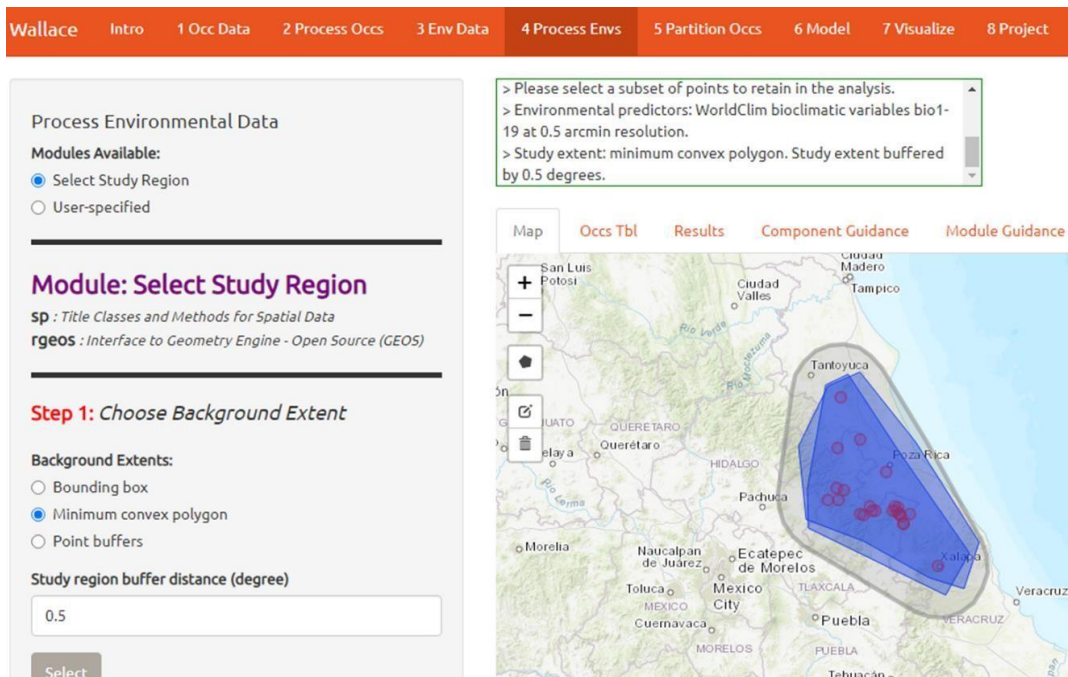


Figura 3. Polígono convexo y datos de entrada en el software Wallace 1.0.6.1 Recuperado de Kass et al. (2018).

El modelo resultante (el más parsimonioso) se clasificó, debido a que estos son proyecciones continuas en las cuales cada pixel posee un valor determinado de idoneidad, y se aplicó un umbral de corte para generar una predicción binaria de presencia/ausencia de *L. pardalis*. Usando como valor de umbral el “10 percentil *training presence*” (Cruz-Cárdenas et al., 2014); dicho valor se determinó en función de los registros de presencia de la especie, y fue el valor mínimo en el cual 90% de las presencias quedan dentro del área predicha (con una tasa de omisión del 10%).

Se utilizó este umbral considerando la posibilidad de errores en el proceso de armado y filtrado de la base de datos y georreferenciación de los registros. La idoneidad de cada modelo fue verificada, mediante el valor más alto debajo del área de la curva (AUC promedio de la prueba) y la tasa de omisión más baja (promedio o MTP) (Fernández-Ruiz y Estrada-Peña, 2021; Cruz *et al.*, 2021; Kass *et al.*, 2021).

Selección de los fragmentos de hábitat

Se elaboraron mapas de fragmentos de hábitat de *L. pardalis*, mediante la información obtenida de los modelos de idoneidad del hábitat, reclasificado de 0 a 100, y los mapas de coberturas, reclasificado en tres categorías de acuerdo a la calidad de hábitat: Hábitat, Matriz Hospitalaria, Matriz Inhóspita, según el método propuesto por Tischendorf *et al.* (2003), Rayfield *et al.* (2010) y Correa-Ayram *et al.* (2014). Además, se integraron las capas de pendiente, elevación, distancia de las carreteras, distancia de asentamientos humanos y densidad de carreteras. A cada variable se le asignó un valor de 0 a 100 con base en la información disponible para la especie focal, derivado del método propuesto por Correa-Ayram *et al.* (2014). En este sentido, valores cercanos a 100 significan que son áreas más adecuadas en cuanto a calidad de hábitat para *L. pardalis* y viceversa. Se consideró que, en las coberturas de vegetación, valores altos indican mayor probabilidad de supervivencia; para el hábitat potencial mayor probabilidad de ocurrencia de la especie y mayor calidad de hábitat (Pascual Hortal y Saura, 2008). En cuanto a la elevación, los intervalos de aptitud en los que la especie puede estar o no estar y para la pendiente, dificultad al movimiento. Asimismo, para el grupo de variables catalogadas como disturbios, valores altos corresponden a una mayor capacidad de la especie focal de adaptación y tolerancia a las características antrópicas.

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

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

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

Los valores de los mapas resultantes se dividieron en cuartiles, el intervalo inferior se clasificó como hábitat deficiente, el intervalo siguiente como subóptimo y el intervalo superior como hábitat óptimo (López, 2010). Para la definición de los fragmentos de hábitat finales se seleccionaron solo los de categoría óptima y se generó un nuevo mapa de tipo binario (Óptimo-No óptimo), con ayuda del software GUIDOS (Vogt *et al.*, 2007) con la finalidad de extraer solo los fragmentos de hábitat óptimo mayores 2000 ha para *L. pardalis*.

Valoración del grado de resistencia del paisaje

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

Rutas de mínimo costo

Se determinaron las rutas de mínimo costo que enlazan los fragmentos de hábitat previamente seleccionados. Las rutas de mínimo costo corresponden a un método

utilizado para medir distancias efectivas entre parches de hábitat teniendo en cuenta la capacidad de dispersión entre ellos. Este modelo requiere dos tipos de información: una capa de resistencia o fricción que indica el grado de facilidad o dificultad para que un organismo se movilice a través de un área y una capa con fragmentos de hábitat entre los cuales se mide la conectividad (Theobald, 2005). Para el cálculo de los corredores potenciales con base en las rutas de mínimo costo y su posterior normalización se utilizó la herramienta *Linkage Mapper* (McRae y Kavanag, 2011). Se calculó la relación de distancia ponderada por costo a lo largo de cada corredor potencial modelado (*cwdToPathratio*) (WHCWG 2010) para evaluar su movilidad potencial. Este índice cuantifica la resistencia media a la movilidad de la especie focal, encontrada a lo largo de la ruta óptima entre un par de fragmentos de hábitat. El índice se calculó con *Linkage Mapper* (McRae y Kavanagh 2011), utilizando la relación entre la distancia de costo y la longitud de la ruta de mínimo costo en cada corredor generado.

Índices de conectividad

Con la finalidad de evaluar la conectividad del paisaje, se utilizaron los índices de conectividad propuestos por Saura y Torné (2009). Los índices empleados fueron:

- Número de enlaces (NL). A medida que un paisaje está más conectado, presentará una gran cantidad total de enlaces o conexión entre nodos de hábitat en el paisaje).
- Número de componentes (NC). Un componente es un conjunto de nodos en el que existe una ruta entre cada par de nodos, un nodo aislado o parches se convierten en un componente. Se pueden obtener valores de dNC tanto negativos como positivos, ya que algunos tipos de pérdida de hábitat son interpretados por este índice como una mejora de la conectividad. Cuanto menor dNC (más negativo) más importante es ese nodo para la conectividad del paisaje según este índice, ya sea para mantenerlo (nodos ya existentes en el paisaje) o para mejorarlo (nodos a agregar) (Pascual-Hortal y Saura 2006).
- Índice de conectividad integral (IIC). Considera intervalos de 0 a 100. Este

valor se incrementa con la mejora de la conectividad, es decir, IIC = 100 en el caso hipotético de que todo el paisaje este ocupado por el hábitat de la especie focal.

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

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

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

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

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

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

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

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

Los fragmentos de hábitat viable más importantes para mantener la conectividad del paisaje, se identificaron con los índices IIC y PC a nivel individual (Pascual-Hortal y Saura, 2006; Saura y Pascual-Hortal, 2007; Saura y Torné, 2009). Los resultados de IIC se dividieron en cinco categorías: importancia para la conectividad muy alta, alta, media, baja y muy baja, con base en el método de cortes naturales (*natural breaks*). Este tipo de clasificación identifica los intervalos buscando agrupamientos y patrones inherentes a los datos minimizando la variación dentro de cada categoría. Los datos fueron ordenados de menor a mayor y son divididos en clases cuyos límites se sitúan dónde están los mayores cortes (Moreno-Jiménez, 2006).

Se consideraron como fragmentos de interés sólo aquellos de muy alta importancia para la conectividad. En estos fragmentos se evaluó si favorecen la conectividad del paisaje por el área que tienen, por el flujo potencial que pueden mover debido a su área y a sus relaciones topológicas, o por su función como conectores y posibles elementos de un corredor (Saura y Rubio, 2010). La cuantificación de los índices de conectividad se realizará con el programa Conefor Sensinode 2.2 (Saura y Pascual-Hortal, 2007; Saura y Torné, 2009).

Resultados

Se obtuvieron 17 registros de *L. pardalis* para la zona de estudio. Los registros del ocelote en la Sierra Norte de Puebla se encontraron principalmente en los municipios de Hueytamalco (6), Hueytlalpan (2) y Xicotepec (2). Éstos fueron localizados en vegetación tropical (selva alta subperennifolia y bosque mesófilo de montaña 40%), pastizales (5%), áreas agrícolas (50%) y área urbana (5%) (Figura 4). En cuanto a las áreas de importancia para la conservación, en la zona de estudio se localizan dos Regiones Terrestres Prioritarias (RTP). En la RTP Cuetzalan se cuantificaron nueve registros y en la de Bosques Mesófilos de la Sierra Madre Oriental cuatro registros (Figura 5).

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

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

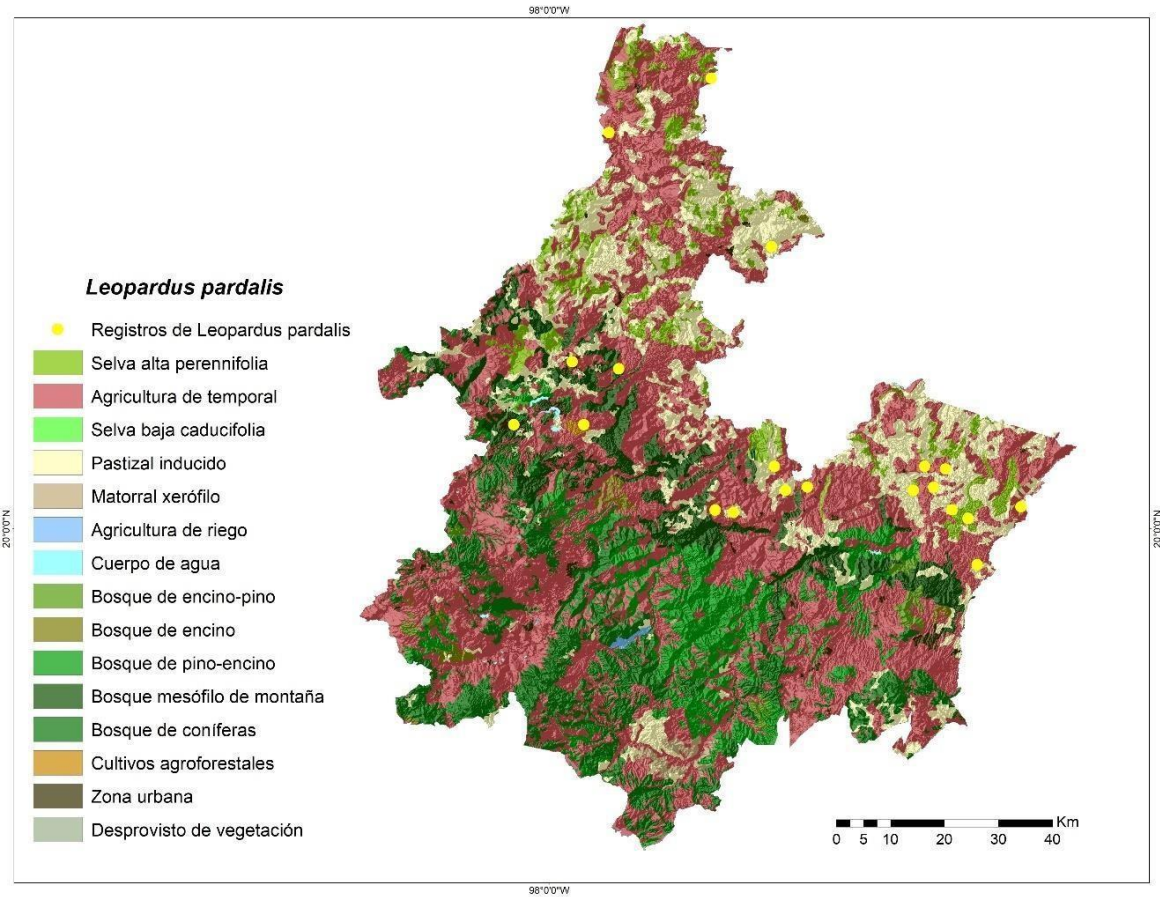


Figura 4. Registros de *Leopardus pardalis* en los tipos de vegetación y usos de suelo localizados en la Sierra Norte de Puebla. Los puntos amarillos indican los registros de la especie.

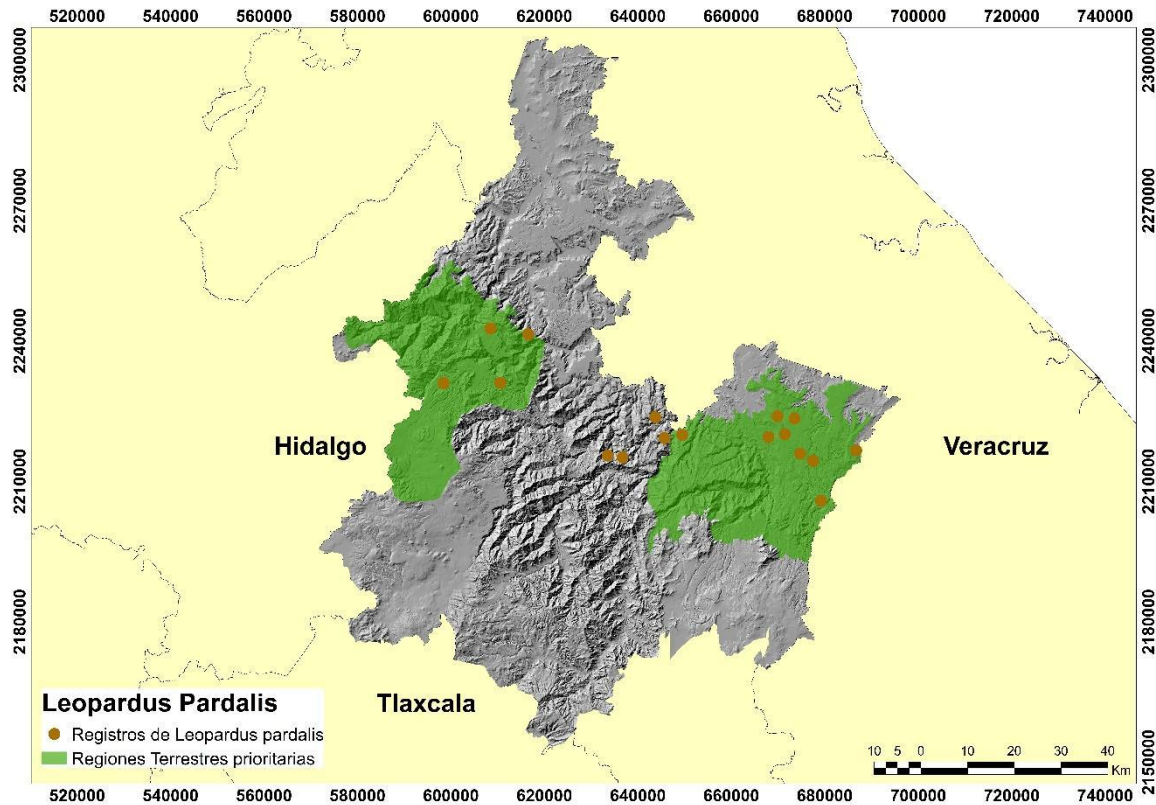


Figura 5. Registros de *Leopardus pardalis* en las Regiones Terrestres Prioritarias (polígonos en verde) localizadas en la Sierra Norte de Puebla. Los puntos cafés indican la presencia de la especie.

Distribución Potencial

Se obtuvo un modelo de distribución potencial con las variables de Worldclim seleccionadas y los puntos de presencia de *L. pardalis*. El modelo seleccionado generó un mapa donde se indica la distribución potencial que se establece con valores de 0 a 1, los números próximos a 0 se consideran áreas de baja probabilidad para que habite la especie; mientras que, los más cercanos a 1 indican áreas idóneas para la especie (Figura 6).

El AUC de entrenamiento promedio calculado para el modelo de distribución potencial de *L. pardalis* fue de 0.87 ($\pm 0,009$), lo que indica un buen modelo. Las variables que determinaron la distribución del potencial del ocelote fueron la precipitación (mes más seco, trimestre más seco y trimestre más cálido),

estacionalidad de la temperatura, rango anual de temperatura y temperatura media del trimestre más seco. En conjunto, estas variables explican el 100% de la varianza en la distribución del ocelote. La implicación de las variables predictivas con respecto a la distribución del ocelote en la Sierra Norte de Puebla, se reflejó en los fragmentos preservados para la distribución de la especie (Figura 6).

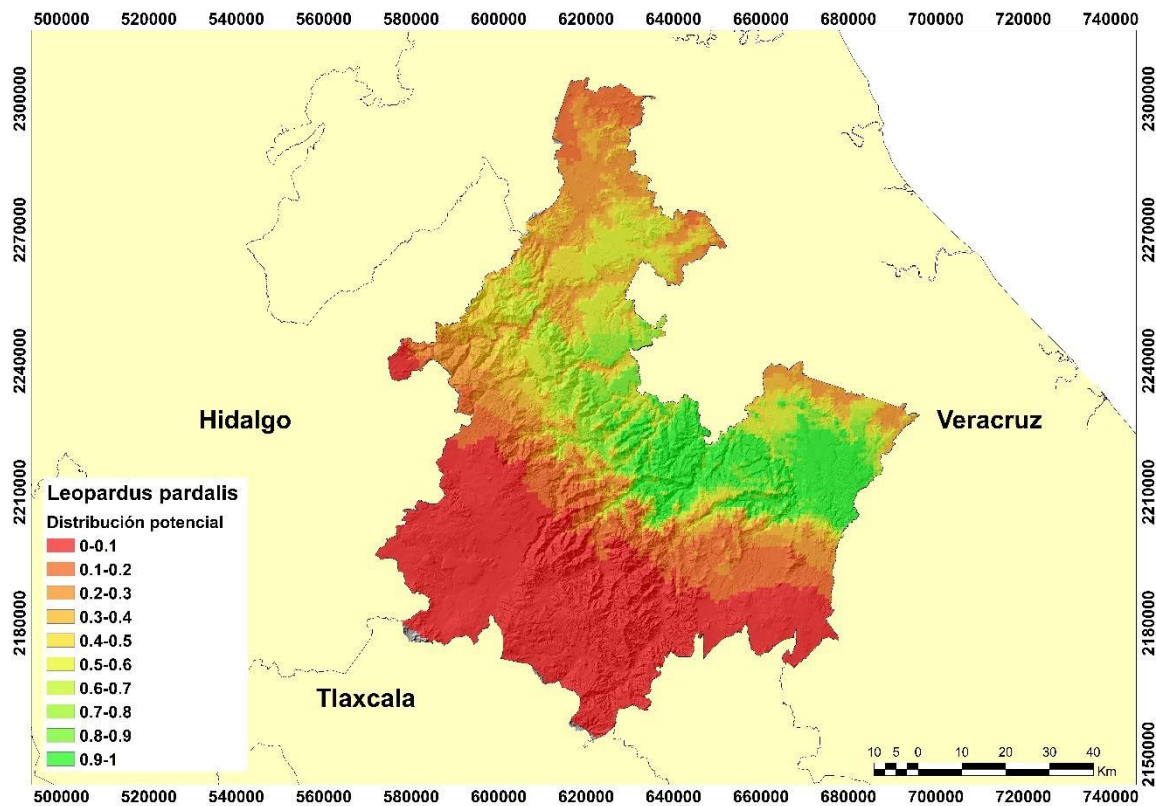


Figura 6. Distribución potencial de *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla, México. Los valores próximos a 0 se consideran áreas de baja probabilidad para que habite el taxón (representado en color rojo), mientras que los más cercanos a 1 indican áreas idóneas para la presencia de la especie (color verde).

El modelo de distribución potencial (> a un 50% de probabilidad de presencia) indica 1 337.3 km² (15.7% de superficie total de la zona de estudio) de hábitat con las condiciones para la presencia del ocelote (condiciones climáticas, cobertura vegetal densa y suficientes fuentes de agua). El modelo predice áreas donde se registró la especie, como las subprovincias Chiconquiaco y Carso Huasteco,

también muestra zonas con distribución potencial en las cuales no existen registros para la especie como en la subprovincia Lagos y Volcanes de Anáhuac. También muestra áreas potenciales dentro de las Regiones Terrestres Prioritarias Bosques Mesófilos de la Sierra Madre Oriental y Cuetzalan (Figura 7).

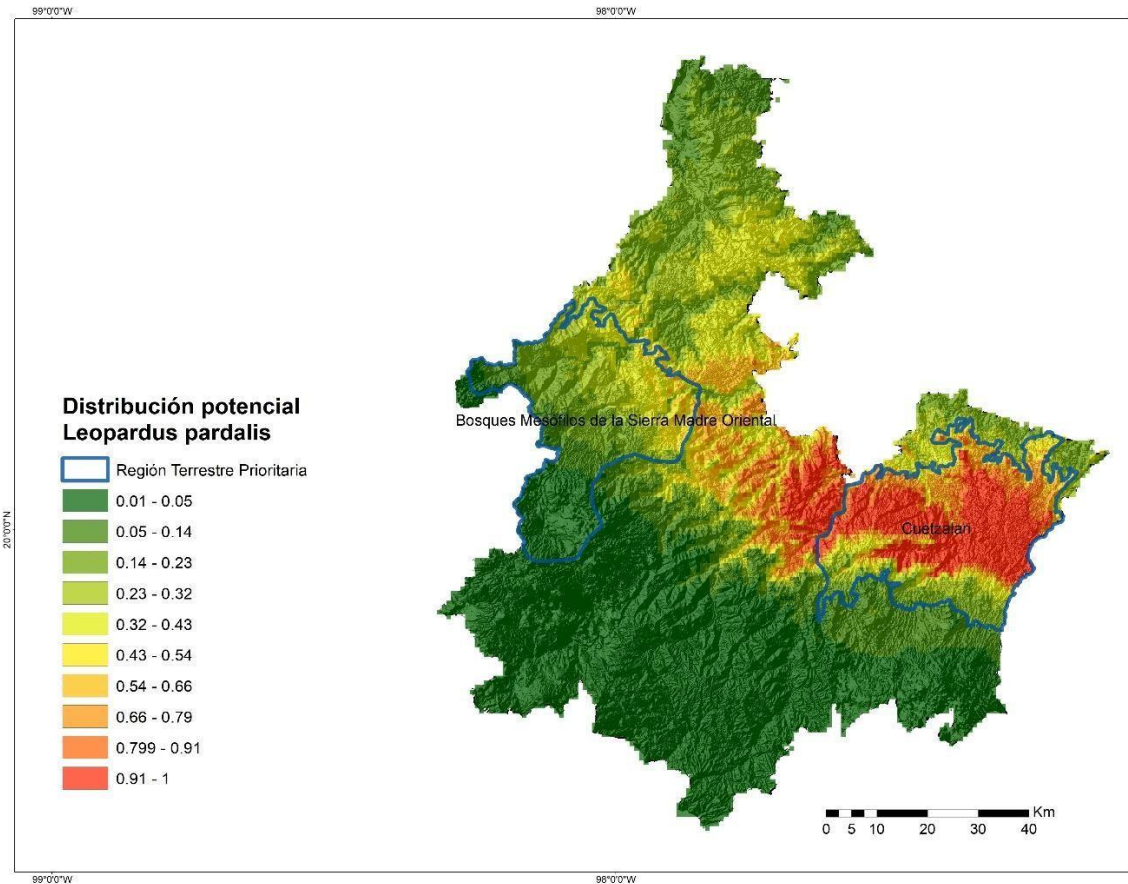


Figura 7. Áreas de distribución potencial de *Leopardus pardalis* en las Regiones Terrestres Prioritarias, localizadas en la Sierra Norte de Puebla. Los polígonos azules indican los límites establecidos para la RTP.

Selección de fragmentos de hábitat

Reclasificación de los mapas de cobertura

En el cuadro 3 se presenta la clasificación utilizada para elaborar los mapas de las coberturas en la zona de estudio para *L. pardalis*. Se asignó la categoría correspondiente a cada polígono para reclasificarlo de acuerdo a los siguientes valores: de 0 a 39 se consideraron como Matriz Inhospita. De 40 a 79 como Matriz Hospitalaria, de 80 a 100 como Hábitat, con estos valores se obtuvo un mapa de salida de la calidad del hábitat de *L. pardalis* (Figura 8).

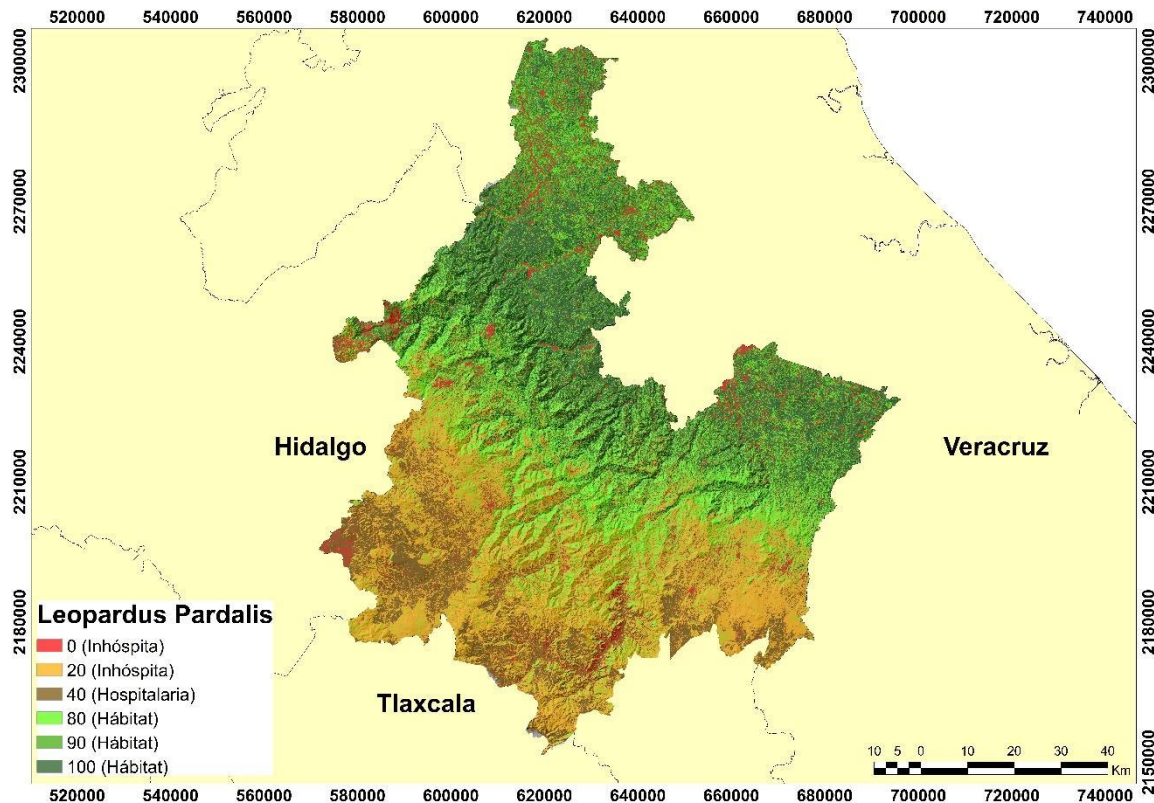


Figura 8. Preferencias de hábitat de *Leopardus pardalis* clasificado en tres categorías de acuerdo a la calidad Hábitat, Matriz Hospitalario, Matriz Inhospita.

Al reclasificar las coberturas para *L. pardalis*, se agruparon las coberturas de asentamientos humanos, bosque de pino y bosque de coníferas se clasificaron como inhospitas. Las coberturas de origen antrópico como los pastizales inducidos,

cultivos y plantaciones forestales se clasificaron como hospitalarias; mientras que, las coberturas de selva alta subperennifolia, bosque mesófilo de montaña, bosque de encino-pino y cultivos agroforestales, se clasificaron como hábitat.

Cuadro 3. Valores de aptitud de los tipos de cobertura para la selección de fragmentos de hábitat de *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

Tipo de coberturas	Preferencias de hábitat	Categoría (Modificado de Correa-Ayram,2016)
Agricultura	40	Hospitalaria
Asentamientos humanos	0	Inhospito
Pastizal inducido	40	Hospitalaria
Cultivos agroforestales	80	Hábitat
Bosque de encino	80	Hábitat
Bosque de pino-encino	20	Inhospito
Bosque de encino-pino	20	Inhospito
Cuerpos de agua	0	Inhospito
Bosque de coníferas	20	Inhospito
Bosque mesófilo de montaña	90	Hábitat
Salva alta subperennifolia	100	Hábitat

Estimación de la aptitud de hábitat

En el cuadro 4 se presenta la clasificación utilizada para elaborar los mapas de aptitud de hábitat de *L. pardalis* la especie, la correspondiente categoría (0 a 100) se asignó a cada variable para reclasificarlo y obtener el mapa de salida de aptitud de hábitat (Figura 9).

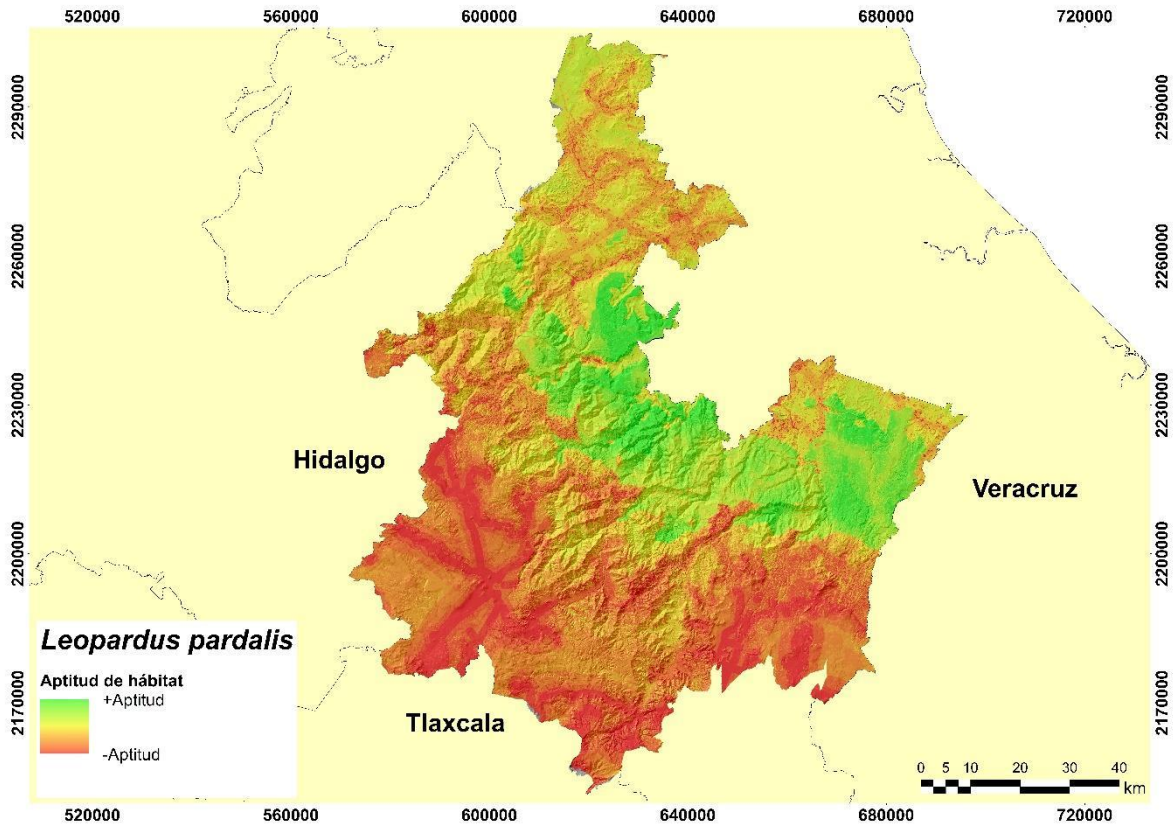


Figura 9. Intervalo de aptitud de hábitat de *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

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

Se valoró como el mejor hábitat a partir de los 1000 m de proximidad a carreteras y fue valorado como tolerante a la cercanía a las carreteras. Por otro lado, en la variable de densidad de carreteras el ocelote presentó la mejor aptitud en el primer intervalo entre 0.0 a 0.01 carretera/km², y disminuye gradualmente a medida que la densidad de carreteras aumenta. En cuanto a la variable altitud se

calificó con la mejor aptitud valores de 0 a 2000 m. Sin embargo, en altitudes mayores de 2000 m presentó valores iguales a 0 de aptitud. La variable pendiente no presentó ninguna influencia sobre la aptitud de hábitat en ocelote, todos los intervalos de pendiente se calificaron como la mejor aptitud de hábitat. En cuanto a la distancia a poblados, el ocelote se calificó con valores más bajos de aptitud entre 500 m a 2000 m de distancia a los poblados (Cuadro 4).

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

Aptitud de hábitat		Aptitud de hábitat	
Características del paisaje		Características del paisaje	
Distancia a carreteras		<u>Altitud</u>	
0-200m	50	0-500m	100
200-500m	60	500-1000m	100
500-1000m	70	1000-1500m	100
1000-1500m	100	1500-2000m	100
1500-2000m	100	2000-2500m	30
≥2000m	100	2500-3000m	0
Distancia a poblados		3000-3500m	0
0-200m	50	≥3500m	0
200-500m	80	<u>Pendiente (grados)</u>	
500-1000m	90	0-10	100
1000-1500m	100	10-20	100
1500-2000m	100	20-30	100
≥2000m	100	30-40	98
Densidad de carreteras		≥40	92
0.0-0.1km/km ²	100		

0.1- 0.05km/km ²	80
0.05- 0.1km/km ²	70
0.1-0.5km/km ²	50
0.5-1km/km ²	30
1km/km ²	10

Valoración del grado de resistencia del paisaje

Se reclasificaron las variables en función del grado de resistencia en un intervalo de 0 a 100. En este estudio se consideró que un valor próximo a 100 correspondió a mayor dificultad de movilidad de la especie en paisaje (alta resistencia) y un valor cercano a cero, menor dificultad de movimiento (baja resistencia). Con estos valores se obtuvo un mapa de resistencia del paisaje para *L. pardalis* (Figura 10).

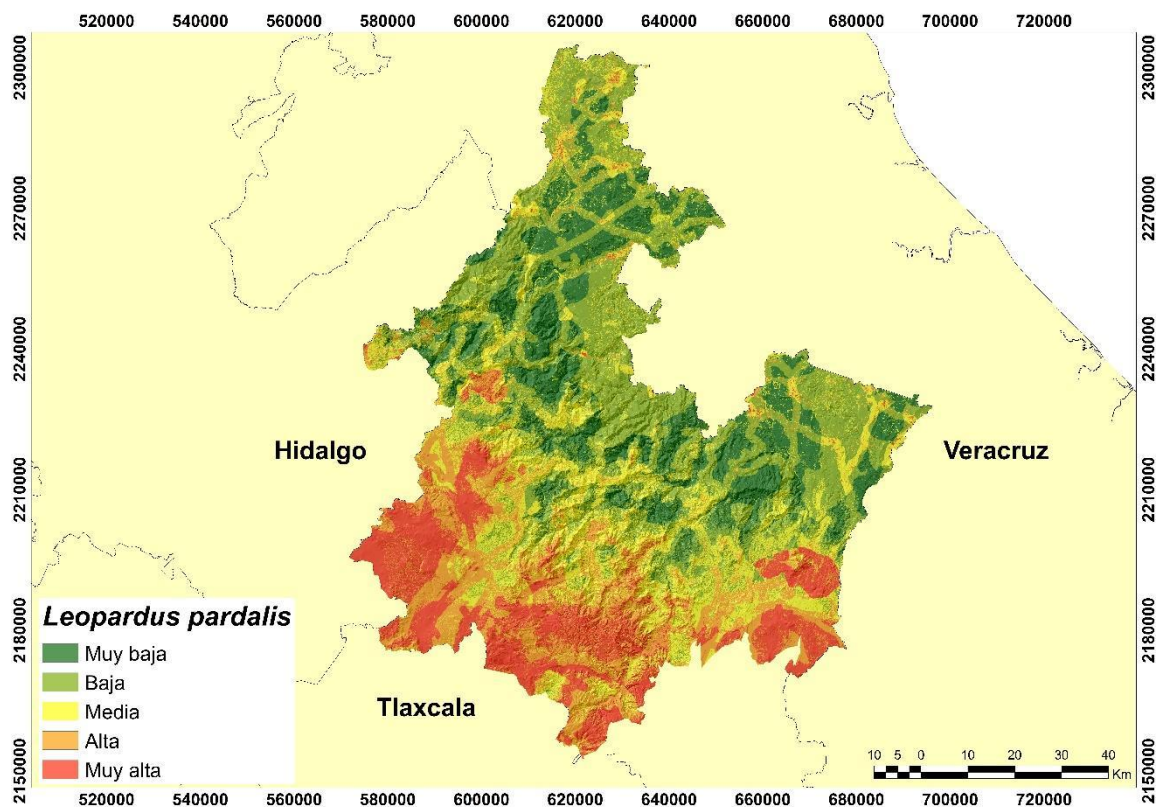


Figura 10. Distribución de la resistencia del paisaje para *Leopardus pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

La matriz del paisaje presentó valores altos de resistencia para *L. pardalis*, los valores más altos de resistencia corresponden a las carreteras pavimentadas de 4 carriles y asentamientos humanos. Los asentamientos humanos y cuerpos de agua también fueron valorados como coberturas de alta resistencia a la movilidad. Las coberturas vegetales valoradas con mayor resistencia fueron el pastizal inducido, agricultura, bosque de coníferas y bosque de pino-encino, le siguen el bosque de encino y encino-pino. Por otro lado, la densidad de carreteras es una variable que presenta valores altos de resistencia, se observó que los valores de 10 km de carretera por km^2 presentó una alta resistencia para *L. pardalis* (resistencia=91).

Además, la distancia a carreteras fue valorada con un puntaje alto de resistencia; entre más cerca esté de ellas (74 y 67 para distancias entre 0 y 200 metros respectivamente) mayor resistencia al movimiento de la especie estudiada. De igual forma sucedió con la distancia a poblados, entre más cerca se esté a un asentamiento humano mayor resistencia en la movilidad, aunque, la altitud y la pendiente no presentaron valores altos de resistencia. No obstante, la mayor resistencia se da en intervalos altitudinales mayores a 2500 m.

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

Características del paisaje		Características del paisaje	
Tipo de cobertura		Tipo de cobertura	
Agricultura	54	Elevación	
Cultivo agroforestal	19	0-500 m	2
Asentamientos humanos	96	500-1000 m	8
Bosque de coníferas	63	1000-1500 m	16
Bosque de encino	19	1500-2000 m	28
Bosque de pino-encino	63	2000-2500 m	56
Bosque de encino-pino	34	2500-3000 m	86
Cuerpo de agua	90	3000-3500 m	93

Bosque mesófilo de montaña	5	≥3500 m	100
Pastizal inducido	54	Pendiente (grados)	
Selva subperennifolia	2	0-10	0
		10-20	0
Distancia a carreteras		20-30	0
0-200 m	74	30-40	2
200-500 m	57	≥40	8
500-1000 m	38	Densidad de carreteras	
1000-1500 m	24	0.0-0.1km/km²	4
1500-2000 m	15	0.1-1km/km²	19
≥2000 m	12	1-5 km/km²	36
Distancia a Poblados		5-10 km/km²	62
0-199 m	74	≥10km/km²	91
200-499 m	58	Densidad Poblacional (Hab/km²)	
500-999 m	38	0-10	2
1000-1499 m	18	11-25	17
1500-1999 m	7	26-50	32
≥2000 m	0	51-100	54
		101-500	76
		501-1000	90

Fragmentos de hábitat

Los fragmentos clasificados como óptimos que no cumplieron con el tamaño mínimo de área mayor a 300 ha para la especie, fueron reclasificados como subóptimos y se catalogaron como fragmentos de paso en el modelo de conectividad funcional. En la figura 11 se presentan los fragmentos de hábitat de *L. pardalis* obtenidos, clasificados en deficiente (sin hábitat), hábitat subóptimo y hábitat óptimo. El área ocupada por el hábitat óptimo (año 2003) para *L. pardalis* fue de 209 547 ha (24%), el subóptimo de 500 282 ha (59%) y deficiente 137 546 ha (16.23%).

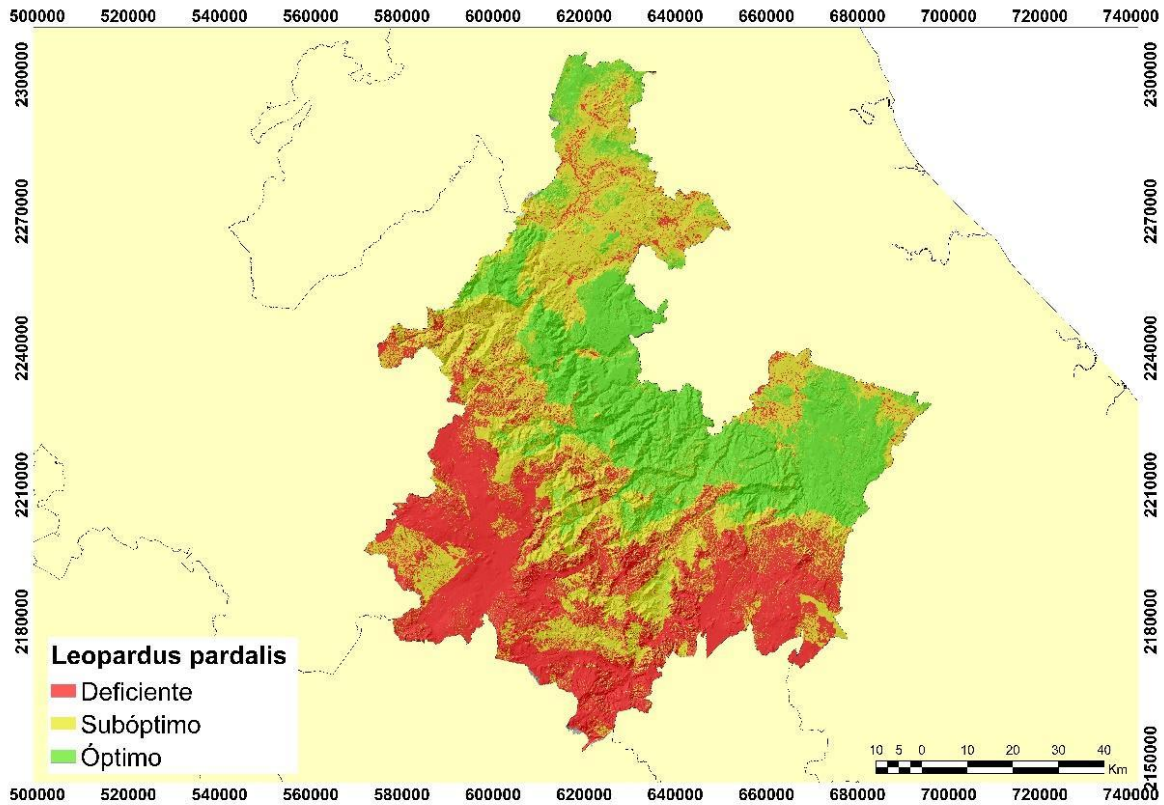


Figura 11. Fragmentos de hábitat óptimo, subóptimo y deficiente para *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

En los fragmentos de hábitat, incluido en la categoría de hábitat óptimo de *L. pardalis*, se identificaron fragmentos de hábitat óptimo que se encuentran fuera de la zona de estudio, mismos que fueron considerados en el modelo de conectividad, esto con el fin de obtener un análisis más completo y continuo, ya que por su distribución natural se reconoce que la extensión de hábitat se extiende más allá de los límites políticos (Figura 12), los cuales corresponden a 41 fragmentos de hábitat con una superficie mayor a 2000 ha.

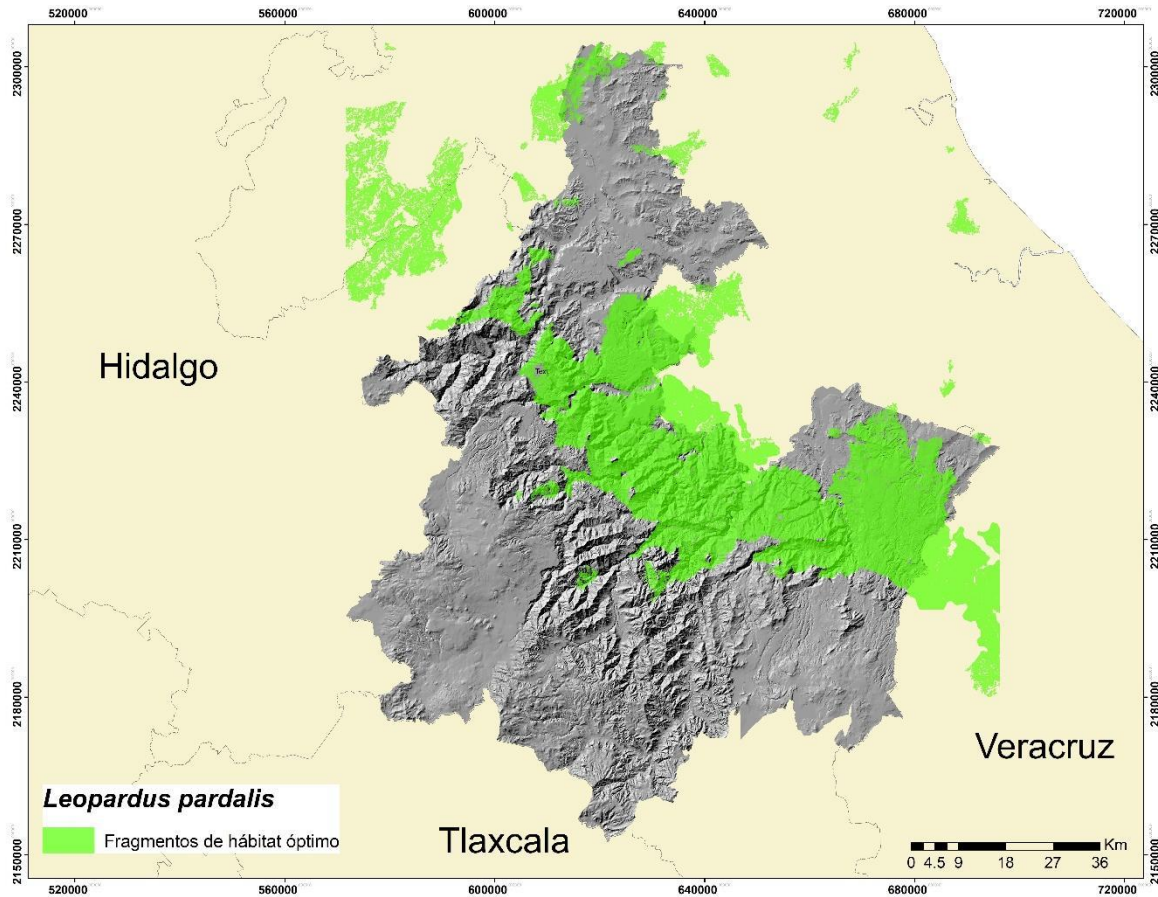


Figura 12. Distribución de los fragmentos de hábitat óptimo de *L. pardalis* mayores a 2000 ha en la Sierra Norte de Puebla durante el año 2003.

Corredores potenciales

Los corredores potenciales de *L. pardalis* se distribuyen en la parte central de la zona de estudio. Se obtuvieron 92 enlaces que conectan 41 fragmentos de hábitat, con longitudes de 42 m hasta 46.39 km, con un promedio de extensión de 10.36 km, que en total suman 954.08 km de rutas de mínimo costo. El intervalo de distancia euclidiana presentó valores de 0.019 km hasta 43.17 km, en cambio, el intervalo de distancia costo fue de 4.9 a 10 079 km y el promedio de la distancia euclidiana fue de 9.42 km; mientras que, la distancia media de costo fue 1 600 km. Para *L. pardalis* el valor obtenido de la relación de la distancia de costo con longitud de las rutas de

mínimo costo (cwdToPathratio), fue alto e indica que las rutas de mínimo costo en general se localizan en áreas con una alta resistencia del paisaje (Cuadro 6).

Cuadro 6. Número de enlaces, intervalos de distancia euclidiana y distancia de costo, longitud promedio de las rutas de mínimo costo (RMC) y relación de la distancia de costo con la longitud de las rutas de mínimo costo (cwdtopathratio), para *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

Especie	Enlaces	Número de fragmentos de hábitat	Intervalo distancia euclideana (km)	Distancia euclidiana Promedio (km) (±E.E)	Intervalo distancia costo (km)	Distancia media (cost) (km) (±E.E)	Longitud (RCM) Media (km) (±E.E)	cwdToPathRatio promedio(LCP;km) (±E.E.)
<i>L. pardalis</i>	92	41	0.019 – 43.17	9.42 (±9.12213)	4.9 – 10079.50	1600.18 (±1734.150)	10.36 (±10.067)	148 (±0.0247)

En la figura 13 se muestran los corredores potenciales que permiten la movilidad a menor costo para *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla. Además, se observó la distribución del costo acumulado del movimiento entre los fragmentos de hábitat óptimo y las rutas de mínimo costo normalizada, resultado de la suma de la distancia costo desde el fragmento A y el fragmento B, menos la distancia de costo de la ruta más corta entre A y B.

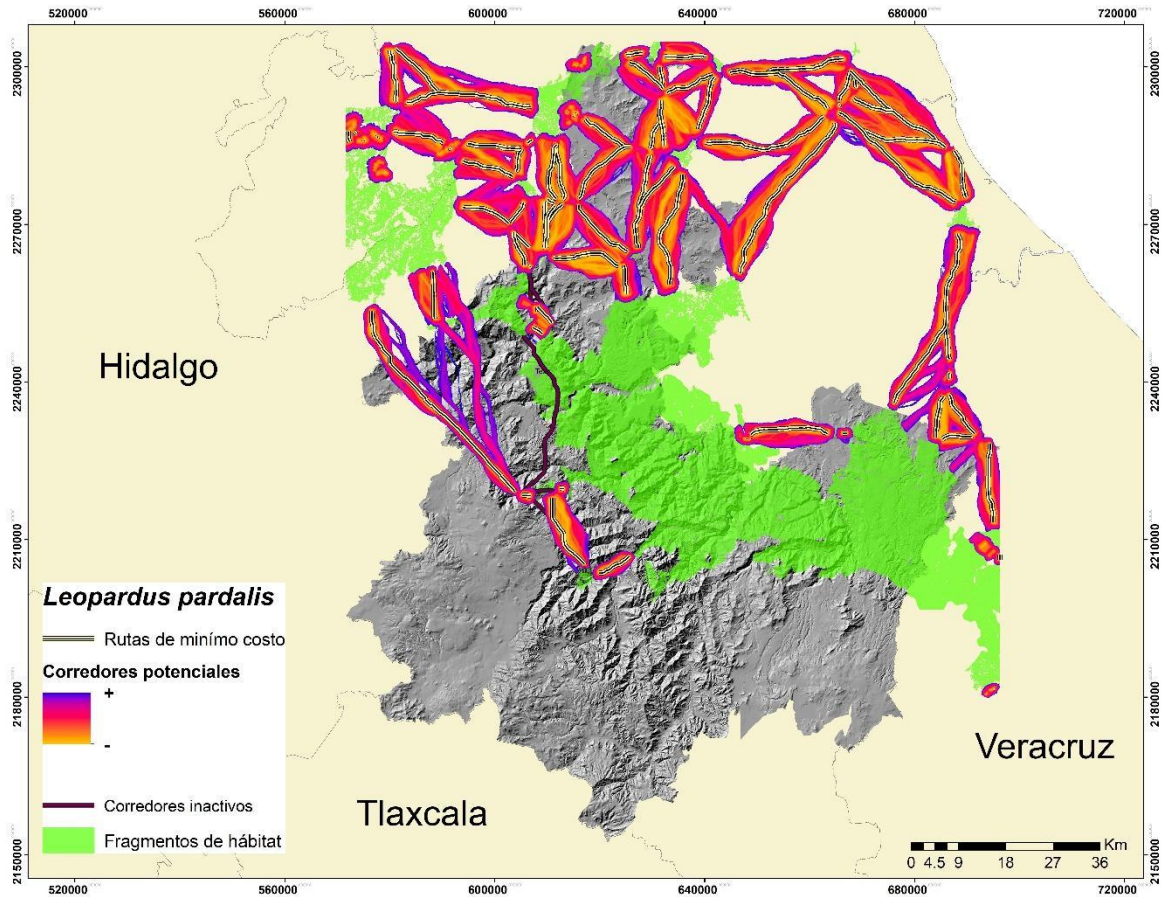


Figura 13. Corredores potenciales y rutas de mínimo costo para *L. pardalis* durante el año 2003 en la Sierra Norte de Puebla. Se muestra un gradiente de color amarillo (menor costo) a azul (mayor costo de movimiento). En color blanco se muestran las rutas de mínimo costo, color verde indica los fragmentos de hábitat.

Los corredores de *L. pardalis* se encuentran distribuidos en fragmentos subóptimos con una baja resistencia, estos cumplen la función de elementos interconectores entre los fragmentos de hábitat óptimo, como se observa en la porción noroeste de la zona de estudio. También se observó que los corredores potenciales pueden atravesar la matriz antrópica dominada por las áreas de pastizales y cultivos, siempre y cuando existan fragmentos subóptimos que funcionen de hábitat de paso.

En la figura 14 se muestran fragmentos de hábitat conectados mediante rutas de mínimo costo. Estos fragmentos se mantienen como áreas grandes, mientras que, las zonas de amortiguamiento corresponden a áreas que circundan a dichos fragmentos, aunque ofrecen mayor resistencia a la movilidad en contraste con los enlaces, los cuales conectan a los fragmentos de hábitat y las áreas de amortiguamiento. También se registraron corredores inactivos que se encuentran inmersos entre fragmentos de hábitat. Además, se presentan fragmentos de hábitat de paso, éstos tienen menor superficie que no es suficiente para mantener poblaciones viables de *L. pardalis*, pero pueden ser aprovechados para transitar entre los fragmentos de hábitat de mayor tamaño, reduciendo la resistencia a la movilidad.

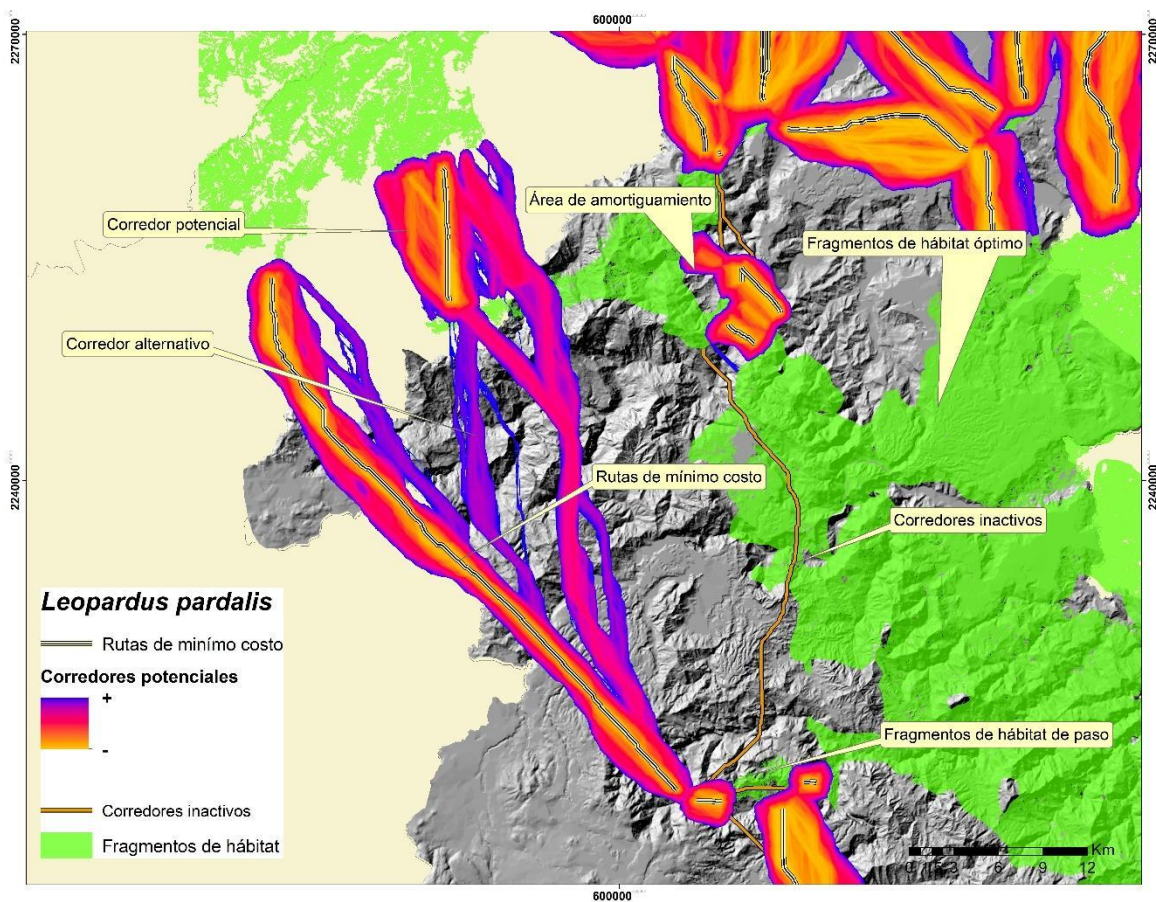


Figura 14. Corredores potenciales y rutas de mínimo costo de *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla.

Conectividad funcional del paisaje de la Sierra Norte de Puebla

En el análisis de la contribución de los fragmentos de hábitat a la conectividad de paisaje de la Sierra Norte de Puebla, fueron seleccionados los fragmentos de hábitat con un valor ≥ 1 , excepto para el número de componentes (dNC), donde cada fragmento corresponde a un conjunto de índices individuales, los cuales indican el porcentaje de aportación que dicho fragmento contribuye al paisaje (Cuadro 5). El promedio de los enlaces entre los nodos (dNL) fue de 4.88 (± 6.6), lo cual indica que cada fragmento de hábitat contribuye o interactúa en promedio con 4.88% en dichos enlaces. Además, la probabilidad de la formación de nuevos componentes disminuyó en promedio 1.48% (dNC). Los fragmentos de hábitat de *L. pardalis*, contribuyen con la conectividad entre fragmentos dentro del umbral de dispersión en 2.4% (dIIC) y favorecen a la conectividad global entre fragmentos en 2.4% (dPC) (Cuadro 7).

Cuadro 7. Índices de conectividad del hábitat de *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla. dNL = Número de enlaces; dNC = Número de componentes; dIIC = Índice integral de conectividad; dPC = Índice de probabilidad de conectividad.

Fragmento de hábitat	dNL	dNC	dIIC	dPC
1	0.00	3.57	0.00002	0.00002
2	6.67	0.00	0.00330	0.00662
3	0.00	3.57	0.00155	0.00155
4	0.00	3.57	0.00020	0.00020
5	0.00	3.57	0.00135	0.00136
6	0.00	3.57	0.00003	0.00003
7	6.67	0.00	0.00024	0.00018
8	13.33	0.00	0.00258	0.00517
9	13.33	0.00	0.00310	0.00619
10	6.67	0.00	0.00056	0.00051
11	6.67	0.00	0.00522	0.00224
12	20.00	-3.57	0.17870	0.05008
13	13.33	0.00	0.00668	0.00852

14	20.00	-3.57	0.18113	0.19032
15	0.00	3.57	0.00002	0.00002
16	0.00	3.57	0.00002	0.00002
17	6.67	0.00	0.01461	0.02773
18	6.67	0.00	0.00125	0.00236
19	6.67	0.00	0.01014	0.01397
20	6.67	0.00	0.01009	0.01122
21	0.00	3.57	0.00255	0.00255
22	0.00	3.57	0.00014	0.00014
23	0.00	3.57	0.00001	0.00001
24	0.00	3.57	0.00002	0.00002
25	0.00	3.57	0.00536	0.00537
26	0.00	3.57	0.00056	0.00056
27	6.67	0.00	0.01304	0.00435
28	0.00	3.57	0.00002	0.00002
29	26.67	-7.14	1.91170	1.80669
30	6.67	0.00	0.11836	0.10989
31	0.00	3.57	0.00002	0.00002
32	0.00	3.57	0.00038	0.00038
33	0.00	3.57	0.00019	0.00019
34	6.67	0.00	0.29995	0.21124
35	0.00	3.57	0.00022	0.00022
36	0.00	3.57	0.00002	0.00002
37	0.00	3.57	0.00167	0.00167
38	0.00	3.57	0.00288	0.00288
39	0.00	3.57	0.00106	0.00107
40	13.33	-3.57	97.74149	97.84465
41	6.67	0.00	0.04706	0.04127

La figura 15 muestra la importancia de la conectividad del hábitat de *L. pardalis* en la Sierra Norte de Puebla para el año 2003. El fragmento de hábitat más importante para la conectividad presenta un valor dIIC de 97.7, tiene una superficie de 240 339 ha; lo que indica que, si este fragmento desapareciera, 97.2% de la conectividad funcional se perdería. En cambio, 53% y 19% de los fragmentos se encuentran en las categorías de muy baja y baja importancia, respectivamente, con una superficie de 7675 ha y 5064 ha, los cuales contribuyen poco a la conectividad de la zona de estudio.

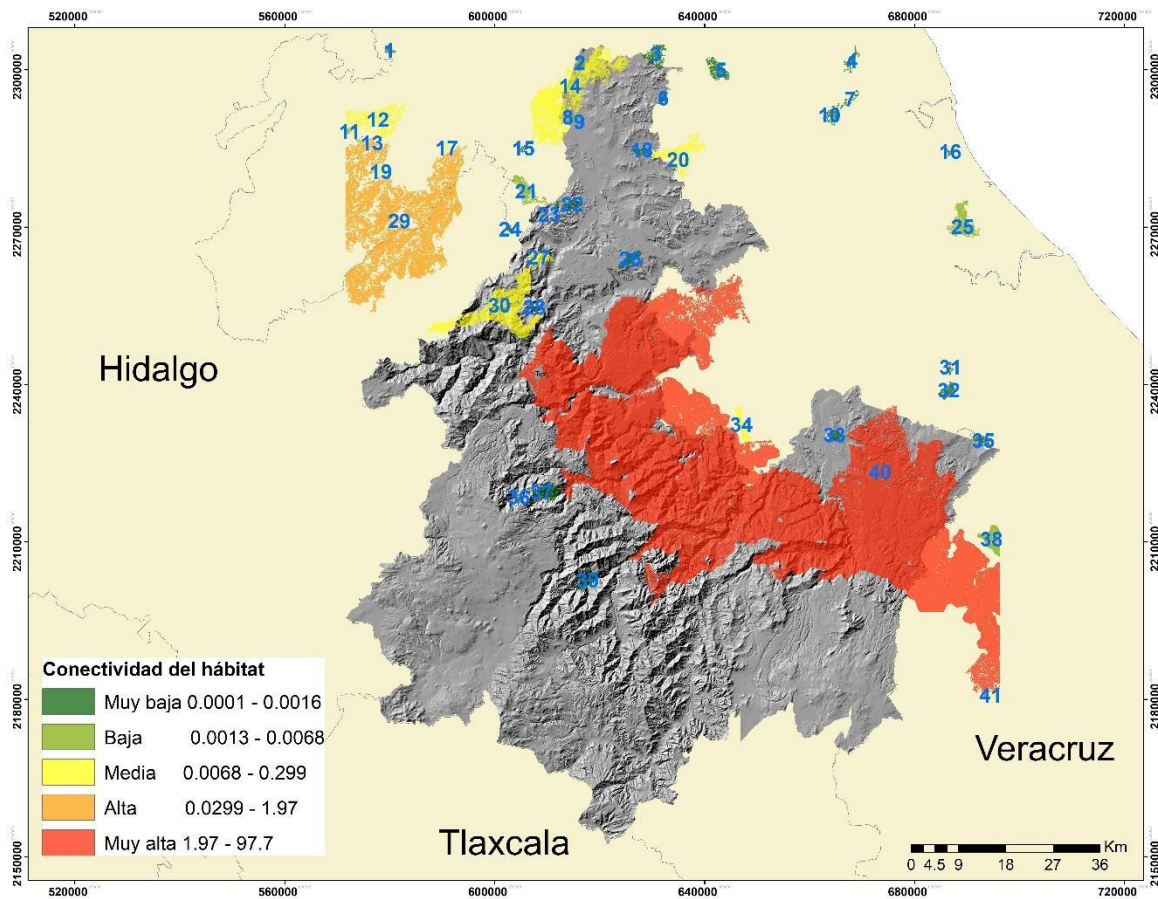


Figura 15. Importancia de los fragmentos de hábitat de *L. pardalis* en la conectividad funcional de los paisajes de la Sierra Norte de Puebla durante 2003.

Discusión

El modelo de distribución potencial, permitió identificar las áreas con las condiciones ideales para el ocelote, dicho modelo fue utilizado como base para la selección de fragmentos de hábitat de esta especie. Las variables climáticas de precipitación (mes más seco, trimestre más seco y trimestre más cálido), estacionalidad de la temperatura, intervalo anual de temperatura y temperatura media del trimestre más seco, presentaron la mayor contribución a la distribución del ocelote. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Cacelin-Castillo (2020) en el sur Sierra

Madre y Sierra Negra en Puebla, donde observaron que la presencia de *L. pardalis* se relaciona con sitios donde la precipitación es alta. Se ha señalado que esta especie se distribuye en áreas del trópico húmedo (Di Bitetti *et al.*, 2006; Dillon y Kelly, 2007); sin embargo, los ocelotes también pueden encontrarse en climas subhúmedos (Trolle y Kerry, 2003; Maffei *et al.*, 2005). Los regímenes de precipitación son importantes en la distribución de varias especies de mamíferos salvajes como los felinos y ungulados en México (Carrillo *et al.*, 2015; Martínez-Calderas *et al.*, 2011, 2015). Además, los ambientes tropicales con alta precipitación generalmente se asocian con la presencia de varios gremios tróficos (depredadores y presas) (Di Bitetti *et al.*, 2008).

Los patrones de distribución de *L. pardalis* en la zona de estudio, indican que se localiza a lo largo de una de las sierras más importantes del estado de Puebla (Sierra Madre Oriental) y una de las planicies más extensas que cubre parte de Veracruz (Planicie del Golfo de México), que incluye la porción de las subprovincias fisiográficas Carso Huasteco y Chiconquiaco. Estas subprovincias aún mantienen áreas de vegetación poco perturbadas que, en su conjunto, probablemente funcionen como un corredor biológico prioritario norte-sur para *L. pardalis* (Ramírez-Bravo *et al.*, 2010; Dueñas-López *et al.*, 2015). Por ejemplo, se han reportado ocelotes en algunas áreas de Hidalgo y Puebla (Hernández-Flores *et al.*, 2013; Ramírez-Bravo *et al.*, 2010), lo que puede indicar la movilidad de los ocelotes a través de la Sierra Madre Oriental. Ceballos-González *et al.* (2006), señalan que los sitios con mayor posibilidad de encontrar las condiciones favorables para la presencia de la especie se encuentran en las Llanuras Costeras del Pacífico y el Golfo de México, así como el todo el sur del país. Esta región se considera con potencial para la distribución del ocelote y otros felinos tropicales, incluyendo al jaguar (Lorenzana, 2011; Rodríguez-Soto *et al.*, 2011, 2013; Dueñas-López *et al.*, 2015).

Sin embargo, en la subprovincia Lagos y Volcanes de Anáhuac no se obtuvieron registros, por lo que en esta región la distribución potencial del ocelote fue baja (probabilidad menor a 0.1). Martínez-Calderas *et al.* (2011) señalan que es

poco probable que el ocelote esté presente en regiones que son inadecuadas, debido a que presentan climas áridos con temperaturas extremas, vegetación poco densa y con mayor frecuencia de asentamientos humanos. Aunque, se ha observado que los altos niveles de alteración antropogénica del hábitat, pueden obligar a los individuos a migrar a ecosistemas con características ecológicas o biológicas, que son menos adecuadas para la supervivencia (Oliveira, 1994). La falta de registros del ocelote en algunas regiones de la zona de estudio, podría estar relacionado con la perturbación de origen antrópico. No obstante, Benito de Pando y Peñas de Giles (2007), mencionan que los registros de ausencia podrían deberse a las características de la especie (movilidad, dinámica poblacional y baja detectabilidad), por lo que se pueden generar ausencias temporales en sitios óptimos y generar un resultado en el modelo errado, sin significancia tanto real como biológica.

Selección de fragmentos de hábitat

Se estimó una superficie de 310 871 ha donde se distribuyen 41 fragmentos, de las cuales 267 7769 ha (21 fragmentos) se ubicaron en los límites de la Sierra Norte de Puebla durante el año 2003. El tamaño promedio de los fragmentos (7582 ± 37638 ha) y su distribución se considera suficiente para la persistencia de la especie. De acuerdo con Marín-Sánchez *et al.* (2015), el ámbito hogareño es un área que ocupa la especie en sus actividades de alimentación, reproducción y cuidado de crías. El ámbito hogareño puede mostrar variaciones acordes con las regiones geográficas que ocupan, así como en los cambios estacionales de dichos lugares. Las variaciones pueden estar relacionadas con diversos factores intra e interespecíficos y requerimientos de la especie como la disponibilidad y uso de recursos. A diferencia de otros felinos como el puma o jaguar, los ocelotes no exhiben ámbitos hogareños tan extensos. Se reconoce que los individuos de *L. pardalis* utilizan diferencialmente el área (Martínez-Meyer, 1997), en ciertas regiones los machos presentan un área de actividad más amplia que las hembras, y en ambos casos, se puede atribuir a cuestiones reproductivas, aunque puede variar entre los diferentes ambientes que ocupa a lo largo de su área de distribución. Por ejemplo, en América Central y Sur,

estimaron que el ámbito hogareño de los machos adultos varía entre 1 km² y 17.7 km²; mientras que, para las hembras entre 0.7 km² y 10.0 km² (Moreno, 2012). En cambio, en México Torres (2009) observó que los machos presentan ámbitos hogareños entre 11.3 km² y 15.1 km² y las hembras de entre 6.4 km² y 8.5 km².

Algunos estudios indican que los ocelotes prefieren áreas con dosel cerrado y evitan las grandes zonas abiertas (López-González *et al.*, 2003; Harveson *et al.* 2004; Martínez-Calderas *et al.*, 2011). Además, las perturbaciones locales, como los cambios de uso de suelo, pueden influir en el ámbito hogareño del ocelote, convirtiéndose en un indicador potencialmente más receptivo de los impactos de las perturbaciones. Galindo-Aguilar *et al.* (2019), observaron mayor presencia de *L. pardalis* en los ambientes conservados, comparados con los perturbados. En cambio, en el sureste mexicano, Gil-Fernández *et al.* (2017) determinaron que es uno de los felinos más tolerantes a la fragmentación; y Cruz-Rodríguez *et al.* (2015) en el caribe colombiano, determinaron 55 % de avistamientos en vegetación con disturbios (agricultura, pastizal, matorral y vegetación secundaria). En este sentido, aunque se ha señalado que su distribución geográfica sugiere un comportamiento flexible, éstos pueden ser sensibles a la pérdida y fragmentación del hábitat como resultado del desarrollo humano y la conversión del hábitat (Haines *et al.*, 2005; Tewes y Everett, 1986). Bisbal (1991) señala que los ocelotes pueden presentar cierta tolerancia a la modificación de su hábitat en comparación con otros felinos de mayor talla corporal como el jaguar y puma, debido a que su ámbito hogareño es menor y sus presas como roedores, reptiles, aves son abundantes.

Resistencia del paisaje

Los valores de resistencia al desplazamiento representan el costo o la dificultad que presenta una especie para que pueda desplazarse por los distintos tipos de hábitat (Sastre *et al.*, 2002). La distribución de carnívoros en la zona de estudio se encuentra definida por las comunidades vegetales, las cadenas montañosas y las actividades humanas (Guerrero, 2022). En el modelo de valoración de resistencia, destacan la subprovincia de Lagos y Volcanes de Anáhuac, en los cuales no se tienen registros de *L. pardalis*. Mientras que, las características del paisaje que no

presentaron valores altos de resistencia corresponden a la altitud y pendiente. En otros estudios se han registrado principalmente en pendientes $\leq 15^\circ$ (Martínez-Calderas et al., 2011). También ha sido descrita la preferencia por pendientes con estos valores en otros felinos (Hornocker, 1970; Lindzey y Wilbert, 1989; Anderson, 1990; Jackson, 1996), se cree que la principal razón por lo que los ocelotes usan ese tipo de pendientes es la eficacia que le otorgan tales condiciones en lo referente a la depredación, debido a la presencia de presas potenciales y a la facilidad de captura de éstas.

En cuanto a la altitud, se observó mayor resistencia en altitudes mayores a 2500 m. Gradientes similares fueron registrados en San Luis Potosí y Sonora (Martínez-Calderas et al., 2011; Romero, 2009; Hernández et al., 2019). Aunque, Vaughan (1983) y Nowell y Jackson (1996), mencionan que este tipo de felino prefiere altitudes por debajo de 1200 m. En Hidalgo, Pérez-Irineo y Santos-Moreno (2014) obtuvieron registros entre los 300 y 600 m. Además, es importante considerar que la altitud mantiene una estrecha relación con la distribución de la vegetación.

En la zona de estudio, la mayor resistencia para *L. pardalis* se ubicó hacia el sur, donde se distribuye vegetación de clima templado (Figura 14). Sin embargo, en San Luis Potosí, se ha registrado la presencia del ocelote en bosque de pino-encino (Martínez-Calderas et al., 2011). En este estudio se registró principalmente en la selva alta y mediana perennifolia, bosque mesófilo de montaña y los sistemas agroforestales, constituidos principalmente por café de sombra; aunque, se ha señalado que la selva baja caducifolia y el matorral submontano comúnmente se registran como hábitat del ocelote (Guggisberg, 1975; Leopold, 1983; Vaughan, 1983; Tewes y Schmidly, 1987). Torres-Romero (2009), en el sur de México, observó que existen diferencias en el uso de disponibilidad del hábitat de *L. pardalis* dependiendo del tipo de vegetación, aunque los ocelotes presentan mayor preferencia por zonas con selva mediana subperennifolia, seguido de vegetación con diferentes estados sucesionales y con escaso uso en bosques secos. Por otro lado, el uso de hábitat puede estar relacionado al grado de perturbación, es decir, sí la selva mediana se encuentra con menos perturbación antropogénica, y por lo

tanto es un área con escasa actividad humana y con coberturas del dosel en buen estado de conservación, son lugares ideales para que el ocelote y demás felinos puedan refugiarse, además que les proporciona sitios de descanso y dan mayor seguridad para proteger a sus crías (Logan y Sweanor 2001, Sunquist y Sunquist 2002).

Según Galindo-Aguilar *et al.* (2019), que el cambio de uso de suelo, reduce significativamente el hábitat del ocelote y aumenta los encuentros con los pobladores, quienes los perciben como una amenaza para sus animales domésticos, lo que deriva en el incremento de la caza (Velasco *et al.*, 2014; Galindo-Aguilar *et al.*, 2016). Otros estudios indican que los felinos son afectados negativamente por los asentamientos humanos y la densidad de carreteras (Woodroffe, 2000; Cain *et al.*, 2003; Grigione y Mrykalo, 2009). Sin embargo, en algunos sitios se han observado ocelotes deambulando por pueblos pequeños (dentro de una casa y un patio); y otros cuatro individuos de esta especie fueron observados en las inmediaciones de una comunidad rural. Una de las razones de la presencia del ocelote en los pueblos pequeños, se relaciona con los animales domésticos y el desperdicio orgánico, que es una fuente alternativa de alimento, aunque la mayor presencia de ocelotes se ha descrito en áreas que presentaban un menor grado de perturbación (Jackson *et al.*, 2005; Martínez-Calderas, 2015). De tal manera que el ocelote puede estar presente en un área geográfica siempre y cuando exista abundancia de sus presas potenciales (Emmons 1988).

La densidad de carreteras también fue una variable incluida en la valoración de la resistencia. Se registraron valores altos de resistencia asociados a densidades altas de carreteras. Se identificaron un total de 9688 km de carreteras asfaltadas en la zona de estudio, que pasan a través del hábitat de *L. pardalis*. Se ha señalado que las vías de comunicación terrestre eliminan áreas de vegetación y dividen el paisaje en una serie de partes discretas, teniendo como resultado la reducción de la conectividad de los ecosistemas naturales, es decir, incrementan la fragmentación del hábitat (Saunders *et al.*, 2002). Además, una de las causas de muerte poco estudiadas para todos los animales en general, es el atropellamiento

en carreteras y debido a que los ocelotes deben moverse grandes distancias para ampliar su hábitat que le garantice su sobrevivencia, es común que se vean obligados a cruzar carreteras (Meraz *et al.*, 2015). Grilo *et al.* (2009), describen que la mortandad de fauna por colisiones es una de las principales causas de la baja densidad de mamíferos carnívoros. Además del bloqueo del movimiento de fauna y su mortalidad por atropellamiento, las perturbaciones causadas por el tránsito de los medios de transporte terrestre, el ruido, la iluminación, la contaminación y las actividades humanas en general, pueden causar que varias especies de fauna eviten acercarse a las vías de comunicación terrestre (Seiler, 2001). Estos problemas han causado la reducción paulatina del área de distribución del ocelote en México y otros países (Haines *et al.*, 2006; López *et al.*, 2003; Swan y Teer, 1989; Peres, 2000).

Conectividad funcional

Los corredores generados a partir de la información de las coberturas de 2003, se distribuyeron y conectaron a fragmentos óptimos localizados en la zona norte; mientras que, los fragmentos subóptimos funcionan como conectores o interconexiones (Figura 13). Se considera que, para analizar la calidad de cada corredor modelado se puede calcular la proporción de la distancia de costo en relación con la longitud de cada uno de los corredores potenciales (*cwdToPathratio*). Los corredores potenciales presentaron un promedio de costo de movimiento de 10.3 km y un valor de relación de distancia efectiva ponderada de costo entre fragmentos (*cwdToPathRatio*) de 148 km, los corredores de 2003 mostraron que eran más efectivos en comparación con lo obtenido para el año 2020, con valores de 171.8 km (Guerrero, 2022). Los corredores potenciales atravesaron la matriz dominada por pastizales inducidos, cultivos de temporal y agroforestales, dada la presencia de fragmentos de hábitat subóptimos que funcionan como puentes. Aunque el valor del índice *cwdToPathratio* fue menor que el registrado en 2020 (Guerrero 2022), se presentaron malas condiciones generales para el movimiento de *L. pardalis* entre fragmentos de hábitat para el año 2003. Sin embargo, la movilidad de *L. pardalis* fue mayor en 2033 en comparación con la registrada

durante 2020 (Guerrero, 2022), así mismo, los corredores que conectaban a los fragmentos remanentes en la zona norte desaparecieron en ese mismo año, posiblemente por la modificación antropogénica del paisaje, relacionado con el incremento de áreas para de cultivos y carreteras, crecimiento poblacional, entre otros (Woodroffe, 2000; Cain et al., 2003).

El promedio de la longitud de las rutas de mínimo costo fue de 10.3 km. Según Blake et al., 2015, el área de actividad estimada para los machos de ocelote adulto está entre 5.9 y 8.1 km y en las hembras adultas de 1.6 a 2.5 km, lo que indica que las longitudes promedio de las rutas de mínimo costo pueden ser relativamente adecuadas para la movilidad del ocelote. Además, se registró un incremento en la longitud promedio de las rutas de mínimo costo (RMC), de 10.36 en 2003 a 5.3 en 2020 para la misma área de estudio (Guerrero, 2022). Sin embargo, debe considerarse que durante 2003 se obtuvieron fragmentos de hábitat en el norte de la zona de estudio, mismos que desaparecieron durante el 2020. Además, los corredores de mínimo costo para el *L. pardalis* (Figura 13) se distribuyen prácticamente en el norte de la zona de estudio, encontrando enlaces entre los hábitats óptimos que se distribuyen en dicha zona, los cuales pueden relacionarse con la distribución del bosque tropical sobre la Sierra Madre Oriental. Este patrón de distribución fue señalado por Ramírez-Bravo et al. (2010), donde observaron un corredor que va desde el norte de Puebla hasta el norte de Oaxaca, con una posible conexión entre las poblaciones de felinos del norte con aquellas en el sur a través de la Sierra Madre Oriental. En este sentido, la conectividad en un paisaje depende en gran medida de la disponibilidad y la distribución del hábitat viable. Para las especies de rango de desplazamiento largo, como los felinos *Herpailurus jaguarondi*, *Leopardus wiedii* y *L. pardalis*, es fundamental para poder mantener sus poblaciones viables (Aguilar et, al 2014).

Los asentamientos humanos y la densidad de carreteras son elementos que afectan considerablemente la distribución de corredores potenciales. Las ciudades son consideradas como una barrera de dispersión, debido a su alto grado de resistencia al movimiento y su hábitat de baja calidad, en particular para los

mamíferos carnívoros (Woodroffe, 2000; Cain *et al.*, 2003; Grigione y Mrykalo, 2009). En consecuencia, el tamaño del área urbana y la disminución de la frecuencia de fragmentos de hábitat subóptimo, podría incrementar la relación entre el costo de la distancia y la longitud de las rutas de mínimo costo para los ocelotes (Galindo-Aguilar *et al.*, 2019). De manera simultánea esto afectaría negativamente la calidad de dispersión de los corredores potenciales (Mitchell *et al.*, 2013).

Los fragmentos de hábitat ocupan grandes extensiones de la zona de estudio (41 fragmentos de hábitat óptimo con una superficie de 310 871 ha), dichas áreas tienen una mayor probabilidad de sustentar hábitats óptimos para otras especies, debido a que la superficie de estos fragmentos de hábitat es un atributo principal en el mantenimiento de la conectividad del paisaje (Laitha *et al.*, 2011; Schloss *et al.*, 2011). La probabilidad de dispersión del ocelote podría ser afectada por la cercanía a las zonas urbanas, aunque, las áreas agrícolas también generan baja y media probabilidad de dispersión (Galindo-Aguilar *et al.*, 2019). En el análisis realizado por Aguilar *et al.* (2014); demostró que la conectividad entre los fragmentos de vegetación natural conservada. Se debe notar que su importancia no solo radica en el hecho de mantener el paisaje funcionando como uno solo, sino en la función de proveer más enlaces, a modo de que existan más rutas de posible dispersión. Así, si un fragmento llegara a desaparecer el sistema no colapsa, pues tiene otras alternativas de flujo. Según Gilbert-Norton *et al.* (2009) señalan que los corredores incrementan en casi un 50% el movimiento de los individuos entre los fragmentos en comparación con aquellos fragmentos sin conexión, información que resalta la relevancia de conservar los corredores identificados para *L. pardalis* entre los principales fragmentos del paisaje Sierra Norte de Puebla.

Contribución de los fragmentos de hábitat de *L. pardalis* a la conectividad funcional del paisaje de la Sierra Norte de Puebla

En la zona de estudio se registró que cada fragmento de hábitat contribuye o interactúa en promedio 4.8% (\pm E.E. 6.6%) en los enlaces entre nodos (NL). Mientras que, la probabilidad de formación de nuevos componentes se incrementó en promedio 1.4% (\pm E.E. 2.6%) (dNC). En este estudio se observó que los

fragmentos con mayor aportación a la conectividad presentaron valores de $dNC = -7.14$ que corresponden al fragmento 29 (Figura 15). Según (Pascual-Hortal y Saura 2006), cuanto menor dNC (más negativo) más importante es ese nodo para la conectividad del paisaje, según este índice, ya sea para mantenerlo (nodos ya existentes en el paisaje) o para mejorarlo (nodos a agregar). El fragmento 29 se localiza en el estado de Hidalgo, el cual funciona como puente que podría unir a las poblaciones de ocelotes de Veracruz con el norte de Oaxaca (Figuras 13 y 15). Cacelin-Castillo (2015), señala que es probable que los ocelotes pudieran estar utilizando el hábitat de menor calidad (Hidalgo, norte de Puebla, oeste de Veracruz), únicamente para dispersarse. Por lo tanto, la supervivencia del ocelote en la Sierra Madre Oriental y la mayoría de la región oriental de México, dependerá de la habilidad que tenga para desplazarse en fragmentos inhóspitos y obtener recursos necesarios. Además, con base en estos resultados se confirma la necesidad e importancia de establecer como zona prioritaria la Sierra Madre Oriental como un corredor biológico que permita comunicar a las poblaciones de ocelote entre el norte y sur de México (Grigione *et al.* 2009; Ramírez-Bravo, 2010).

El valor del índice integral de conectividad ($dIIC$) del hábitat de *L. pardalis* fue alto en comparación con los resultados obtenidos en otros estudios de felinos. Por ejemplo, Correa-Ayram *et al.* (2014), registraron valores de $dICC$ para el hábitat de *Linx rufus* de 0.15 a 85 entre 1975 y 2008. Otros estudios de conectividad funcional en mamíferos terrestres, como el caso de la zorra gris y el tlacuache en los bosques mesófilos de montaña de Veracruz, indican que los valores bajos de $dIIC$ muestran una seria amenaza para su persistencia en paisajes fragmentados. Los altos valores del índice $dIIC$ muestran que la conectividad del hábitat de *L. pardalis* es alta. Pascual-Hortal y Saura, (2008) consideran que el $dIIC$ es un buen indicador de disponibilidad de hábitat por que integra la red de conectividad (en este caso expresada en distancias de costo) y el área de los parches como atributo.

Los fragmentos con mayor relevancia para la conectividad entre fragmentos y a nivel de paisaje son el #40 ($dIIC$ de 97.3 y dPC de 97.8) y el fragmento #29 ($dIIC$ de 1.9 y dPC de 1.8), los cuales se ubican en la zona noreste de la Sierra Norte de

Puebla (Figura 15). El dIIC fue utilizado en otros estudios para identificar los fragmentos más importantes para mantener áreas de conservación (García-Feced et al., 2010; Pascual-Hortal y Saura, 2008). Otros estudios como el de Ferrari *et al.* (2007) y Saura y Rubio (2010), reportan la tendencia de los índices ICC y PC para asignar valores altos de conectividad individual a los fragmentos de tamaño más grande con diferentes distancias de dispersión (Saura, 2007, Shanthala Devi *et al.*, 2013). Además, se observó que el mejor desempeño en términos de conectividad del hábitat de *L. pardalis*, se presentó en fragmentos con una superficie ≥ 20000 ha. El tamaño mínimo del fragmento se había identificado previamente como importante para la conectividad del paisaje (Pascual-Hortal y Saura, 2007). También se ha observado que los fragmentos de hábitat potencial más importantes para la conectividad general del hábitat de *Panthera onca*, generalmente son los fragmentos más grandes (Ramírez-Reyes *et al.* 2016). Otros estudios señalan que, si bien los fragmentos con más grandes tendrán mayor importancia en el paisaje, debido a que pueden fungir como fragmento de paso y hábitat al mismo tiempo (Saura y Pascual- Hortal, 2007; Pascual-Hortal y Saura, 2008; Saura y Rubio, 2010). Esto es en parte una función de la métrica dICC que pondera el área de cada uno de los fragmentos de hábitat potenciales, dando prioridad a los más grandes. Sin embargo, desde el punto de vista ecológico, estos fragmentos de mayor superficie, también son muy importantes para los ocelotes debido a su área de distribución y, por lo tanto, estos fragmentos de hábitat potencial deberían ser una prioridad para la conservación. En este sentido, las áreas mejor conectadas en la parte centro-noroeste de la Sierra Norte de Puebla merecen una atención de conservación particular (Figura 15), debido a que mantienen los tipos de vegetación que son adecuados para los ocelotes y estas áreas son parte del propuesto corredor de ocelotes para la Sierra Madre Oriental (Ramírez-Bravo *et al.*, 2010).

Conclusiones

Con base en la clasificación de aptitud de hábitat, las áreas que registraron la presencia de ocelotes tienen las condiciones ideales para que éstos funcionen como corredores biológicos en la Sierra Madre Oriental en la porción que comprende a la

Sierra Norte de Puebla. Además, *L. pardalis* tiene una alta tendencia por las áreas cubiertas de vegetación primaria o por lo menos con una estructura similar y con buena conectividad. Sin embargo, la zona de estudio mantiene un continuo crecimiento de los asentamientos humanos lo que conlleva lo que podría incrementar la pérdida de hábitat. Estas áreas con asentamientos humanos afectan en gran medida el movimiento de *L. pardalis*, ya que generan mayor resistencia en comparación con las áreas de paso como lo son los cultivos agroforestales. En este sentido, los componentes identificados con capacidad de amortiguamiento, como los cultivos de cafetal de sombra, poseen corredores y fragmentos con áreas de hábitat interior significativas, deben ser prioridad en las estrategias de conservación por su capacidad de fungir como reservas núcleo y en consecuencia mantener tanto la conectividad funcional de las especies focales, como de todos los demás procesos ecológicos. Un número significativo de fragmentos de hábitat ubicados en la parte central que corresponde a la Sierra Madre Oriental fueron categorizados como importantes y muy importantes, preservar estos fragmentos permitiría conservar la conectividad funcional de la región en gran medida.

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

La creación de corredores en áreas perturbadas que conecten fragmentos naturales es una necesidad debido al crecimiento urbano en la zona de estudio, estos corredores pueden ser estratégicos para la conservación de las especies residentes al disminuir la resistencia del paisaje, del mismo modo, se debe considerar a los fragmentos con un tamaño menor a la necesidad de hábitat de *L. pardalis* como relevantes por su capacidad de conectores, dado que éstos

usualmente son descartados por no cumplir con el área mínima registrada que requiere la especie focal.

Se sugiere implementar un monitoreo sistemático en áreas adyacentes al área de estudio, para determinar en qué medida las actividades antrópicas afectan la distribución de los ocelotes en la Sierra Madre Oriental. Además, se podría realizar un estudio molecular para investigar la identidad genética de esta población y su relación con las poblaciones de Oaxaca y el sureste de México. El registro de ocelotes en áreas adyacentes se considera información relevante, que permitirá el desarrollo de un modelo de conectividad de hábitat más sólido, para avanzar en un mejor conocimiento de una posible dispersión de norte a sur de las poblaciones de ocelotes. La fragmentación de la Sierra Madre Oriental, en particular, es especialmente preocupante y es un problema que necesita ser abordado estratégicamente para la conservación a largo plazo, no solo del ocelote, sino de la biodiversidad que convive con él.

Literatura citada

- Abarca RM. 2021. Paisaje Adltidgeled. aplicabilidad de la teoría de grafos en la ecología del paisaje. Nuevos Sistemas de Comunicación e Información 2013–5.
- Aguilar Vásquez Y, Aliphath Fernández MM, Caso Barrera L, del Amo Rodríguez S, Sánchez Gómez M de L, y Martínez-Carrera D. 2014. Impacto de las unidades de selva manejadas tradicionalmente en la conectividad del paisaje de la Sierra de Los Tuxtlas, México. Revista de Biología Tropical 62(3): 1099-1109.
- Almasieh K, Kaboli M, y Beier P. 2016. Identifying habitat cores and corridors for the Iranian black bear in Iran. Ursus 27(1):18-30.
- Almazán-Catalán JA, Sánchez-Hernández C, Ruíz-Gutiérrez F, Romero-Almaraz M de L, Taboada-Salgado A, y Beltrán-Sánchez E. 2013. Registros adicionales de felinos del estado de Guerrero, México. Revista Mexicana Biodiversidad 84(1): 347–59.
- Álvarez S. 2004. Uso del hábitat por le borrego cimarrón *Ovis canadensis weemsi* en la Sierra del Mechudo. Tesis de Doctorado Facultad de Ciencias.
- Armenta, L. C.2015. Porcentaje de ocupación y modelación del nicho ecológico de la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) en el Cañón de las Barajitas. Tesis de Maestría. Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A. C.

- Arnaud, G., Sandoval, S., Escobar-Flores, J.G., y Sansores-Sánchez, R. 2021. El Modelling potential distribution of the endemic ringtail (*Bassariscus astutus saxicola*) on an island in the Gulf of California. *Agro Productividad* 14(6).
- Anderson, R.P. 2013. A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions: Niche models and climate change. *Ann N Y Acad Sci.* 1297(1):8–28.
- Andrén, H., y Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos* 71(3):355-366.
- Austin MP. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157(2–3):101–18.
- Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos No 173. Roma: FAO; 2007.
- Bascompte J, y Sole RV. 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology*; 65(4):465-473.
- Baillie JEM. 2010. The 2010 international year of extinction. *Conservation Biology* 24(5):1432–1434.
- Bélisle M, Desrochers A, y Fortin M-J. 2001. Influence of forest cover on the movements of forest birds: A homing experiment. *Ecology* 82(7):1893–1904.
- Beckmann JP, Clevenger AP, Huijser MP, y Hilty JA. 2010. Safe passages: highways, wildlife and habitat connectivity. *Journal of Mammalogy.* 92. 1140-1141.
- Benedick S, Hill JK, Mustaffa N, Chey VK, Maryati M, y Searle JB. 2006. Impacts of rain forest fragmentation on butterflies in northern Borneo: species richness, turnover and the value of small fragments. *Journal of Applied Ecology* 43(5):967–977.
- Bennett AF. 1999. Linkages in the landscape: The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. IUCN.
- Bitetti D, Paviolo M, y De Angelo S. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology* 270(1):153–163.
- Boyce MS, Mao JS, Merrill EH, Fortin D, Turner MG, y Fryxell J. 2003. Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. *Écoscience* 10(4):421–431.
- Bisbal F. 1991. Estado de los pequeños félidos de Venezuela. P. 83-94. En: Felinos de Venezuela: Biología, Ecología, y Conservación. Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Venezuela.
- Bunn AG, Urban DL, y Keitt TH. 2000. Landscape connectivity: a conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management* 59(4):265–278.
- Brodie JF, Giordano AJ, Dickson B, Hebblewhite M, Bernard H, y Mohd-Azlan J. 2015. Evaluating multispecies landscape connectivity in a threatened tropical mammal community. *Conservation Biology* 29(1):122–32.
- Cacelin-Castillo LA, Rosas-Rosas OC, Martínez-Meyer E, García-Chávez JH, y Torres-Romero EJ. 2020. Potential distribution of the Ocelot (*Leopardus*

- pardalis*) in southern Sierra Madre Oriental and Sierra Negra, México. *Therya* 11(2):232–8.
- Carroll JM, Furman BT, Tettelbach ST, y Peterson BJ. 2012. Balancing the edge effects budget: bay scallop settlement and loss along a seagrass edge. *Ecology* 93(7):1637–47.
- Caso A, López-González C, Payan E, Eizirik V, De Oliveira T, Leite-Pitman R, et al. 2008. *Leopardus pardalis*, Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN. Reino Unido.
- Caso A. 1994. Home range and habitat use of three neotropical carnivores in Northeast Mexico. Kingville.
- Castaño-Villa GJ. 2005. Áreas protegidas, criterios para su selección y problemáticas en su conservación. *Boletín Científico, Centro de Museos, Museo de Historia Natural* 10:79–102.
- Castillo C. 2015. Distribución y abundancia del ocelote (*Leopardus pardalis*) en el sur de la Sierra Madre Oriental. Tesis de Licenciatura. México. BUAP.
- Castro-Reséndiz CA, Otero-Colina G, Quijano-Carranza JÁ, Martínez-Meyer E, González-Hernández H, Cuellar-Zambrano C, et al. 2021. Potential areas for the establishment of citrus leprosis virus vectors, *Brevipalpus spp.*, in Mexico. *Experimental Applied Acarology* 84:365–388.
- Clauzel C, Bannwarth C, y Foltete JC. 2015. Integrating regional-scale connectivity in habitat restoration: An application for amphibian conservation in eastern France. *Journal for Nature Conservation* 23:98–107.
- Clavijo A, y Ramírez GF. 2009. Taxonomía, distribución y estado de conservación de los felinos suramericanos: revisión monográfica. *Boletín Científico Centro de Museos. Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural* 13:43–60.
- Challenger A, y Dirzo R. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En: Estado de conservación y tendencias de cambio. México, Conabio. p. 37–73.
- Chardon JP, Adriaensen F, Matthysen E. 2003. Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology* 18, 561–573.
- Charre-Medellín JF, Monterrubio-Rico TC, Guido-Lemus D, y Mendoza E. 2015. Patrones de distribución de felinos silvestres (*Carnivora: Felidae*) en el trópico seco del Centro- Occidente de México. *Revista de Biología Tropical* 63(3):783-797.
- Chase JM, y Leibold MA. 2011. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. Chicago, IL, Estados Unidos de América: University of Chicago Press.
- Ceballos G, y Ehrlich PR. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* 296(5569):904–7.
- Ceballos G, Martínez L, Espinoza E, Bezaury-Creel J, y Dirzo, R. 2010. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica, México.
- Chinchilla FA. 1994. La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*), el manigordo (*Leopardus pardalis*) (Carnivora, Felidae) y dos métodos de

- evaluación de su abundancia relativa en el Parque Nacional Corcovado. Costa Rica; *Revista de Biología Tropical* 45:1223-1229.
- Correa Ayram., Andrés C, Mendoza ME, y Granados E. 2014. Análisis del cambio en la conectividad estructural del paisaje (1975-2008) de la cuenca del lago Cuitzeo. *Revista de Geografía* (59):7–23.
- Correa-Ayram CA. 2012. Análisis del cambio en la conectividad del paisaje (1975-2008) de la cuenca del Lago Cuitzeo, Michoacán como marco para la identificación de escenarios de conservación. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas [CONANP]. 2019. Gobierno de México.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad [CONABIO]. 2011. La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado. México. Puebla, México.
- Cossíos ED, Alcázar P, Fajardo U, Chávez K, Alfaro-Shigueto J, y Al E. 2012. El orden Carnivora (Mammalia) en el Perú: Estado del conocimiento y prioridades de investigación para su conservación. *Revista Peruana de Biología* 19(1):17-26.
- Crawshaw PG. 1995. Comparative ecology of ocelote (*Felis pardalis*) and Jaguar (*Panthera onca*) in a Protected Subtropical Forest in Brazil and Argentina. Gainesville. University of Florida.
- Crooks KR, Burdett CL, Theobald DM, Rondinini C, y Boitani L. 2011. Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366:2642–2651
- Crooks KR, y Sanjayan M. 2006. *Connectivity Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Cruz JA, Alarcón-D I, Figueroa-Castro DM, y Castañeda-Posadas C. 2021. Fossil pigmy rattlesnake inside the mandible of an American mastodon and use of fossil reptiles for the paleoclimatic reconstruction of a Pleistocene locality in Puebla, Mexico. *Quaternary International* 574:116–26.
- Cruz-Cárdenas G, López-Mata L, Ortiz-Solorio CA, Villaseñor JL, Ortiz E, Silva JT, et al. 2014. Interpolation of Mexican soil properties at a scale of 1: 1,000,000. *Geoderma* 213:29–35.
- De Moraes M, y Viveiros CE. 2012. Does environmental suitability explain the relative abundance of the tailed tailless bat, *Anoura caudifer*. *Anoura caudifer?*. *Natureza and Conservação* 10:221–227.
- Dickson BG, Roemer GW, McRae BH, y Rundall JM. 2013. Models of regional habitat quality and connectivity for pumas (*Puma concolor*) in the southwestern United States. *PLOS ONE* 9(1): e81898
- Dueñas-López G, Rosas Rosas OC, Chapa-Vargas L, Bender LC, Tarango-Arámbula LA, Martínez-Montoya JF, et al. 2015. Connectivity among jaguar populations in the Sierra Madre Oriental, México. *Therya* 6(2):449–468.
- Dunning JB, Danielson BJ, y Pulliam HR. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65(1):169-175.
- Durán EY, Leopoldo G, García Eduardo P, y Luis Z. 2002. El paisaje en ecología. *Ciencias* 67: 44-50.

- Escalante T, y Martínez-Meyer E. 2013. Ecological niche modeling and wildlife management units (UMAS): an application to deer in Campeche, Mexico. Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 6:183–91.
- Escalante T, Rodríguez G, y Morrone JJ. 2005. Las provincias biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:199–205.
- Etter A. 1991. *Ecología del Paisaje: un marco de integración para los levantamientos ecológicos*. IGAC, Bogotá.
- Etter A. 2002. *Introducción a la Ecología del Paisaje. Un Marco de Integración para los Levantamientos Ecológico*. Bogotá
- Ewers RM, y Didham RK. 2005. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81(1):117–42.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, et al. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes: Heterogeneity and biodiversity. *Ecology Letters* 14(2):101–12.
- Fahrig L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40(9):1649–63.
- Fahrig L, y Merriam G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8(1):50–9.
- Franklin JF, y Lindenmayer DB. 2009. Importance of matrix habitats in maintaining biological diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (2):349–50.
- Franklin AB, Noon BR, y George TL. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* 25:20–9.
- Fernández-Ruiz N, y Estrada-Peña A. 2021. Towards New Horizons: Climate trends in Europe increase the environmental suitability for permanent populations of *Hyalomma marginatum* (Ixodidae). *Pathogens* 10(2):95.
- Fick, S. E., e Hijmans, R. J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* 37(12): 4302-4315.
- Fischer J, B. y Lindenmayer D. 2006. Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* 112(2):473–80.
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, et al. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309 (5734):570–4.
- Ford JD, McDowell G, y Jones J. 2014. The state of climate change adaptation in the Arctic. *Environmental Research Letters* 9(10):104005.
- Forman RTT. 1995. *Land Mosaics. The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Forman, RTT y Godron, M. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley and Sons Ltd., New York.
- Galindo-Aguilar RE, Pérez Hernández MJ, Reynoso Santos R, Rosas Rosas O, y González Gervacio C. 2019. Cambio de uso de suelo, fragmentación del paisaje y la conservación de *Leopardus pardalis* Linnaeus, 1758. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 10(52): 149-169.

- Gallina S, Mandujano S, y Espino-Barros O. 2014. Monitoreo y manejo del venado cola blanca: Conceptos y métodos. Vol. 220.
- Gallo G. el ocelote: un felino en peligro de extinción. Inecol.mx. [citado el 11 de septiembre de 2023]. Disponible en: <https://www.inecol.mx/inecol/index.php/es/2017-06-26-16-35-48/17-ciencia-hoy/241-el-ocelote-un->
- García-Feced C, Saura S, y Elena-Rosselló R. 2010. Assessing the effect of scale on the ability of landscape structure metrics to discriminate landscape types in Mediterranean forest districts. *Forest Systems* 19(2):129.
- Garshelis DL. 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance. En: Boitani L, Fuller TK, eds. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. New York: Columbia University Press; New York. p.111–64.
- Grilo C, Bissonette JA, y Santos-Reis M. 2009. Spatial-temporal patterns in Mediterranean carnivore road casualties: consequences for mitigation. *Biological Conservation* 142(2):301–13.
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*. 34:427–33.
- Guisan A, y Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8(9):993–1009.
- Guisan A, Zimmermann NE. 2000 Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*. 135(2–3):147–86.
- Gurrutxaga San Vicente M, y Valencia PJ. 2008. Ecología del Paisaje. Un marco para el estudio integrado de la dinámica territorial y su incidencia en la vida silvestre. *Estudios Geográficos* 69(265):519–43.
- Gustafson EJ, Murphy NL, y Crow TR. 2001. Using a GIS model to assess terrestrial salamander response to alternative forest management plans. *Journal Environmental Management* 63(3):281–92.
- Hanski IA, y Gaggiotti OE. 2004.. *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. San Diego, CA, Estados Unidos de América: Academic Press.
- Harary F, y Schwenk AJ. 1972. Evolution of the path number of a graph: covering and packing in graphs. *Graph Theory and Computing*. Elsevier. p. 39–45.
- Harrison S, y Bruna E. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure?. *Ecography* 22(3):225–32.
- Hernández-Flores SD, Vargas-Licona G, Sánchez-Rojas G. 2013. First records of the ocelot (*Leopardus pardalis*) in the state of Hidalgo, Mexico. *Therya* 4:99–102.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, y Jarvis A. 2005. Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society* 25(15):1965–78.
- Hilty J, Worboys GL, Keeley A, Woodley S, Lausche BJ, y Locke H. 2021. Lineamientos para la conservación de la conectividad a través de redes y corredores ecológicos. IUCN, International Union for Conservation of Nature.
- Hirzel AH, y Lay G. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45(5):1372–81.

- Hof C, Rahbek C, y Araújo MB. 2010. Phylogenetic signals in the climatic niches of the world's amphibians. *Ecography* 33(2):242–50.
- Huggett RJ. 2007. *Fundamentals of Geomorphology*. New York.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415–27.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática [INEGI]. 2005. *Marco Geoestadístico Municipal*. México.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2019). *Conjunto de Datos Vectoriales de Uso de Suelo y Vegetación, Serie VII, 1: 250 000*. México: Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- Jackson HB y Fahrig L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale?: Is research conducted at optimal scales? *Global Ecology and Biogeography* 24(1):52–63.
- Jackson HB y Fahrig L. 2012. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology* 27:929–941
- Jiménez-Ramírez J, y López-Arévalo H. 2021. Análisis de conectividad del paisaje para tres especies de mesodepredadores altoandinos como herramienta para su conservación. *Revista de geografía Norte Grande* (80):271–91.
- Johnson CJ, y Gillingham MP. 2005. An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning. *Environmental Conservation*. 32(2):117–28.
- Junta de Andalucía. 2002. La fragmentación del paisaje como principal amenaza a la integridad del funcionamiento del territorio. *Integración Territorial de Espacios Naturales Protegidos y Conectividad Ecológica En Paisajes Mediterráneos* 27–99.
- Kattan G, Naranjo LG, y Para H. 2008. *Regiones biodiversas. Herramientas para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas*. Cali: Fundación Eco Andina.
- Kass JM, Muscarella R, Galante PJ, Bohl CL, Pinilla-Buitrago GE, Boria RA, et al. 2021. ENMeval 2.0: Redesigned for customizable and reproducible modeling of species' niches and distributions. *Methods in Ecology and Evolution* 12(9):1602–8.
- Kass JM, Vilela B, Aiello-Lammens ME, Muscarella R, Merow C, y Anderson RP. 2018. Wallace: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. *Methods in Ecology and Evolution* 9(4):1151–6.
- Laak LL. 1991. *Ecology of the ocelot (Felis pardalis) in south Texas*. Kingsville.
- Lambeck RJ. 1997. Focal species: A multi-species umbrella for nature conservation: *Conservation Biology* 11(4):849–56.
- Larson MA, Dijak WD, Thompson FR, y Millsbaugh JJ. 2003. *Landscape-level habitat suitability models for twelve species in southern Missouri*. St. Paul, Minnesota. USDA Forest Service - General Technical Report. NC-233.
- Larue MA, y Nielsen CK. 2008. Modelling potential dispersal corridors for cougars in midwestern North America using least-cost path methods. *Ecological Modelling* 212(3–4):372–81.

- Leija EG, y Mendoza ME. 2021. Estudios de conectividad del paisaje en América Latina: retos de investigación. *Madera y bosques* 27(1): e2712032.
- López H. 2010. Efecto de la pérdida de conectividad del bosque mesófilo de montaña en la diversidad de mamíferos medianos en la cuenca alta del río La Antigua, Veracruz. Tesis Doctoral. INECOL, A. C.
- Ludlow ME, y Sunquist ME. 1987. Ecology and behavior of ocelots in Venezuela. *National Geographic Research* 3:447–61.
- Maciel-Mata CA, Manríquez-Morán N, Octavio-Aguilar P, y Sánchez-Rojas G. 2015. El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria* 25(2):3–19.
- McGarigal K, Cushman SA, Neel MC, y Ene E. 2002. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts. Amherst.
- McGarigal K, y Marks BJ, 1995. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- McGarigal K, y McComb WC. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecological Monographs* 65(3):235–60.
- McRae BH, y Beier P. 2007. Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(50):19885–90.
- McRae BH, Dickson BG, Keitt TH, y Shah VB. 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology* 89(10):2712–24.
- Martínez E. 1997. Estudio ecológico del ocelote (*Leopardus pardalis*) en la zona de Chamela, Jalisco, México. Jalisco, México; Tesis de Maestría. UNAM, México.
- Martínez-Calderas JM, Hernández-Saintmartín AD, Rosas-Rosas OC, Palacio-Núñez J, Villordo-Galván JA, y Olivera-Méndez A. 2016. Potential distribution of margay (*Leopardus wiedii*, Schinz, 1821) in Northeastern Mexico. *Therya* 7(2):241–55
- Martínez-Calderas JM, Rosas-Rosas OC, Palacio-Núñez J, Martínez-Montoya JF, Olmos-Oropeza G, Tarango-Arámbula LA. 2015. Potential distribution of the ocelot (*Leopardus pardalis*) in Northeastern Mexico. *Therya* 6(3):545–58.
- Martínez-Meyer E, Peterson AT, Servín JI, y Kiff LF. 2006. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx* 40(4): 411-418.
- Meraz J, Lobato-Yáñez B, González-Bravo B. 2010. El Ocelote (*Leopardus pardalis*) y Tigrillo (*Leopardus wiedii*) en la costa de Oaxaca. *Ciencia y Mar* 14(41):3–55.
- Merrill T, Mattson DJ, Wright RG, y Quigley HB. 1999. Defining landscapes suitable for restoration of grizzly bears *Ursus arctos* in Idaho. *Biological Conservation* 87(2):231–48.
- Mitchell SA, Morales-Mejía FM, y Arroyo-Cabrales J. 2005. Estudio comparativo de algunos elementos de las extremidades de las familias Felidae y Canidae (Mammalia, Carnivora). *Oikos* 110(2):75–84.

- Morrison ML, Marcot BG, y Mannan RW. 1998. Wildlife habitat relationships: concepts and applications. Madison, Wisconsin: The University of Wisconsin Press.
- Morrison ML, Block WM, y Strickland MD. 2008. Wildlife study design. Nueva York, NY, Estados Unidos de América: Springer.
- Navarro-Martínez A, Ellis EA, Hernández-Gómez I, Romero-Montero JA, y Sánchez-Sánchez O. 2018. Distribution and abundance of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) on the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science* 11:1–17.
- Nagy-Reis M, Oshima JE de F, Kanda CZ, Palmeira FBL, de Melo FR, Morato RG, et al. 2020. Neotropical Carnivores: a data set on carnivore distribution in the Neotropics. *Ecology* 101(11).
- Naveh Z, y Lieberman AS. 2013. Landscape ecology: Theory and application. Springer Science & Business Media.
- Norma Oficial Mexicana. NOM-059-ECOL-1994. 1994. Diario Oficial de la Federación. Tomo CDLXXXVIII. (10):2–60
- Noss R. 2002. Landscape connectivity: Different functions at different scales. U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D.C., EPA/600/D-90/079.
- Oliveira D, Tortato TG, Silveira MA, Kasper L, Mazim CB, Lucherini FD, et al. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. En: Macdonald DW, y Loveridge AJ, (eds). *Biology and conservation of wild felids*. Oxford University Press. Nueva York. p. 559–96.
- Ordóñez-Gómez JD, Arroyo-Rodríguez V, Nicasio-Arzeta S, y Cristóbal-Azkarate J. 2015. Which is the appropriate scale to assess the impact of landscape spatial configuration on the diet and behavior of spider monkeys?: Scale of Landscape Effects in Spider Monkeys. *American Journal Primatology* 77(1):56–65.
- Osorio-Olvera LA, Falconi M, y Soberón J. 2016. Sobre la relación entre idoneidad del hábitat y la abundancia poblacional bajo diferentes escenarios de dispersión. *Revista mexicana de biodiversidad* 87(3):1080–8.
- Palomares F, Ferreras P, Delibes M, y Fedriani JM. 1996. Spatial relationships between the Iberian lynx and other carnivores in an area of Southwestern Spain. *Journal of Applied Ecology* 33:5–13.
- Paulucci J. 2018. El ensamble de carnívoros medianos y pequeños de la reserva de recursos la fidelidad (chaco): estado poblacional y su relación con variables ambientales. Tesina (Grado en Ciencias Biológicas)-Universidad Nacional de Córdoba. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Centro de Zoología Aplicada. U.N.C.
- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37(1):637–69.
- Pascual-Hortal L, y Saura S. 2008. Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research* 127:23–31.

- Pérez-Irineo G, y Santos-Moreno A. 2010. Diversidad de una comunidad de mamíferos carnívoros en una selva mediana del noreste de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* 26(3):721–36.
- Pickett STA, y Cadenasso ML. 1995. Landscape ecology: Spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* 269(5222):331–4.
- Pinilla-Buitrago GE, Rojas-Rojas AV, Liévano-Latorre LF, y Ramírez-Chaves HE. 2014. Los carnívoros terrestres y semiacuáticos continentales de Colombia. Guía de Campo. Suárez-Castro FFE, Ramírez-Chaves HE, eds.;78–103.
- Ramírez-Pulido J, González-Ruiz N, y Genoways HH. 2005. Carnivores from the Mexican state of Puebla: distribution, taxonomy, and conservation. *Mastozoología Neotropical* 12(1):37–52.
- Ramírez-Bravo OE, Bravo-Carrete E, Hernández-Santín C, Schinkel-Brault S, y Chris K. 2010. Ocelot (*Leopardus pardalis*) distribution in the state of Puebla, Central Mexico. *Therya* 1(2):111–20.
- Rabinowitz A, Zeller KA. 2010. A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. *Biological Conservation* 143(4):939–45.
- Riojas-López ME, Mellink E, Alamanzor-Rojas DH. 2019. Estado del conocimiento de los carnívoros nativos (Carnivora: Mammalia) en un paisaje antropizado del Altiplano Mexicano: el caso de los Llanos de Ojuelos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90(0).
- Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL, Wilmers CC, Ritchie EG, Hebblewhite M, et al. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343(6167).
- Rogers LL, y Allen AW. 1987. Habitat suitability index models: black bear, Upper Great Lakes Region. U.S. Fish and Wildlife Service. Biological Report 82(10).
- Ruiz LA. 1987. Cafeticultura y economía campesina en una comunidad totonaca de la Sierra Norte de Puebla. Tesis: Antropólogo. Escuela Nacional de Antropología e Historia INAHSEP.
- Rudnick, Deborah A.; Ryan, Sadie J.; Beier, Paul; Cushman, Samuel A.; Dieffenbach, Fred; Epps, Clinton W.; Gerber, Leah R.; Hartter, Joel; Jenness, Jeff S.; Kintsch, Julia; Merenlender, Adina M.; Perkl, Ryan M.; Preziosi, Damian V.; Trombulak, y Stephen C. 2012. The role of landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities. *Issues in Ecology* (16):1–23.
- Salazar E, Mendoza J, y Hidalgo-Mihart M. 2017. Evaluación de la conectividad del paisaje en la región Puuc-Chenes, México, con base en los requerimientos de hábitat del jaguar (*Panthera onca*). *Investigaciones geográficas. Boletín del Instituto de Geografía* 92:101-115.
- Sánchez-Cordero V, Botello F, Flores-Martínez JJ, Gómez-Rodríguez RA, Guevara L, Gutiérrez-Granados G, et al. 2014. Biodiversity of Chordata (Mammalia) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:S496–504.
- Sánchez O, Vega E, Peters E, y Monroy-Vilchis O. 2003. Conservación de ecosistemas templados de montaña en México. Instituto Nacional de Ecología México.

- Saunders DA, Hobbs RJ, y Margules CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5(1):18–32.
- Saura S, y Pascual-Hortal L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* 83(2–3):91–103.
- Saura S, y Torné J. 2009. Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling y Software* 24(1):135–9.
- San Vicente MG, y Valencia PJL. 2008. Ecología del Paisaje. Un marco para el estudio integrado de la dinámica territorial y su incidencia en la vida silvestre. *Estudios geográficos* 69(265):519–43.
- Segura W. 1998. GIS methodologies for developing conservation strategies: tropical forest recovery and wildlife management in Costa Rica. New York: Columbia University Press.
- Seiler A. 2001. Ecological Effects of Roads: A review. Introductory Research Essay Department of Conservation Biology.
- Servín J. 2013. Perspectivas de estudio, conservación y manejo de los Carnívoros en México. *Therya* 4(3):427-430.
- Secretaria del Medio Ambiente Y Recursos Naturales [SEMARNAT]. 2018. Programa de Acción para la Conservación del Ocelote (*Leopardus pardalis*), Margay (*Leopardus wiedii*) y Jaguarundi. México.
- Silveira Donaduzzi DS da, Colomé Beck CL, Heck Weiller T, Nunes da Silva Fernandes M, y Viero V. 2015. Grupo focal y análisis de contenido en investigación cualitativa. *Index de Enfermería* 24(1-2), 71-75.
- Silverio Polo L, y Ramírez-Bravo OE. 2014. Registro de la presencia de mamíferos medianos en dos zonas del municipio de Cuetzalán. *Therya* 5:855–60.
- Singleton, Peter H.; Gaines, William L.; Lehmkuhl, y John F. 2002. Landscape permeability for large carnivores in Washington: a geographic information system weighted-distance and least-cost corridor assessment. Res. Pap. PNW-RP-549. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 89 p
- Siqueira T, Bini LM, Cianciaruso MV, Roque FO, y Trivinho-Strixino S. 2009. The role of niche measures in explaining the abundance–distribution relationship in tropical lotic chironomids. *Hydrobiologia* 636(1):163–72.
- Soberón J, y Nakamura M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(2):19644–50.
- Soberón JM. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*;33(1):159–67.
- Storch I. 2003. Landscape ecology and resource management: linking theory with practice. *The Journal of Wildlife Management* 67:890.
- Store R, y Jokimäki J. 2003. A GIS-based multi-scale approach to habitat suitability modeling. *Ecological Modelling* 169(1):1–15.
- Summerville KS, y Crist TO. Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology*. 2001;82(5):1360–70.

- Sunquist M, Sunquist F. 2002. Wild cats of the world. Chicago, IL, Estados Unidos de América: University of Chicago Press.
- Sunquist ME, Sunquist F, y Daneke DE. 1989. Ecological separation in a Venezuelan Llanos carnivore community. En: Redford KH, Eisenberg J, eds. *Advances in Neotropical Mammalogy*. Gainesville, Florida: The Sandhill Crane Press. p. 197–232.
- Schneider LC, y Pontius R Jr. 2001. Modeling land-use change in the Ipswich watershed, Massachusetts, USA. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 85(1–3):83–94.
- Schivo F, Kandus P, Minotti P, y Quintana R. 2010. Mapa de aptitud ecológica potencial para el carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en la provincia de Corrientes, Argentina. *Argentina Rasadep* 1:83–100.
- Swenson JJ, y Franklin J. 2000. The effects of future urban development on habitat fragmentation in the Santa Monica Mountains. *Landscape Ecology* 15 (8):713–30.
- Torre I, y Arrizabalaga A. 2003. Estudio de la distribución y abundancia de carnívoros en el Parque Natural del Montnegre-Corredor mediante trampeo fotográfico. *Galemys* 15(1):31–44.
- Tewes ME, y Schmidly DJ. 1987. The neotropical felids: jaguar, ocelot, margay, and jaguarundi. *Wild furbearer management and conservation in North America*. (M. Novak, J. A. Baker, M. E. Obbard, y B. Mallock (eds.)). Ministry of Natural Resources, Ontario, Canadá.
- Tewksbury JJ, Levey DJ, Haddad NM, Sargent S, Orrock JL, Weldon A, et al. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(20):12923–6.
- Theobald DM. 2005 Landscape patterns of exurban growth in the USA from 1980 to 2020. *Ecology and Society* 10(1): 32.
- Tilman D, May RM, Lehman CL, y Nowak MA. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371(6492):65–6.
- Tischendorf L. 2001. Can landscape indices predict ecological processes consistently? *Landscape Ecology* 16(3):235–54.
- Turner MG, Wear DN, y Flamm RO. 1996. Land ownership and land-cover change in the southern Appalachian highlands and the Olympic peninsula. *Ecological Applications* 6(4):1150–72.
- Turner MG, O'Neill RV, Gardner RH, y Milne BT. 1989. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology*;3:153–62.
- Trzcinski MK, Fahrig L, y Merriam G. 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications* 9(2):586–93.
- Taylor P, Fahrig L, Henein K, y Merriam G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68(3):571–3.
- Urban D, y Keitt T. 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology* 82(5):1205–18.
- Van der Zee D, y Zonneveld IS. 2001. Landscape ecology applied in land evaluation, development and conservation: Some worldwide selected examples.

- Enschede: International Institute for Geo-Information Science and Earth Observation. (ITC Publication; IALE Publication: International Association for Landscape Ecology.
- Villard M-A, Trzcinski MK, y Merriam G. 1999. Fragmentation effects on forest birds: Relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation Biology* 13(4):774–83.
- Visconti P, y Elkin C. 2009. Using connectivity metrics in conservation planning - when does habitat quality matter? *Diversity and Distributions* 15(4):602–12.
- Wang J, Xu L, y Wang E. 2008. Potential landscape and flux framework of nonequilibrium networks: Robustness, dissipation, and coherence of biochemical oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(34):12271–6.
- Warren DL. 2012. In defense of ‘niche modeling. *Trends in ecology & evolution*.;27(9):497–500.
- Warren DL, y Seifert SN. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological applications* 21(2):335–42.
- Westphal C, Steffan-Dewenter I, y Tscharrntke T. 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale: Flowering crops enhance pollinator densities. *Ecology Letters* 6(11):961–5.
- Wiens JJ, y Graham CH. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:519–39.
- Zunino M, y Palestrini C. 1991. El concepto de especie y la biogeografía. *Anales de Biología* 17:85-88.