



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACA

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Patrones geográficos de la abundancia poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) mediante el enfoque de la Distancia al Centroides del Nicho en el corredor biológico APFF Laguna de Términos–RB Calakmul, Campeche

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A :

GEORGINA BERENICE JIMÉNEZ CERVANTES

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER

EDO. DE MÉXICO, MÉXICO

2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ÍNDICE

RESUMEN	1
I. INTRODUCCIÓN	3
1.1 <i>La teoría del nicho ecológico</i>	4
1.2 <i>El hipervolumen n-dimensional Hutchinsoniano</i>	4
1.3 <i>La estructura interna del nicho ecológico de Maguire</i>	7
1.4 <i>La distribución de la abundancia de Brown y la hipótesis del centro-abundante</i>	9
1.5 <i>Modelos de nicho ecológico y la distribución de la abundancia</i>	11
1.6 <i>Distancia al Centroide del Nicho</i>	14
1.7 <i>El venado cola blanca y el pecarí de collar en el corredor biológico APFF Laguna de Términos–RB Calakmul</i>	16
II. OBJETIVOS	19
General.....	19
Específicos.....	19
III. HIPÓTESIS.....	19
IV. ESPECIES DE ESTUDIO	20
4.1 <i>El venado cola blanca (Odocoileus virginianus)</i>	20
4.2 <i>El pecarí de collar (Pecari tajacu)</i>	25
V. ÁREA DE ESTUDIO.....	29
VI. MÉTODOS.....	32
6.1 <i>Obtención, generación y selección de información</i>	32
6.1.1 <i>Obtención de registros de presencia</i>	32
6.1.2 <i>Estimación de la abundancia poblacional</i>	33
6.1.3 <i>Obtención y generación de variables ecológicas</i>	34
6.1.4 <i>Selección de variables ecológicas</i>	35
6.2 <i>Modelado de nicho ecológico</i>	35
6.2.1 <i>Modelos de nicho ecológico e influencia de las variables ecológicas</i>	35
6.2.2 <i>Validación de los modelos de nicho ecológico</i>	37
6.3 <i>Patrones geográficos de la abundancia poblacional</i>	38
6.3.1 <i>Implementación del enfoque de Distancia al Centroide del Nicho</i>	38
6.3.2 <i>Evaluación de la relación abundancia-Distancia al Centroide del Nicho</i>	39
VII. RESULTADOS.....	40

7.1	<i>Obtención de registros de presencia y estimación de la abundancia poblacional</i>	40
7.2	<i>Selección de variables ecológicas</i>	40
7.3	<i>Modelos de nicho ecológico</i>	40
7.4	<i>Validación de los modelos de nicho ecológico</i>	41
7.5	<i>Influencia de las variables ecológicas</i>	46
7.6	<i>Patrones geográficos de la abundancia poblacional</i>	54
VIII.	DISCUSIÓN	61
8.1	<i>Extensión del área de estudio</i>	62
8.2	<i>Modelos de nicho ecológico</i>	63
8.3	<i>VARIABLES ECOLÓGICAS</i>	66
8.4	<i>Estimación de la abundancia y otros factores</i>	70
8.5	<i>Ventajas y aplicaciones del enfoque de la distancia al centroide del nicho</i>	73
IX.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	76
	ANEXOS	79
	LITERATURA CITADA.....	91

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Nicho fundamental tridimensional.....	5
Figura 2.	Dos nichos fundamentales tridimensionales que se superponen.....	5
Figura 3.	Dualidad de Hutchinson.....	6
Figura 4.	Rango de tolerancia determinado por las características intrínsecas de la especie.....	8
Figura 5.	Estructura interna del nicho ecológico en dos dimensiones.....	9
Figura 6.	Centroide del nicho ecológico tridimensional.....	9
Figura 7.	Distribución actual del venado cola blanca (<i>Odocoileus virginianus</i>).....	22
Figura 8.	Distribución actual del pecarí de collar (<i>Pecari tajacu</i>).....	26
Figura 9.	Área de estudio en el corredor biológico APFF Laguna de Términos–R B Calakmul.....	30
Figura 10.	Tipos de clima en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul.....	31
Figura 11.	Zonas y transectos de muestreo.....	33
Figura 12.	ROC tradicional y ROC parcial.....	38
Figura 13.	Modelos de nicho ecológico MaxEnt y ENFA para el venado cola blanca en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul.....	42
Figura 14.	Distribución potencial del venado cola blanca en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul de acuerdo con los algoritmos MaxEnt y ENFA.....	43
Figura 15.	Modelos de nicho ecológico MaxEnt y ENFA para el pecarí de collar en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul.....	44
Figura 16.	Distribución potencial del pecarí de collar en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul de acuerdo con los algoritmos MaxEnt y ENFA.....	45
Figura 17.	Prueba Jackknife para el venado cola blanca.....	50
Figura 18.	Prueba Jackknife para el pecarí de collar.....	50
Figura 19.	Curvas de respuesta generadas por MaxEnt para el venado cola blanca.....	51
Figura 20.	Curvas de respuesta generadas por MaxEnt para el pecarí de collar.....	52
Figura 21.	Abundancia poblacional como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para el venado cola blanca y el pecarí de collar.....	56

Figura 22. DNC y patrón geográfico de la abundancia poblacional estimada del venado cola blanca con base en el modelo MaxEnt	57
Figura 23. DNC y patrón geográfico de la abundancia poblacional estimada del venado cola blanca con base en el modelo ENFA.....	58
Figura 24. DNC y patrón geográfico de la abundancia poblacional estimada del pecarí de collar con base en el modelo MaxEnt	59
Figura 25. DNC y patrón geográfico de la abundancia poblacional estimada del pecarí de collar con base en el modelo ENFA.....	60
Figura 26. Efecto sobre la DNC al considerar diferentes conjuntos de variables ambientales	70

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Variables ecológicas utilizadas para modelar el nicho ecológico del venado cola blanca y del pecarí de collar.....	48
Cuadro 2. Estimado heurístico del porcentaje de contribución relativa de las variables ecológicas al modelo MaxEnt del venado cola blanca.....	49
Cuadro 3. Estimado heurístico del porcentaje de contribución relativa de las variables ecológicas al modelo MaxEnt del pecarí de collar	49
Cuadro 4. Contribución de las variables ecológicas a la marginalidad, especialización y a la información explicada del modelo ENFA para el venado cola blanca	53
Cuadro 5. Contribución de las variables ecológicas a la marginalidad, especialización y a la información explicada del modelo ENFA para el pecarí de collar	53
Cuadro 6. Evaluación de la relación distancia al centroide del nicho-abundancia poblacional para el venado cola blanca y el pecarí de collar	55

RESUMEN

El entendimiento de los patrones geográficos de la abundancia poblacional de las especies ha sido un tema importante en ecología durante años, ya que en él subyacen algunas de las cuestiones más fundamentales en este campo. En particular, es relevante en el desarrollo y seguimiento de planes de conservación, manejo de especies y selección de áreas de protección. Sin embargo, las estimaciones a escala regional o mayor son limitadas debido a que estos estudios son costosos y a menudo requieren de largos periodos de tiempo. Recientemente, Martínez-Meyer *et al.* (2013) propusieron un enfoque denominado Distancia al Centroide del Nicho (DNC) para predecir la distribución de la abundancia poblacional de las especies sobre amplias extensiones geográficas, que sólo requiere datos de presencia, un conjunto de variables ambientales y modelos de nicho ecológico. Su fundamento se encuentra en la teoría del nicho ecológico y su estructura interna. Bajo este enfoque, las condiciones ecológicas óptimas para una especie se encuentran hacia el centroide de su nicho multidimensional y se reducen con la distancia desde este punto. De manera que en el espacio geográfico los sitios que se encuentren más cerca del centroide ecológico albergaran mejores condiciones para la especie y en consecuencia mayores abundancias. El objetivo de este estudio fue probar la relación de la abundancia poblacional con la DNC para así generar modelos de los patrones geográficos de la abundancia poblacional para el venado cola blanca y el pecarí de collar en una zona del corredor biológico APFF Laguna de Términos–RB Calakmul en el estado de Campeche. Como se esperaba, se encontró una relación inversa significativa entre la abundancia y la DNC para ambas especies. Los modelos obtenidos mostraron que el corredor biológico cuenta con diferentes sitios que potencialmente pueden albergar altas abundancias de ambas especies. Los resultados también mostraron que una gran proporción del corredor biológico alberga condiciones adecuadas para que potencialmente estas especies ocurran. Esta probabilidad aumenta en zonas de baja elevación o planicies en donde existe una marcada estacionalidad climática con niveles altos de lluvia en la temporada húmeda y bajos durante la época seca, y con una densidad de vegetación alta. En conclusión, el enfoque de la Distancia al Centroide del Nicho es un estimador práctico, económico y fiable para predecir los patrones geográficos de la abundancia poblacional de estas especies que puede proporcionar información para el diseño de estrategias de priorización espacial para la conservación.

I. INTRODUCCIÓN

La variación de la abundancia de las especies a través del espacio geográfico ha sido un tema importante en ecología durante años, ya que en ella subyacen algunas de las cuestiones más fundamentales en este campo, incluyendo las causas de los límites de la distribución de las especies, el flujo de genes, la dinámica de poblaciones, entre otras (Brown, 1984; Brown *et al.*, 1995; Brown *et al.*, 1996; Sagarin y Gaines, 2002*b*; Sagarin *et al.*, 2006). En particular, es relevante en el campo de la biología de la conservación y sus aplicaciones van desde la predicción del riesgo de extinción (Lomolino y Channell, 1995), la evaluación del impacto de especies invasoras (Kulhanek *et al.*, 2011), el manejo y conservación de especies amenazadas y/o raras (Welsh *et al.*, 1996; Figueiredo y Grelle, 2009), hasta la planeación y evaluación de áreas de protección (Brown *et al.*, 1995; Gillingham *et al.*, 2015).

En principio, es ampliamente conocido que la abundancia no se distribuye uniformemente a través del espacio. En general, dentro de su área de distribución geográfica las especies son relativamente abundantes en pocos lugares, mientras que son escasas en la mayoría de los sitios. Esta distribución agregada de la abundancia no es aleatoria, y refleja la relación de una especie con su ambiente. De lo que se desprende, que para cada especie debe haber sitios más favorables donde la abundancia poblacional puede ser maximizada debido a la combinación de variables ambientales que se corresponden mejor con sus requerimientos (Brown, 1984; Brown *et al.*, 1995; Brown *et al.*, 1996). Así, la variación espacial de la abundancia poblacional de una especie refleja la variación de los factores ambientales que influyen en su reproducción y sobrevivencia (Brown, 1984; Brown *et al.*, 1995; Brown *et al.*, 1996; Ives y Klopfer, 1997).

Sin embargo, a pesar de la evidente importancia en ecología teórica y aplicada, el entendimiento de los patrones geográficos de la abundancia ha sido una tarea difícil, ya que se trata de una compleja expresión espacial y temporal de diversos factores actuando a diferentes escalas y con diferente intensidad (Brown *et al.*, 1996; Denoël y Lehmann, 2006; Peterson *et al.*, 2011). Además, las estimaciones de la abundancia a escala regional o mayor son costosas y a menudo requieren de largos periodos de tiempo (Yi y He, 2014; Martin *et al.*, 2015). A este respecto, la teoría del nicho ecológico ha proporcionado información importante en la comprensión de la variación de la abundancia a través del espacio geográfico.

1.1 **La teoría del nicho ecológico**

El nicho ecológico es un concepto integrador y central en ecología ya que describe la relación de los organismos con su ambiente (Leibold y Geddes, 2005; Milesi y Lopez de Casenave, 2005; Vázquez, 2005). Sin embargo, ha sido difícil contar con una definición clara y general debido a que han existido diferentes perspectivas e interpretaciones desde los primeros usos del término por Grinnell (1917*a,b*, 1924) y Elton (1927) (Chase y Leibold, 2003; Leibold y Geddes, 2005).

La concepción de Grinnell (1917*a,b*, 1924), surgió al analizar los factores que determinan la distribución de las especies bajo la perspectiva no sólo de la complejidad medioambiental, sino también de la importancia relativa de cada uno de sus factores y de las características propias de las especies. Es decir, las relaciones de las especies con su ambiente establecidas en una escala jerárquica en la que define al nicho como "*the ultimate unit, [which] is occupied by just one species or subspecies*" (Grinnell, 1924). Aunque Grinnell no formuló una definición formal del nicho, y no se refiere específicamente a factores ambientales físicos, su visión del nicho se centró en los requerimientos climáticos y de hábitat más específicos de las especies. Mientras que la concepción de Elton (1927) fue en relación a la estructuración de las comunidades con base principalmente en las relaciones tróficas y en cierta medida otros factores. De esta manera, Elton definió al nicho de un animal como "*its place in the biotic environment, its relations to food and enemies*". Es decir, Elton entendió el nicho como el papel funcional de un animal dentro de una comunidad: "*what is doing and not merely what it looks like*". Posteriormente, Hutchinson (1957, 1978) desarrolló una propuesta integradora que, modificada en menor o mayor grado (Jackson y Overpeck, 2000; Leibold y Geddes, 2005; Vázquez, 2005; Peterson *et al.*, 2011), ha permitido un desarrollo teórico de la ecología en las últimas seis décadas.

1.2 **El hipervolumen n -dimensional Hutchinsoniano**

Hutchinson (1957, 1978) sugirió que el nicho podía ser visto como un hipervolumen n -dimensional que define completamente las propiedades ecológicas de una especie. Primero, delimita un conjunto de factores ambientales fundamentales (principalmente químicos y físicos) para la sobrevivencia y reproducción de una especie, y que no son susceptibles de competencia, a los que denominó como ejes escenopoéticos. Los límites inferior y superior de cada eje están determinados por los rangos de tolerancia específicos de la especie. Estas variables y sus respectivos límites, definen una región en el espacio ambiental o hipervolumen n -dimensional, dentro del cual, cada

punto representa un conjunto de valores ambientales que permiten a las poblaciones de una especie existir indefinidamente. Este es el nicho fundamental N_1 o preinteractivo de la especie S_1 (Fig. 1).

Además, Hutchinson (1978) también definió otro conjunto de variables vinculadas directamente a la vida de los organismos y que son susceptibles de competencia (como los recursos), a las que llamó ejes bionómicos del nicho. De esta manera, si los nichos fundamentales de dos especies (S_1 y S_2) se solapan ($N_1 \cdot N_2$), se espera que en la parte del hipervolumen superpuesta ocurra una exclusión competitiva, y está región pasará a formar parte del nicho fundamental de una u otra especie o se repartirá entre las dos. Este nicho fundamental reducido por los efectos de la competencia es el nicho efectivo o postinteractivo (Fig. 2; Hutchinson 1957, 1978).

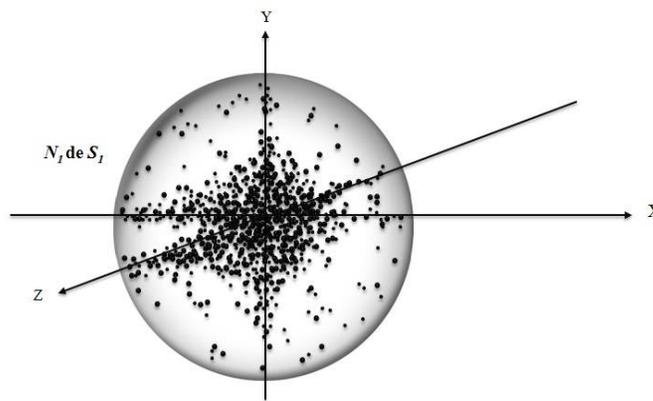


Figura 1. Nicho fundamental tridimensional. Cada eje (X, Y, Z) representa una variable ecológica abiótica fundamental para la especie o eje escenopoético del nicho (p. ej., temperatura, humedad, pH) en el espacio ecológico. Estas variables y sus respectivos límites delimitan una región o hipervolumen N_1 , denominado por Hutchinson como nicho fundamental o preinteractivo de la especie S_1 . Cualquier punto dentro de esta región define un conjunto de valores ambientales que permite a las poblaciones de una especie existir indefinidamente (Hutchinson, 1957).

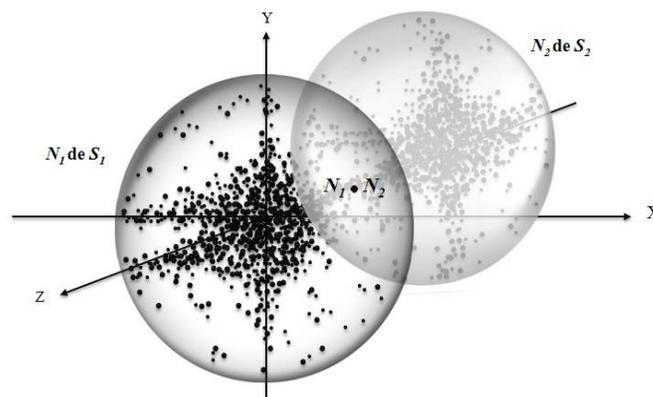


Figura 2. Dos nichos fundamentales tridimensionales que se superponen. Si los nichos fundamentales de S_1 y S_2 se solapan ($N_1 \cdot N_2$), tendrá lugar una exclusión competitiva. La zona de superposición se sumará al nicho de una u otra especie, o bien se dividirá entre ambas especies. La subregión del nicho fundamental disponible después de considerar los ejes bionómicos del nicho, será el nicho efectivo de la especie (Hutchinson, 1957).

La propuesta de Hutchinson tiene implicaciones de suma importancia. En primer lugar, el nicho dejó de ser considerado como una característica del ambiente y pasó a ser una propiedad intrínseca de las especies (Maguire, 1973; Peterson *et al.*, 2011). Segundo, hizo una distinción entre el espacio ecológico abstracto y su proyección física o biotopo, a lo que se le ha denominado como la “Dualidad de Hutchinson” (Fig. 3; Colwell y Rangel, 2009). En donde un punto en el espacio ambiental puede corresponder a más de un punto en el biotopo, pero un punto en el biotopo corresponde a un único punto en el espacio ambiental. Además, un subconjunto de puntos en el espacio ambiental pueden proyectarse en el espacio físico de manera esparcida. También es posible que no todos los puntos dentro del nicho se proyecten en un determinado biotopo, a lo que se le ha llamado el “nicho fundamental existente”, es decir, la parte del nicho fundamental que realmente existe en una región y tiempo determinados (Peterson *et al.*, 2011).

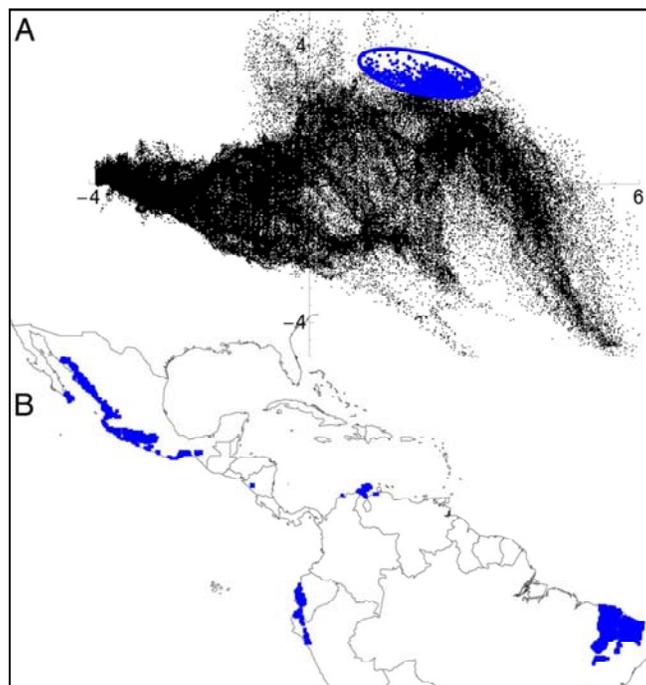


Figura 3. Dualidad de Hutchinson. (A) Espacio ambiental en dos dimensiones. La nube de puntos representa las combinaciones de los dos primeros componentes principales de 19 variables climáticas para toda el área. La elipse azul representa un nicho fundamental hipotético y los puntos azules dentro de ella, el nicho fundamental existente, es decir, la parte del nicho fundamental que está presente en esta área geográfica. (B) Espacio geográfico en dos dimensiones. Las áreas azules representan la proyección del nicho fundamental hipotético en el espacio geográfico (tomado de Soberón y Nakamura, 2009).

En tercer lugar, hizo una distinción entre las variables escenopoéticas para las cuales la competencia no ocurre y las variables bionómicas que pueden ser objeto de competencia. De manera implícita o explícita, otros autores han hecho distinciones similares. Por ejemplo, Peterson *et al.* (2011) distinguen dos tipos de variables. El primer tipo, incluye a las variables que influyen en la

adaptación de la especie, pero sin ser afectadas directamente por ella, denominadas como “variables escenopoéticas que no interactúan dinámicamente” o Grinnellianas. Es decir, variables tomadas como requisitos y que permanecen relativamente fijas independientemente de la abundancia de una especie, como pueden ser el clima, la topografía y algunas características del hábitat, cuya influencia sobre las especies es mayor a una escala regional o superior. En contraste, el segundo tipo incluye a las variables que interactúan dinámicamente con la especie (ya sea por consumo u otra modificación), tales como los recursos consumidos y las interacciones bióticas (no sólo la competencia), cuya influencia es mayor en escala local. A este tipo de variables también se les denomina Eltonianas.

Finalmente, Hutchinson reconoció que una de las limitaciones de su modelo era suponer que todos los puntos dentro del nicho fundamental implicaban la misma probabilidad de persistencia para la especie, y que todos los puntos fuera del hipervolumen implicaban una supervivencia igual a cero. Así, Hutchinson creyó que debería existir una parte del nicho con marcadas condiciones subóptimas cerca de los límites. Esta suposición fue abordada por Maguire (1973) casi veinte años después de la concepción del nicho de Hutchinson.

1.3 La estructura interna del nicho ecológico de Maguire

Con base en el modelo de Hutchinson, Maguire (1973) propone que el nicho tiene una estructura interna que se relaciona directamente con las condiciones ambientales en un sitio y momento particular. Así, Maguire (1973) definió al nicho como “*the genetically (evolutionarily) determined capacity (range of tolerance) and pattern of biological response of an individual, a species population, or the whole species to environmental conditions*”. Es decir, para cualquier eje del nicho (X), una especie sobrevive sólo dentro de un rango de valores determinados. Dentro de este rango, hay un punto en el que el desempeño de los organismos es máximo y disminuye conforme se acerca al límite superior (X_h) e inferior (X_i), más allá de los cuales los valores para esta variable son letales (Fig. 4; Odum, 1972; Maguire, 1973). Así, las respuestas biológicas y ecológicas (p. ej., tasa de natalidad, mortalidad y crecimiento) de una población pueden medirse en términos de rangos de tolerancia (Maguire, 1973).

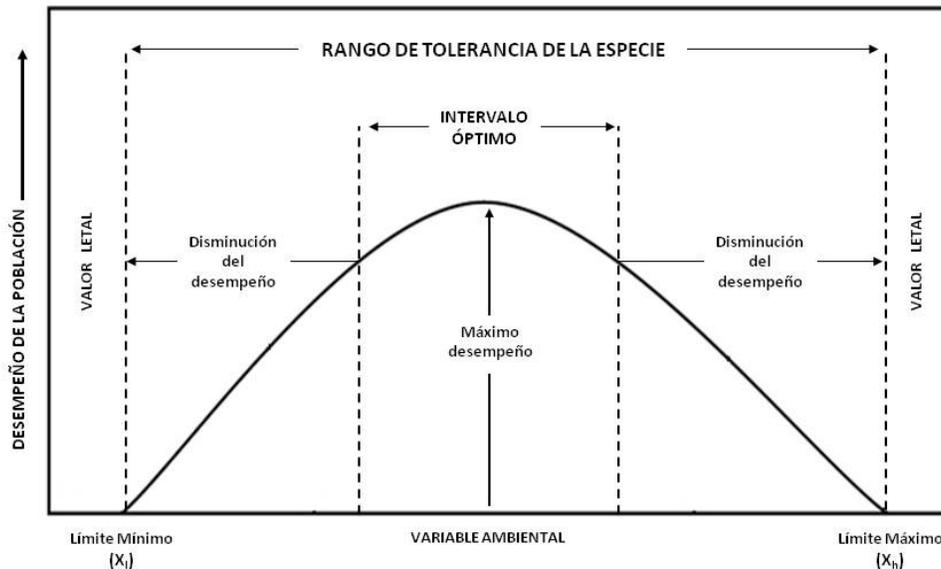


Figura 4. Rango de tolerancia determinado por las características intrínsecas de la especie. Dada una variable ambiental o dimensión del nicho ecológico fundamental (p. ej., temperatura) el desempeño biológico de la especie será mayor en los puntos óptimos en el espacio ecológico, mientras que al acercarse a los límites de tolerancia, el desempeño disminuirá paulatinamente. Fuera de estos límites la especie no podrá sobrevivir.

Al agregar una dimensión más (Y) con sus respectivos límites de tolerancia (Y_l - Y_h), se forma un rectángulo de sobrevivencia o tolerancia. Suponiendo que la especie no puede tolerar simultáneamente los extremos menos favorables de ambos ejes, el nicho toma una forma ovoide. El espacio entre el nicho y el rectángulo de tolerancia (D_{inst}), delimita una región del espacio ambiental que no es letal, pero en la cual, la población no puede mantenerse sin necesidad de inmigración. Dentro del espacio del nicho, el nivel de respuesta (curvas) estará determinado por el rango de tolerancia a ambos ejes (Fig. 5; Maguire, 1973).

Si se considera la tasa intrínseca de crecimiento de la población (r_{max}) como respuesta a varias combinaciones de niveles de X y Y , se espera que ésta sea máxima hacia el centro del nicho en donde se encuentran las condiciones óptimas (combinación más favorable de X y Y) que permiten que la tasa de nacimiento sea máxima (b_{max}) y la tasa de mortalidad mínima (d_{min}). Conforme se aleja de este punto y se acerca a las condiciones subóptimas, r_{max} disminuye paulatinamente ya que d_{min} aumenta y b_{max} disminuye, hasta que se alcanzan valores negativos para r_{max} en D_{inst} (Fig. 5; Maguire, 1973). Al incrementar el número de ejes, el centro óptimo puede verse como el centroide del espacio n -dimensional (Fig. 6; Díaz-Porras, 2006).

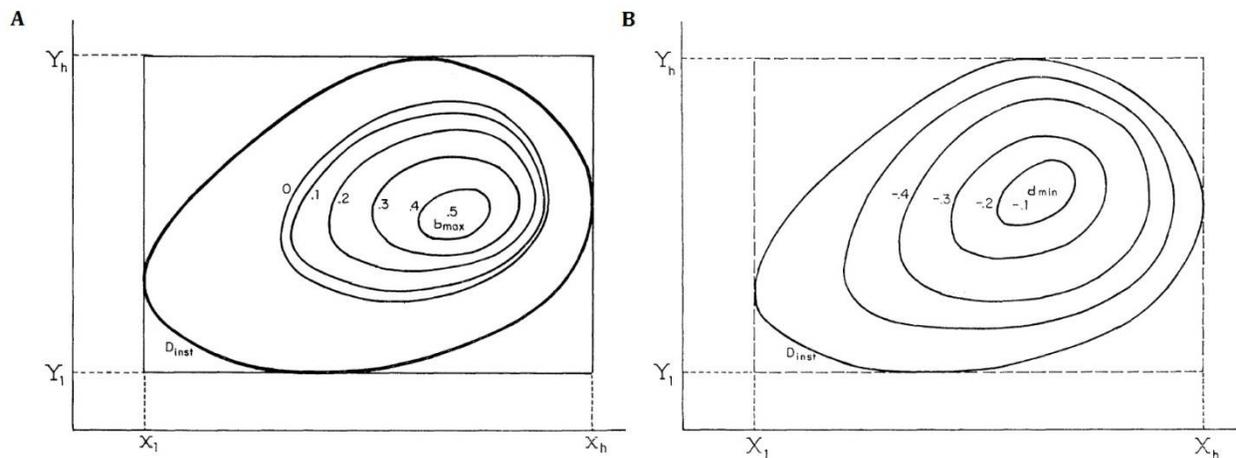


Figura 5. Estructura interna del nicho ecológico en dos dimensiones. La longitud de los ejes está determinada por los rangos de tolerancia de la especie a X y Y. El rectángulo exterior de sobrevivencia o tolerancia representa el área más allá de la cual los valores de X y Y son letales para la especie. D_{inst} representa las combinaciones de X y Y en las cuales una población no puede sobrevivir sin necesidad de inmigración. (A) El punto b_{max} 0.5 denota la combinación de los niveles de factores ambientales X y Y en donde la tasa de nacimiento es máxima, y disminuye a medida que las condiciones se alejan del óptimo ambiental. (B) d_{min} denota la combinación de niveles que resultan en las tasas de mortalidad mínimas, incrementando a medida que los niveles de factores cambian (tomado de Maguire, 1973).

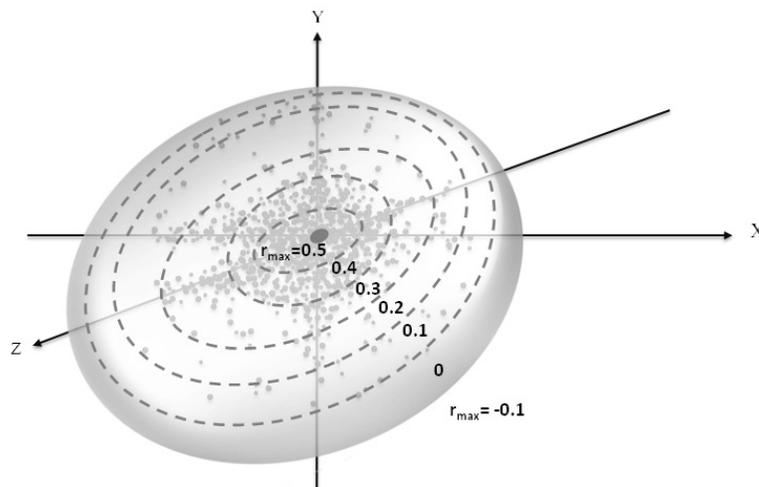


Figura 6. Centroide del nicho ecológico tridimensional. Cada eje representa una dimensión del espacio ecológico, el ovoide representa el nicho ecológico definido por el rango de tolerancia de la especie a cada eje. Se espera que la tasa intrínseca de crecimiento sea máxima en el centroide del nicho en donde se encuentra la combinación más favorable de condiciones ambientales, y disminuya conforme se acerca al límite del nicho donde se encuentran las condiciones subóptimas, más allá del cual las poblaciones no puede sobrevivir sin inmigración.

1.4 La distribución de la abundancia de Brown y la hipótesis del centro-abundante

En el contexto biogeográfico, un supuesto generalizado para explicar la variación de la abundancia, y al que incluso se le ha llamado una regla general (Hengeveld y Haeck, 1982), es que las

especies alcanzan sus abundancias más altas en el centro geométrico de su área de distribución geográfica y disminuyen paulatinamente hacia los límites, a lo que se le ha denominado la hipótesis del centro-abundante (HCA) (Shelford, 1911 *cit.* en Gaston y Blackburn, 2000; Whittaker 1956, 1960, 1965 según Brown, 1984; Hengeveld y Haeck, 1982; Brown, 1984; Brown *et al.*, 1995; Brown *et al.*, 1996; Maurer y Taper, 2002; Sagarin y Gaines, 2002*a,b*; Sagarin *et al.*, 2006).

Con base en la teoría del nicho multidimensional Hutchinsoniano, Brown (1984) formuló una propuesta para explicar la variación de la abundancia sobre el rango geográfico de las especies, que es en cierta forma similar a la de Maguire (1973) pero en el espacio geográfico. Este autor argumenta que la distribución y abundancia de cada especie están determinadas por sus requerimientos físicos y bióticos, es decir, los ejes de su nicho multidimensional. Así, la abundancia local refleja la medida en que los sitios locales satisfacen los requerimientos de nicho de una especie. Estas variables (ejes del nicho) están espacialmente autocorrelacionadas, de manera que sitios más cercanos serán más similares entre sí que con los sitios más lejanos. De tal forma que, si las variables están autocorrelacionadas, la abundancia también lo estará. Con el aumento de la distancia desde el punto óptimo, la abundancia disminuirá conforme se acerca a los límites del área de distribución, ya que las condiciones óptimas (requisitos de nicho) se cumplen cada vez menos. De esta manera se puede predecir una distribución normal de la abundancia poblacional a través del área de distribución de una especie.

A pesar de que Brown (1984) y sus colaboradores (Brown *et al.*, 1995, 1996) reconocieron que la hipótesis del centro-abundante parece ser un patrón recurrente, también encontraron que hay excepciones. En el centro del área de distribución, no sólo se encuentran sitios de mayor y menor abundancia, sino que también hay sitios deshabitados, mientras que en los límites del rango geográfico la abundancia tiende a ser generalmente baja. También sugirieron, que el patrón de centro geográfico abundante puede aparecer si se subestima la verdadera heterogeneidad espacial de la variación de la abundancia y del ambiente. No obstante, el modelo centro-abundante ha sido uno de los más recurrentes para tratar de explicar los patrones geográficos de la abundancia (Sagarin y Gaines 2002*b*).

Este supuesto se ha utilizado en diferentes cuestiones ecológicas y evolutivas, como la dinámica de poblaciones (Maurer y Brown, 1989; Curnutt *et al.*, 1996; Guo *et al.*, 2005), modelos de especiación (Brown, 1984), y diversidad genética (Garner *et al.*, 2004). Sin embargo, rara vez ha sido probado empíricamente (Sagarin y Gaines, 2002*a,b*; Sagarin *et al.*, 2006), y las pruebas que se han realizado han revelado excepciones (Blackburn *et al.*, 1999; Fuller *et al.*, 2009) y resultados mezclados (Rivadeneira *et al.*, 2010). Por ejemplo, Sagarin y Gaines (2002*a*) encontraron que 6 de los

12 artrópodos intermareales que analizaron presentaron alta densidad cerca de uno de los límites de su rango, nueve tenían sitios cercanos a los límites del rango en los que la densidad clasificó en el 20% más alto de todos los sitios, mientras que sólo dos mostraron alta densidad cerca de sus centros geográficos. De manera similar, Tuya *et al.* (2008), encontraron que de 8 especies de peces endémicos de los arrecifes rocosos del sureste de Australia, sólo dos especies mostraron un patrón de centro geográfico abundante, para una especie la mayor abundancia se encontró hacia uno de sus límites de distribución, dos incrementaron progresivamente en abundancia hacia uno de sus límites (patrón de rampa), mientras que tres no mostraron patrones aparentes. Por su parte, Murphy *et al.* (2006) analizaron la distribución de la abundancia de 134 especies de árboles en Norteamérica, la mayoría (85%) alcanzaron su mayor abundancia en cualquier posición a lo largo de su área de distribución.

La disparidad en estos hallazgos se ha atribuido al desacoplamiento del espacio ambiental con la geometría del rango geográfico de las especies (Martínez-Meyer *et al.*, 2013; Lira-Noriega y Manthey, 2014). De hecho, ya que un conjunto de puntos en el espacio ambiental pueden proyectarse de manera esparcida en el espacio geográfico, como Hutchinson (1957) lo sugirió, los patrones multimodales de la abundancia son de esperarse (Lawton, 1996), mientras que los patrones de centro geográfico abundante pueden encontrarse cuando los rangos geográficos y los nichos ecológicos coincidan al menos en sus tendencias centrales (Martínez-Meyer *et al.*, 2013; Lira-Noriega y Manthey, 2014). Además, la hipótesis del centro-abundante, resulta poco práctica cuando el interés se centra en la distribución de la abundancia en áreas específicas y no en la totalidad del rango geográfico de las especies.

1.5 Modelos de nicho ecológico y la distribución de la abundancia

En las últimas décadas, el modelado de los nichos ecológicos (MNE) de las especies ha experimentado un crecimiento exponencial con gran éxito práctico, ya que permiten estudiar aspectos ecológicos de las especies a través del espacio geográfico y ambiental simultáneamente. Este enfoque metodológico busca reconstruir el nicho ecológico de una especie y proyectarlo en el espacio geográfico para identificar los sitios en donde potencialmente la especie puede ocurrir. Para caracterizar los nichos, se relaciona un conjunto de registros de presencia de la especie con variables ambientales que se suponen son dimensiones importantes de su nicho ecológico. Después, a través de algoritmos de modelación se identifica en el espacio ambiental del área de estudio las condiciones ecológicamente más similares a aquellas en los registros de presencia y se proyectan en el espacio ambiental (Soberón y Peterson, 2005; Peterson *et al.*, 2011).

Los registros de ocurrencia utilizados en la modelación pueden obtenerse directamente de trabajo de campo o de colecciones, museos y herbarios. Se ha argumentado que estas observaciones hechas a escala local, están impregnadas de los efectos de las interacciones bióticas (Soberon y Peterson, 2005). Por otro lado, las variables ambientales que se utilizan para construir los modelos son principalmente Grinnellianas, es decir, variables escenopoéticas que no interactúan dinámicamente, importantes para comprender las propiedades ecológicas y geográficas de las especies a escala gruesa, debido en parte a que esta información es cada vez más accesible para todo el planeta; mientras que las variables Eltonianas son difíciles de medir en escalas geográficas grandes (Soberón, 2007). De manera que en el espacio ambiental, los MNE estiman alguna región entre el nicho fundamental o fundamental existente y el nicho realizado, en términos de las variables proporcionadas a los algoritmos. Mientras que su proyección en el espacio geográfico –sin información sobre los efectos de las variables Eltonianas y las restricciones de dispersión– será en algún lugar entre el área de distribución real y potencial (áreas con condiciones ambientales similares a las de los puntos de presencia) de la especie (Jiménez-Valverde *et al.*, 2008; Peterson *et al.*, 2011). Actualmente existen varios algoritmos de modelación que en esencia, proporcionan predicciones probabilísticas de las condiciones ambientales en el área de estudio, desde áreas ecológicamente poco idóneas hasta altamente idóneas (en un sentido determinado por cada algoritmo), aunque también es posible obtener predicciones binarias, i.e., de presencia-ausencia (Hirzel y Le Lay 2008; Peterson *et al.*, 2011).

A pesar de que el MNE fue desarrollado principalmente para caracterizar la distribución de las especies, sus aplicaciones se han extendido enormemente. Se han utilizado para predecir el potencial de invasión de especies exóticas (Zambrano *et al.*, 2006; Ward, 2007); para evaluar los impactos potenciales del cambio de uso de suelo (Contreras-Medina *et al.*, 2010; Yañez-Arenas *et al.*, 2012a) y del cambio climático (Peterson *et al.*, 2002; Pearson y Dawson, 2003) sobre la distribución de las especies; selección de áreas de conservación (Illoldi-Rangel *et al.*, 2008; Toribio y Peterson, 2008); en la predicción de la existencia de poblaciones de especies desconocidas, raras y/o amenazadas (Raxworthy *et al.*, 2003; Chunco *et al.*, 2013); así como sitios para translocaciones y reintroducciones (Martínez-Meyer *et al.*, 2006; Martínez-Gutiérrez, 2007) entre otras. No obstante, son pocos los trabajos que han utilizado los MNE para tratar de explicar los patrones de distribución de la abundancia; y los resultados que se han obtenido de ellos, son en el mejor de los casos, limitados (Nielsen *et al.*, 2005; Jiménez-Valverde *et al.*, 2009; VanDerWal *et al.*, 2009; Tôrres *et al.*, 2012).

Nielsen *et al.* (2005) examinaron la relación entre la ocurrencia y la abundancia para el helecho *Pteridium aquilinum* y el alce *Alces alces* utilizando modelos de probabilidad de ocurrencia.

Esperaban que si la presencia y la abundancia estaban funcionalmente relacionadas, los datos sobre presencia podrían ser un sustituto útil de la abundancia. Sin embargo, sus resultados no mostraron esta relación. Bajo la misma línea de estudio, Jiménez-Valverde *et al.* (2009) modelaron los datos de presencia/ausencia para 48 especies de artrópodos utilizando redes neuronales artificiales para investigar si estos modelos podían utilizarse como sustitutos para la abundancia, y eventualmente bajo qué circunstancias tales sustitutos estaban garantizados. La falta de correlaciones significativas para la mayoría de las especies, además de la dificultad para identificar *a priori* la especie para la cual la relación se mantenía, los condujo a desaconsejar el uso de modelos de distribución como sustituto de abundancia para los artrópodos.

Sin embargo, a diferencia de Jiménez-Valverde *et al.* (2009), Kulhanek *et al.* (2011) quienes también utilizaron redes neuronales para predecir la distribución y abundancia de la carpa invasora *Cyprinus carpio* en Estados Unidos, encontrando que su enfoque fue capaz de explicar el 73% de los datos de validación y 32% al extrapolarlos a una región diferente. Así concluyeron que su técnica de MNE era útil para predecir tanto los patrones de ocurrencia como los de abundancia de las especies invasoras a escala regional. Por otro lado, VanDerWal *et al.* (2009) evaluaron la capacidad de los valores de idoneidad ambiental (IA) del algoritmo MaxEnt para explicar los patrones de abundancia de 69 vertebrados en la región del trópico húmedo australiano. Encontraron que los valores de idoneidad se correlacionaban positivamente con la abundancia para el 84% de las especies y fueron capaces de predecir mucho mejor los límites superiores de la abundancia que los más bajos. Concluyen que el modelado de la IA a partir de datos sólo de presencia proporciona información útil sobre los patrones espaciales de la abundancia.

La diferencia entre los resultados de la relación IA–abundancia en estos estudios, puede encontrarse, en parte, en el hecho de que los diferentes algoritmos de modelación tienen diferentes métodos de cálculo (p. ej., métodos de regresión, procedimientos de clasificación, de aprendizaje automático, estadística bayesiana), pueden utilizar diferentes tipos de datos (registros de presencia, presencia-ausencia, presencia- pseudoausencia, presencia-entorno), y por lo tanto proporcionar diferentes predicciones de idoneidad (Soberón y Nakamura, 2009; Peterson *et al.*, 2011; Saupe *et al.*, 2012). Por ejemplo, Tôrres *et al.* (2012) probaron la capacidad de 11 métodos de modelado de nicho ecológico para predecir la densidad del jaguar (*Panthera onca*) utilizando registros de presencia a lo largo de todo el continente americano. Sus resultados indicaron que sólo cuatro (BIOCLIM, GARP, MaxEnt y GBM) de las once técnicas presentaron una relación positiva, pero débil entre los valores de idoneidad y la densidad del jaguar, observando que la relación se describe mejor como una envoltura triangular, donde las áreas de alta idoneidad en realidad tienen densidades poblacionales altas y

bajas, aunque las densidades altas ocurren principalmente en las áreas de alta idoneidad. Llegaron a la conclusión de que los métodos exitosos pueden, en el mejor de los casos, capturar la tendencia general de distribución de la densidad del jaguar, discriminando entre las zonas de alta y baja densidad.

1.6 Distancia al Centroides del Nicho

Recientemente Martínez-Meyer *et al.* (2013) propusieron un enfoque denominado Distancia al Centroides del Nicho (DNC, por sus siglas en inglés) que integra la teoría e hipótesis anteriores (Hutchinson, 1957; Maguire, 1973; Brown, 1984) y utiliza modelos de nicho ecológico para predecir los patrones geográficos de la abundancia poblacional de las especies sobre amplias extensiones geográficas. Bajo este enfoque, la distribución geográfica de las especies a escala gruesa estará determinada en primera instancia por la presencia de los ejes que definen su nicho ecológico multidimensional. Dentro de este espacio, los individuos no se reparten de manera uniforme, por lo que la variación en la abundancia poblacional sobre el espacio geográfico debe reflejar, al menos en parte, qué tanto un sitio reúne los requisitos del nicho multidimensional de cada especie. Así, el nicho debe tener una estructura interna en donde el desempeño de las poblaciones de cualquier especie podrá ser mayor en o hacia los puntos óptimos del hipervolumen, es decir, los puntos más alejados de los límites que conforman su rango de tolerancia y que son, por lo general, los puntos más cercanos a los valores centrales. En otras palabras, la abundancia de las poblaciones será mayor en el centroides ambiental que es el óptimo del hipervolumen, y disminuirá con la distancia desde este punto hacia los límites del espacio ecológico o ambiental, que no necesariamente se corresponde con el espacio geográfico (el centro geográfico de la distribución de las especies). De esta manera, el patrón de la abundancia debe poder explicarse mejor en el espacio ambiental y posteriormente proyectarse en el espacio geográfico.

Hasta el momento pocos estudios han evaluado la capacidad predictiva de la DNC a través del área de distribución de las especies. Martínez-Meyer *et al.* (2013), utilizaron el algoritmo GARP para comparar las relaciones entre la abundancia y la centralidad geográfica con aquellas entre la abundancia y la centralidad ambiental. Sus resultados mostraron relaciones negativas entre la DNC y la abundancia en 10 de las 11 especies analizadas (de tortugas a lobos), y que las relaciones en el espacio ambiental fueron más consistentes que las relaciones en el espacio geográfico. Por su parte, Ureña-Aranda *et al.* (2015) encontraron una relación inversa significativa entre la abundancia de las madrigueras de la tortuga *Gopherus flavomarginatus* y la DNC, con una capacidad predictiva del 71%.

También se ha encontrado relación entre la DNC y la incidencia de mordeduras de serpientes (Yañez-Arenas *et al.*, 2014b), y entre la DNC y la diversidad genética de 40 especies (incluyendo insectos, aves, mamíferos, plantas y un gusano de terciopelo), pero no una relación consistente con la diversidad genética y la HCA (Lira-Noriega y Manthey, 2014).

Sin embargo, muchas veces el interés se centra en la distribución de la abundancia en áreas específicas, más que en la totalidad del rango geográfico de las especies. Además, es importante considerar que muchas especies a lo largo de su área de distribución pueden mostrar poblaciones localmente adaptadas que poseen grados óptimos y límites de tolerancia adaptados a las condiciones específicas de un lugar (Odum, 1972). Esto es particularmente importante para las especies de amplia distribución como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) que se encuentran en gran parte del continente americano. A lo largo de su área de distribución, se presentan en una variedad de ecosistemas que van desde áridos hasta tropicales, a los que hacen frente a través de diferentes adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales, por ejemplo, los ejemplares más grandes de ambas especies se encuentran en el hemisferio norte, y los más pequeños en el sur (Gallina *et al.*, 2010; Mandujano *et al.*, 2010; Ortíz-García y Mandujano, 2011; Peraza *et al.*, 2011). Estas adaptaciones locales reflejan variación en los requerimientos del nicho, de esto se deduce que es posible que exista más de un centro ambiental óptimo para una misma especie. Sólo un estudio, realizado por Yañez-Arenas *et al.* (2012b) ha evaluado la relación DNC-densidad para áreas específicas sin considerar el rango geográfico entero. Estos autores estimaron los patrones geográficos de la densidad para el venado cola blanca en la Cuenca del Balsas (BB) localizada en la porción oeste del estado de Michoacán y el Valle Tehuacán-Cuicatlán (TC) ubicado en la parte sur del estado de Puebla y norte de Oaxaca. Sus resultados indicaron un considerable poder predictivo de la DNC para ambas áreas, también encontraron que la relación IA de Maxent en BB fue significativa pero mucho más débil y contrario a lo que se esperaba, fue negativa, mientras que para TC la relación no fue significativa.

El presente estudio trata de probar esta relación, es decir, si el enfoque de la distancia al centroide del nicho puede explicar los patrones geográficos de la abundancia poblacional del venado cola blanca y el pecarí de collar, considerando únicamente una porción de su área de distribución geográfica, bajo la escuela de nicho como requerimientos, así los ejes a considerar estarán basados en variables de grano grueso, es decir variables que no interactúan dinámicamente, también llamadas escenopoéticas o Grinnellianas.

1.7 El venado cola blanca y el pecarí de collar en el corredor biológico APFF Laguna de Términos–RB Calakmul

El venado cola blanca y el pecarí de collar, son dos de las especies de mamíferos con mayor importancia cinegética en nuestro país y con mayor área de distribución geográfica en el continente americano. En la Península de Yucatán, estas especies se encuentran entre los tres mamíferos más aprovechados por las poblaciones rurales debido a su valor alimenticio (Fraga *et al.*, 2014), y desempeñan funciones relevantes en la dinámica de los bosques tropicales que habitan. Como grandes herbívoros, ayudan a la dispersión y germinación de semillas endozoócoras y exozoócoras por su movilidad. Se ha identificado que especies como *Spondias purpurea* aumenta su éxito de germinación al ser consumidas y dispersadas por venados (Rojo-Curiel *et al.*, 2007; Peraza *et al.*, 2011); además, estas especies controlan algunas poblaciones de herbáceas que de lo contrario podrían crecer en grandes cantidades y afectar la estructura del sotobosque de los bosques tropicales (Reyna-Hurtado y Tanner, 2007). Son presas de carnívoros como el ocelote (*Leopardus pardalis*), puma (*Puma concolor*) y jaguar (*Panthera onca*), entre otros, por lo que su presencia puede ser indicadora de la existencia de grandes felinos y factor importante para su abundancia, la cual está determinada por la calidad del hábitat (González-Marín *et al.*, 2008; García-Castro, 2009). Además, sus restos son consumidos por gran cantidad de fauna carroñera como zopilotes, aves rapaces, cuervos y pequeños mamíferos; las astas del venado cola blanca proporcionan calcio y fósforo a diferentes especies de roedores (Rojo-Curiel *et al.*, 2007; Peraza *et al.*, 2011).

Asimismo, estas especies son consideradas un importante recurso económico en el país. Como fuente extractiva contribuyen a la alimentación de las poblaciones rurales; para el comercio y fabricación de artesanías. Al mismo tiempo, el venado cola blanca representa a la especie cinegética más importante dentro de los mamíferos de caza mexicanos (Chávez-Hernández *et al.*, 2011). Como fuente no extractiva, su aprovechamiento es con fines educativos o de ecoturismo; razones por las que el venado es incorporado cada vez más en las actividades productivas tanto privadas como comunales (Mandujano y Gallina, 1993; Ortiz-Martínez *et al.*, 2005; Rojo-Curiel *et al.*, 2007; Lara-Díaz *et al.*, 2011; Mandujano, 2011). Por otra parte, la eficiencia reproductiva del pecarí es mayor que la del ganado vacuno, representando una alternativa económica de bajo costo para las comunidades rurales a través de actividades como la cacería deportiva, producción y venta de carne y piel (Peraza *et al.*, 2011).

A pesar de su importancia, actualmente se conoce poco acerca de la abundancia de las poblaciones de estos ungulados en el sureste de México (Mandujano, 2011; Mandujano *et al.*, 2013),

los pocos estudios que se han realizado sobre su ecología se han conducidos a escala local y comúnmente en áreas menores a 6,000 ha (Bolaños y Naranjo, 2001; Lira y Naranjo, 2003; Bello-Gutiérrez *et al.*, 2004; Reyna-Hurtado y Tanner, 2005, 2007; Chablé-Montero y Bello-Gutiérrez, 2006; Contreras-Moreno, 2008; González-Marín *et al.*, 2008; Méndez-León, 2008; Weber, 2008; Chávez-Hernández *et al.*, 2011). En particular, el estado de Campeche alberga Áreas Naturales Protegidas (ANPs) no conectadas entre sí (Fig. 9), que debido a su gran biodiversidad (633 especies de plantas y 2,404 especies de vertebrados) se consideran de interés para el establecimiento de corredores biológicos (Rabinowitz y Zeller 2010; CONABIO, 2012). En la zona oeste, correspondiente a la región de humedales costeros del estado, se localiza el sitio RAMSAR Playa Tortuguera Chenkán (FIR, 2003b) y el Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos (APFFLT, también catalogada como sitio RAMSAR [FIR, 2003a]) considerada el estuario mayor de México con un mosaico de asociaciones acuáticas y terrestres de alrededor de 374 especies de plantas y al menos 1,468 especies de fauna que incluyen vertebrados terrestres y acuáticos (INE, 1997; FIR, 2003a). En la parte este se localizan dos Zonas Sujetas a Conservación Ecológica (ZSCE), Balam-Kin y Balam-Kú (SE, 2009a,b) así como la segunda ANP más grande de México, la Reserva de la Biosfera Calakmul, con 2,347 especies de plantas y 478 de vertebrados (INE, 1999).

Sin embargo, debido a la degradación y destrucción del hábitat por el cambio de uso de suelo en áreas agrícolas, ganaderas y la deforestación sobre todo en los alrededores del APFFLT, existe la posibilidad de que esta región pierda su capacidad potencial como corredor. En consecuencia, se inició un monitoreo a largo plazo en la zona comprendida entre el APFF Laguna de Términos-RB Calakmul, con énfasis en la Región Prioritaria para la Conservación de Chenkán como parte del Programa de Monitoreo Biológico (PROMOBI) 2011, 2012 y 2013 que tiene como objetivo conocer diversos aspectos sobre las poblaciones de jaguar y sus presas potenciales (CONANP, 2011; 2012; 2013).

En el área existe una fuerte presión antropogénica hacia el venado cola blanca y el pecarí de collar por parte de cazadores locales o externos a los ejidos (CONANP, 2011). Entre el periodo 2000-2011, la especie con mayor número de ejemplares decomisados por PROFEPA en la Península de Yucatán fue el pecarí de collar (355 ejemplares) y la tercera el venado cola blanca (299 ejemplares) (Sosa-Escalante, 2013), y se encuentran entre las especies más cazadas en los alrededores de la RB Calakmul (Escamilla *et al.*, 2000). Esta situación puede afectar las poblaciones de ambos ungulados y en consecuencia las de otras especies como el jaguar. Conocer los factores que determinan la distribución de la abundancia a escala gruesa del venado cola blanca y el pecarí de collar son aspectos

clave para el desarrollo e implementación de estrategias exitosas de manejo para su conservación y aprovechamiento.

II. OBJETIVOS

General

Generar modelos de los patrones geográficos de la abundancia poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) mediante el enfoque de la distancia al centroide del nicho, con el propósito de generar información que sirva de herramienta en materia de conservación y aprovechamiento sustentable para ambos ungulados en el corredor APFF Laguna de Términos–RB Calakmul.

Específicos

Producir mapas del área de distribución potencial para cada una de las especies a través del modelado del nicho ecológico.

Determinar la influencia de las variables ecológicas en la distribución potencial de cada una de las especies conforme a los modelos.

Implementar el enfoque de la distancia al centroide del nicho ecológico para estimar la distribución de la abundancia poblacional de las especies y producir mapas que muestren dichas abundancias.

Evaluar la capacidad predictiva del enfoque de la distancia al centroide del nicho para producir estimaciones confiables de la abundancia poblacional para estas especies.

III. HIPÓTESIS

Bajo el enfoque de la distancia al centroide del nicho, las condiciones óptimas donde la tasa de natalidad y la probabilidad de supervivencia pueden ser maximizadas, se encuentran hacia el centroide del hipervolumen en el espacio ecológico multidimensional. Sin embargo, si para algunas especies es posible que exista más de un óptimo ambiental a lo largo de su área de distribución, la variación en la abundancia poblacional debe poder explicarse por su ubicación respecto a la centralidad de las condiciones ambientales en un área determinada en la que habitan. Así, la abundancia de las poblaciones será mayor hacia el centroide ambiental del área, donde se esperarían las condiciones óptimas, y disminuirá con la distancia desde este punto hacia los límites del espacio ambiental.

IV. ESPECIES DE ESTUDIO

4.1 *El venado cola blanca (Odocoileus virginianus)*

El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) pertenece al Orden Cetartiodactyla, Familia Cervidae (Gallina y Lopez-Arevalo, 2008). Se han identificado 38 subespecies de este venado en el continente americano, de las cuales 14 habitan en México (Mandujano *et al.*, 2010). Se trata de una especie politípica que se ha adaptado bien a diferentes ambientes. Esta diversidad se ve reflejada en peso, tamaño, coloración del pelaje, crecimiento de las astas y en diferencias fisiológicas, bioquímicas y conductuales (Gallina *et al.*, 2010).

Es un cérvido de tamaño medio, de cuerpo esbelto; cuello largo y relativamente grueso; extremidades largas, delgadas y muy fuertes; hocico alargado; orejas grandes, lanceoladas, erectas y móviles; la cola es corta pero ancha. Los dientes son braquidontos (de corona corta), y a diferencia de *Cervus* no presentan caninos superiores, la fórmula dentaria es: I=0/3, C=0/1, P=3/3, M=3/3, total=32. Sus dedos están provistos de cascos o pezuñas, su plano de simetría pasa entre los dedos tres y cuatro debido a la estructura paraxónica de su pata, siendo estos últimos los dedos en los cuales el animal apoya su peso, los dedos dos y cinco son más pequeños y el primero está ausente (Álvarez-Romero y Medellín, 2005; García-Castro, 2009; Gallina *et al.*, 2010; Sánchez-Carrillo, 2011).

Entre las 38 subespecies existe una amplia variación en el tamaño. Las subespecies más grandes se encuentran en el hemisferio norte (con algunas excepciones como *O. v. clavium* que habita en los Cayos de Florida; Braden *et al.*, 2008) y las pequeñas en el hemisferio sur. El rango de medidas es el siguiente: longitud total 104-204 cm; largo de la cola 10-36.5 cm; longitud de la pata trasera 27.9-53.8 cm; altura al hombro 53.3-106.7 cm; longitud condilobasal del cráneo 19.8-32.2 cm. Los machos adultos pesan de 34 a 135 kg y las hembras de 22.5 a 112.5 kg (Gallina *et al.*, 2010; Ramírez-Lozano, 2012).

En general, en áreas boscosas y húmedas su coloración superior es café obscura, en matorrales secos y abiertos es café grisáceo, y rojiza en ambientes subtropicales y tropicales. El pelaje es blanco en la parte ventral, en la porción inferior de la cola, en la garganta y en una banda alrededor del morro y de los ojos. En el hemisferio norte sufren dos mudas completas por año: el pelaje de verano consiste de pelo corto, delgado y fibroso, el color varía de café rojizo a café brillante; el pelaje de invierno varía de grisáceo a pardo, y es más largo, grueso y rígido que el de verano. En el hemisferio sur, algunas poblaciones pueden mantener un pelaje grisáceo todo el año, mientras que

las poblaciones tropicales pueden mantener la coloración rojiza. Los cervatillos tienen un color café rojizo con manchas dorsales blancas que desaparecen a los 3-4 meses de edad (Álvarez-Romero y Medellín, 2005; Gallina *et al.*, 2010).

Los machos presentan astas formadas por hueso o prolongaciones óseas temporales que se desarrollan a partir del hueso frontal de la cabeza. Son mudadas y regeneradas cada año, durante la etapa de desarrollo (100 a 120 días aproximadamente) empiezan a ramificarse, son relativamente blandas y permanecen cubiertas por una membrana o pielecilla muy delgada y sensible formada por pelo comúnmente llamada terciopelo. Una vez terminado su crecimiento que coincide con el período de apareamiento, las astas presentan una consistencia muy sólida y el terciopelo cae. El tamaño incrementa conforme el venado envejece (Ramírez-Lozano, 2012), adquieren su talla máxima entre los 4 y 5 años de edad llegando a medir hasta 30 cm de longitud (rama principal) (Sánchez-Carrillo, 2011; Ramírez-Lozano, 2012). Constituyen un símbolo de jerarquía dentro de la población, el tamaño y la dureza están directamente asociados con factores genéticos, edad y condición nutricional. Una vez que termina el período de apareamiento, las astas se deterioran produciéndose necrosis y debilitamiento en la base, lo que propicia su caída (Ramírez-Lozano, 2012). En ocasiones algunos ejemplares presentan astas sencillas, sin ramificaciones, los cuales son llamados comúnmente aleznillos. Entre las diferentes subespecies existe gran variación en la talla y época de muda. En Norteamérica, los venados pierden las astas entre enero y marzo y las nuevas empiezan a crecer entre abril y mayo, perdiendo la cubierta de piel (terciopelo) entre agosto y septiembre, pero estas fechas cambian con la latitud (Gallina *et al.*, 2010; Sánchez-Carrillo, 2011; Ramírez-Lozano, 2012).

La distribución del venado cola blanca abarca gran parte del continente Americano (Fig. 7), desde el sur de Canadá, la mayor parte de Estados Unidos (excepto en algunas regiones del suroeste), toda América Central hasta América del Sur (Colombia, Venezuela, Guayanas, norte de Brasil, norte y oeste de Perú y Bolivia) (Gallina *et al.*, 2010) incluyendo una gran variedad de ecosistemas que van desde áridos a tropicales. En México, esta especie se encuentra en todo el país, excepto en la península de Baja California, y en algunas áreas del norte de Chihuahua y Sonora (Mandujano *et al.*, 2010). Aunque prefiere áreas boscosas con densidad arbórea intermedia para refugiarse (Mandujano y Gallina, 1993) y zonas planas, tales como las mesetas o áreas elevadas donde la diversidad de plantas y la biomasa disponible tienen mayor valor nutricional (Gallina *et al.*, 2010) se le encuentra con frecuencia en zonas áridas, semi-áridas, de bosques templados de pino, encino y mixtos pino-encino, selvas tropicales y subtropicales, matorrales, vegetación subacuática y secundaria, presentándose en rangos de altitud que va de tierras bajas hasta altitudes por arriba de los 3,000 msnm (García-Castro, 2009; Gallina *et al.*, 2010; Mandujano *et al.*, 2010).



Figura 7. Distribución actual del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Tomado de IUCN Red List of Threatened Species, 2013.

El venado cola blanca es un rumiante con un estómago compuesto típico (rumen, retículo, omaso y obomaso) (Gallina *et al.*, 2010), se considera como una especie herbívora ramoneadora oportunista o selectiva según las condiciones ecológicas de los sitios donde habita (González y Briones-Salas, 2012; Aguilera-Reyes *et al.*, 2013). Consume una variedad de alimentos incluidos los juncos, frutas, frutos secos, herbáceas, hongos y algunos pastos aunque tiene preferencia por arbustos y árboles. La dieta del venado cola blanca está determinada por la distribución geográfica, los tipos de vegetación, época del año y por las condiciones del hábitat, que afectan la disponibilidad y calidad nutricional de las plantas (Gallina *et al.*, 2010; González y Briones-Salas, 2012). Por ejemplo, puede percibir la calidad de una planta con base en su palatabilidad, consumiendo aquellas partes que son altamente digeribles y le proporcionan mayor contenido de nutrientes (Aguilera-Reyes *et al.*, 2013), sin embargo, en regiones donde las plantas tienen bajo contenido nutricional o este varía en alguna estación del año, la especie consume una mayor diversidad para compensar estas deficiencias (González y Briones-Salas, 2012).

Esta especie generalmente no forma grandes asociaciones (Álvarez-Romero y Medellín, 2005). Forma dos grupos sociales básicos: 1) grupos familiares en torno a un matriarcado (la madre y cervatillos hembras de generaciones anteriores), 2) aunque los machos adultos generalmente son solitarios en la temporada de apareamiento, el resto del tiempo pueden formar grupos fraternales integrados por machos adultos y en ocasiones juveniles (Gallina *et al.*, 2010; Ramírez-Lozano, 2012). Los grupos mixtos se forman sólo durante el periodo de apareamiento. Es posible encontrar grupos mixtos de alimentación, pero estas asociaciones son temporales y no forman grupos sociales. La jerarquía de dominancia mantenida por despliegues conductuales minimiza los conflictos y evita la agresión dentro de los grupos, lo que reduce el gasto energético y el riesgo de lesión. La organización social y el comportamiento varían en relación a las características del hábitat, por ejemplo, aunque las asociaciones de mayor tamaño son poco frecuentes, se han observado manadas de hasta veinte individuos en llanuras sin árboles, por lo que el tamaño del grupo es inversamente proporcional a la densidad de la cubierta (Gallina *et al.*, 2010).

Sus patrones de actividad pueden ser diurnos, nocturnos o crepusculares (Lira-Torres y Briones-Salas, 2012), presentando picos de actividad durante las primeras horas del día y durante el crepúsculo (Álvarez-Romero y Medellín, 2005; Rojo-Curiel *et al.*, 2007), sin embargo, gran parte de su actividad está determinada por distintas variables ambientales (presencia de depredadores, disponibilidad de recursos, características del hábitat), principalmente la distribución y la cantidad de precipitación (Gallina *et al.*, 2010), otros factores que influyen en su actividad son el sexo, la edad, la época reproductiva, y las actividades humanas (García-Castro, 2009). Se ha observado que si el venado cola blanca se ve acosado constantemente se vuelve estrictamente nocturno (Gallina *et al.*, 2010).

Es una especie que se desplaza por sistemas de senderos que llevan a echaderos, a zonas de alimentación y rutas de escape donde es común observar huellas y heces (Ramírez-Lozano, 2012). El rango hogareño anual promedio es de 59-520 ha, pero puede variar enormemente de acuerdo con la edad, el sexo, la densidad, las interacciones sociales, la latitud, la estación y las características del hábitat. Al igual que el tamaño del grupo, el ámbito hogareño varía inversamente con la densidad y la cobertura vegetal (Gallina *et al.*, 2010). En un bosque tropical caducifolio localizado en la región de Chamela en el estado de Jalisco se estimó mediante telemetría que el área de actividad de una hembra varió entre 0.11 y 0.34 km² durante la época de secas y de lluvia respectivamente, y la de un macho fue aproximadamente de 0.26 km² en temporada seca (Sánchez-Rojas *et al.*, 1997). Mientras que en un matorral xerófilo, Bello *et al.* (2004) estimaron un ámbito hogareño de 2.34 km² para los machos y de 1.93 km² para las hembras.

Se considera que el venado cola blanca no es una especie territorial o bien presenta lo que se conoce como "territorialidad facultativa"; es decir, puede presentar ciertas características de territorialidad de acuerdo a cambios en la estructura de las poblaciones o variaciones del hábitat. Generalmente los machos no tratan de establecer un territorio o dominar a un grupo de hembras, sin embargo frecuentan (e incluso defienden) ciertos espacios durante la estación reproductiva. En estos lugares, dejan sus marcas al tallar las astas contra árboles y arbustos. El medio más utilizado por el venado para comunicarse es el químico a través de glándulas exocrinas especializadas (por ejemplo, preorbitarias, tarsales, metatarsales, interdigitales), orina, heces fecales, secreciones vaginales y prepucciales (Álvarez-Romero y Medellín, 2005; Rojo-Curiel *et al.*, 2007).

El venado cola blanca es poliéstrico estacional, no obstante, debido a su amplia distribución, la estacionalidad de esta especie es sumamente flexible y está relacionada con la latitud (Arenas-Baéz, 2011). En los trópicos la reproducción puede ocurrir durante todo el año con picos en ciertas épocas. En las subespecies del norte ocurren en otoño e invierno (Álvarez-Romero y Medellín, 2005; Gallina *et al.*, 2010). Esta estacionalidad reproductiva es un mecanismo de adaptación para que los nacimientos de las crías coincidan con el período más favorable del año, período durante el cual la disponibilidad de una nutrición adecuada aumenta la tasa de crecimiento y sobrevivencia de los cervatillos (Arenas-Baéz, 2011). El periodo medio de gestación es de alrededor de 202 días, variando entre las subespecies de 187 a 222 días. El tamaño de la camada se relaciona con factores genéticos y nutricionales, varía de uno a tres cervatillos (los gemelos son comunes) (Gallina *et al.*, 2010). La hembra es la encargada de la totalidad de los cuidados parentales, el destete se presenta aproximadamente a los 5 o 6 meses. Aunque son sexualmente maduros al año, generalmente ninguno de los dos sexos se aparean antes de los dos años de edad. La dispersión de su ámbito natal se presenta de los 1 a los 3 años de edad, y parece ser resultado principalmente de la competencia intraespecífica que se encuentra fuertemente ligada al sexo (Rojo-Curiel *et al.*, 2007; Ávila-Nájera, 2009).

Generalmente los venados cola blanca no viven más de 10 años en vida libre, pero se estima que en cautiverio pueden llegar a vivir alrededor de 20 años (Álvarez-Romero y Medellín, 2005). En México los principales depredadores de venados adultos y juveniles son el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*). Las crías y juveniles pueden ser depredados por coyotes (*Canis latrans*), lince (*Lynx rufus*) y ocelotes (*Leopardus pardalis*), y se ha reportado que el oso negro (*Ursus americanus*) y el águila real (*Aquila chrysaetos*) también pueden depredar ocasionalmente crías de venados (Sánchez-Carrillo, 2011). Las poblaciones de *Odocoileus virginianus* de México no están incluidas en ninguno de los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora (CITES; UNEP-WCMC, 2013a), la Unión Internacional para la

Conservación de la Naturaleza (UICN) ubica a esta especie en la categoría de preocupación menor (LC) (Gallina y Lopez-Arevalo, 2008). En el plano nacional, no se encuentra bajo ninguna categoría de riesgo de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010).

4.2 El pecarí de collar (*Pecari tajacu*)

El Pecarí de collar (*Pecari tajacu*) pertenece al Orden Cetartiodactyla, Familia Tayassuidae (Gongora *et al.*, 2011). Se trata de un mamífero mediano de cuerpo corto y robusto, cabeza grande, hocico agudo, sus extremidades son cortas, delgadas y terminan en pezuña, cola casi vestigial, orejas pequeñas y erectas. La nariz termina en disco nasal, sus fosas son móviles y sus orificios nasales se abren al frente. Sus mandíbulas son fuertes, los caninos superiores se extienden poco más allá de los labios, son rectos o ligeramente curvos, en los adultos están bien desarrollados (hasta los 41 mm) y se utilizan principalmente para la defensa. La fórmula dentaria es: I=2/3, C=1/1, P=3/3, M=3/3, total=38. Las extremidades posteriores presentan tres dígitos, el primero y quinto están ausentes, el segundo reducido y únicamente el tercero y cuarto son funcionales; mientras que las extremidades anteriores presentan cuatro dígitos (el primero está completamente ausente), el segundo y quinto están reducidos, el tercero y cuarto son más grandes y por tanto son los que soportan la mayor parte del peso (Ramírez-Silva, 2000; García-Castro, 2009; Hernández-Silva, 2013).

No existe un marcado dimorfismo sexual entre machos y hembras (Ramírez-Silva, 2000). El rango de medidas es el siguiente: longitud total 80-98 cm; largo de la cola 1.9-5.5 cm; longitud de las patas 18-20 cm; longitud de las orejas 8.4-10 cm, la altura al hombro es aproximadamente de 55 cm. Pueden alcanzar un peso entre 17 y 35 kg. Los ejemplares de Estados Unidos y norte de México son de mayor tamaño que en Centro y Sudamérica (Ramírez-Silva, 2000; Peraza *et al.*, 2011; Hernández-Silva, 2013).

En adultos la coloración varía de grisácea a negra en las extremidades y tronco, es pálida en el vientre y en la punta de las orejas y poseen una franja amarillenta o blanquecina a manera de collar en ambos lados del cuello (García-Castro, 2009). El pelo es grueso y relativamente largo (hasta 15.2 cm). Al nacer, las crías son de un color canela-rojizo con una línea negra a lo largo del lomo, esta apariencia la mantienen alrededor de un mes hasta desarrollar un pelaje de transición (Ramírez-Silva, 2000). Son hábiles saltadores, corredores y están especializados en la carrera para escapar de sus depredadores; el sentido del olfato y oído está bien desarrollados aunque la visión es bastante pobre (García-Castro, 2009; Peraza *et al.*, 2011; Hernández-Silva, 2013).

Es una especie de amplia distribución geográfica (Fig. 8), se presenta desde el sur de Estados Unidos de América, hasta el norte de Argentina. En México, se encuentra en la mayoría del territorio nacional, excepto en la Península de Baja California y en una gran parte de la Altiplanicie Central (Martínez-Romero y Mandujano, 1995; Ávila-Nájera, 2009; Ortiz-García y Mandujano, 2011). Ocupa una gran variedad de hábitats desde bosques tropicales hasta desiertos, incluyendo bosque tropical perennifolio, subperennifolio, caducifolio, de coníferas, mesófilo de montaña, espinoso, matorral xerófilo, pastizales, manglares y áreas con vegetación secundaria. Se han encontrado desde el nivel del mar hasta los 3000 msnm, en México la mayoría de los registros de distribución de esta especie están entre el nivel del mar y los 800 msnm (Mason-Romo *et al.*, 2008; García-Castro, 2009; Ortiz-García y Mandujano, 2011).



Figura 8. Distribución actual del pecarí de collar (*Pecari tajacu*). Las áreas rojas son sitios donde las poblaciones de pecarí de collar han sido extirpadas. Tomado de IUCN Red List of Threatened Species, 2013.

La gran capacidad de adaptación a diversos hábitats implica que su dieta sea igualmente amplia. El pecarí es omnívoro aunque principalmente herbívoro (García-Castro, 2009). Su dieta varía de acuerdo al hábitat en el que se encuentra y en función de la variación estacional en la

disponibilidad de recursos (Martínez-Romero y Mandujano, 1995). Por ejemplo, durante la época seca los principales componentes de su dieta son tubérculos y raíces, mientras que en la época de lluvias lo son los frutos, semillas, hierbas, hojas y ramas (García-Castro, 2009); en regiones áridas se alimentan principalmente de cactáceas (Hernández-Silva, 2013), y aunque la cantidad de alimento animal es poca comparada a la cantidad de plantas que comen, en ambientes húmedos se ha observado el consumo de insectos, lombrices, ranas, caracoles, huevos de aves, reptiles, mamíferos y otros pequeños animales (García-Castro, 2009; Peraza *et al.*, 2011).

El pecarí de collar es un animal gregario y altamente sociable, vive en grupos llamados piaras compuesto de 2 a 50 individuos, aunque generalmente son de 2 a 12 animales. El tamaño de la piara depende de la época del año, la abundancia y distribución de alimento. Por ejemplo, durante el día los grupos grandes pueden dividirse en otros más pequeños para buscar alimento, así disminuyen las peleas por la comida en sitios donde la vegetación es escasa. El tamaño del grupo también varía de acuerdo al tipo de vegetación predominante, la presión de caza, y se ha reportado que la precipitación es uno de los principales factores que modifican su conformación. También se han encontrado pecarís solitarios, incluyendo animales jóvenes y adultos en su mayoría machos (Hernández-Silva, 2013). Los miembros de la manada se reconocen por medio de vocalizaciones y por el fuerte olor que despiden la glándula dorsal (Ramírez-Silva, 2000).

Cada piara de *P. tajacu* tiene una extensión territorial que también varía según la latitud y época del año, pudiendo ser de 0.5 a 8 km² (Ávila-Nájera, 2009; García-Castro, 2009; Peraza *et al.*, 2011). Tienen hábitos diurnos, nocturnos y crepusculares (Lira-Torres y Briones-Salas, 2012) registrando mayor actividad en las horas frescas del día (amanecer y atardecer) cerca de fuentes permanentes de agua (Ávila-Nájera, 2009; Peraza *et al.*, 2011), en ambientes desérticos la mayor actividad la realizan durante la noche (Ramírez-Silva, 2000). Se refugian en madrigueras que generalmente se encuentran en la raíz de un árbol caído o lugar similar donde se pueda ampliar una cavidad natural con el mínimo esfuerzo. Asimismo, utilizan como echaderos o sitios de descanso lugares ubicados en la base de rocas y comúnmente bajo mezquites. Son territoriales y marcan sus límites con orina, secreciones de la glándula dorsal y otros compuestos odoríferos que depositan en trocos, rocas y entre los mismos individuos de la manada (Hernández-Silva, 2013).

El apareamiento ocurre en cualquier época del año aunque se presenta un pico de actividad en verano (junio a agosto). El período de gestación tienen una duración de 115 a 151 días, las hembras pueden quedar gestantes durante el período postparto y en lactancia, lo cual reduce el lapso interparto. Si la camada se pierde, las hembras se reproducen de nuevo para tener otra. Normalmente el tamaño de la camada es de 1 a 2 crías, ocasionalmente 4. Las crías nacen en la maleza o en

madrigueras de otros animales, al pasar unas cuantas horas corren al lado de sus madres y un día después ya las acompañan a reunirse con la manada. El período de lactancia es de 8 semanas aproximadamente aunque las crías ingieren alimento sólido a las 3 o 4 semanas de nacidas y destetan alrededor de los 5 meses, iniciando la etapa juvenil. Los machos maduran sexualmente entre los 10 y los 11 meses, la producción de esperma declina a los siete años de edad, mientras que las hembras adquieren la madurez sexual al año de edad y permanecen reproductivas hasta su muerte (Ávila-Nájera, 2009; Peraza *et al.*, 2011; Hernández-Silva, 2013).

En cautiverio, los pecaríes de collar han llegado a vivir hasta 31.5 años, mientras que en condiciones silvestres el promedio de vida es de aproximadamente 7.5 años (Peraza *et al.*, 2011). Entre sus principales depredadores se encuentra el puma (*Puma concolor*), el coyote (*Canis latrans*), el oso negro (*Ursus americanus*) y el águila dorada (*Aquila chrysaetos*) (García-Castro, 2009), y se ha reportado que es una de las principales presas del jaguar hasta en un 42% (Aranda, 1994). Está catalogado en la lista roja de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) como una especie de preocupación menor (LC) (Gongora *et al.*, 2011), mientras que en nuestro país no se encuentra dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010) ni en los apéndices del CITES (UNEP-WCMC, 2013*b*).

V. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se localiza en el estado de Campeche entre los paralelos 18°14' norte y 19°31' sur y los meridianos 91°51' oeste y 89°32' este (Fig. 9). Cubre una extensión de 25,114 km² aproximadamente y comprende parte de los municipios Carmen, Escárcega, Champotón, Calakmul, Candelaria, Campeche y Hopelchén. Abarca porciones de las ANPs: APFF Laguna de Términos, ZSCE Balam-Kú y la RB Calakmul, así como la totalidad del sitio RAMSAR Playa Tortuguera Chenkán y la ZSCE Balam-Kin.

Pertenece a las regiones hidrológicas Yucatán Oeste y Grijalva-Usumacinta. Esta última región, localizada en la porción suroeste, cuenta con el mayor número de corrientes superficiales del estado entre las que destacan las cuencas de los ríos Candelaria, Chumpán y Mamantel (Rebolledo, 2010), así como la cuenca Laguna de Términos en la que desemboca parte de la principal red hidrológica de la zona costera del Golfo de México constituida por los ríos Mezcalapa, Grijalva y Usumacinta (Contreras-Moreno, 2012). Un rasgo importante es el conjunto lagunar que rodea la Laguna de Términos, formado por el sistema de lagunas más importante del país. Al norte de la Laguna de Términos, en la región hidrológica Yucatán Oeste, se localiza otra cuenca importante, la del río Champotón que desemboca en el Golfo de México y el estero de Sabancuy formado por barreras de arena y manglar. El resto de las corrientes situadas en el centro y suroeste del estado son temporales, de hecho, en la península de Yucatán la principal fuente de agua para todos los usos la constituye la subterránea, con niveles freáticos que van de 6 a 90 m de profundidad; en esta zona el agua subterránea es el principal cuerpo receptor de filtraciones pluviales y también de aguas residuales (Rebolledo, 2010).

El sistema de topofomas incluye lomerío alto, bajo y con llanuras; playa o barra salina; llanura aluvial, de barrera inundable, de depósito lacustre y rocosa (INEGI, 2010a-g). Las altitudes fluctúan entre -13 a 346 msnm (Jarvis *et al.*, 2008). Los suelos datan de la era Cenozoica y son de tipo aluvial, caliche, lacustre, litoral, palustre y residual (INEGI, 2010a-g). En cuanto a la cubierta vegetal y uso de suelo, de acuerdo al INEGI (2011), la selva mediana subperennifolia cubre el 46% de la región, seguida de la selva mediana subcaducifolia (16%) y la selva baja espinosa subperennifolia (13%), la vegetación hidrófila, sabana y el pastizal halófilo cubren menos del 10%. El pastizal cultivado para uso pecuario constituye el 15% del área, las plantaciones agrícolas el 2.3% y los asentamientos humanos el 0.3%.

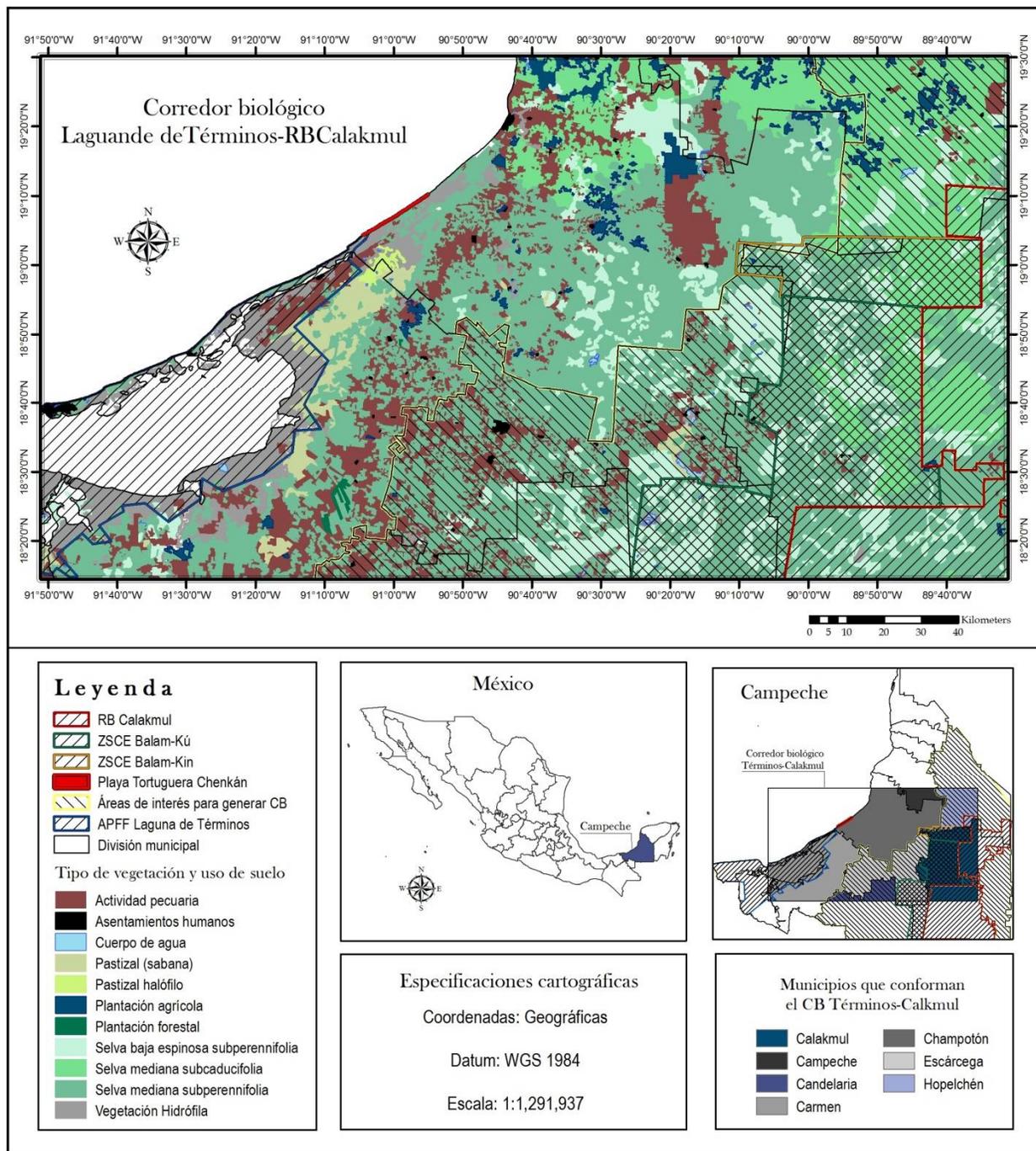


Figura 9. Área de estudio en el corredor biológico APFF Laguna de Términos–Reserva de la Biosfera Calakmul en el estado de Campeche, México.

La temperatura promedio anual aumenta de sureste a oeste de 25.90°C a 26.55°C alcanzando una temperatura promedio anual de 26.91°C en los alrededores de la Laguna de Términos (Orellana *et al.*, 2009). La temperatura mínima y máxima promedio es de 14.6°C y 36.6°C, respectivamente (Cuervo-Robayo *et al.*, 2013). Mientras que la precipitación total anual aumenta de noreste con 1,048 mm a suroeste con 1,320 mm presentándose un pico de 1,537 mm al este de la Laguna de Términos

(Orellana *et al.*, 2009). De acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (2004), en la parte oeste del área de estudio se encuentra el clima de sabana tropical (Aw), con los subtipos Aw₂(i')g (cálido, el más húmedo de los subhúmedos con lluvia en verano y bajo porcentaje de lluvia invernal) en los extremos norte y sur, y Aw₁ (cálido, subhúmedo intermedio con lluvias en verano) en la parte central. En la parte oriental predomina el subtipo Ax'(w₁)iw'' (cálido subhúmedo con régimen de lluvias intermedio, tendencia a presentarse en verano y alto porcentaje invernal). Una pequeña porción en la esquina suroeste pertenece al clima monzónico Am(f) (cálido húmedo con lluvias en verano y alto porcentaje de lluvia invernal). Por último, hay dos pequeñas regiones en la parte norte-centro y norte-este con clima Ax(w₀), es decir, el más seco de los cálidos subhúmedos con régimen de lluvia intermedio (Fig. 10; Orellana *et al.*, 2009).

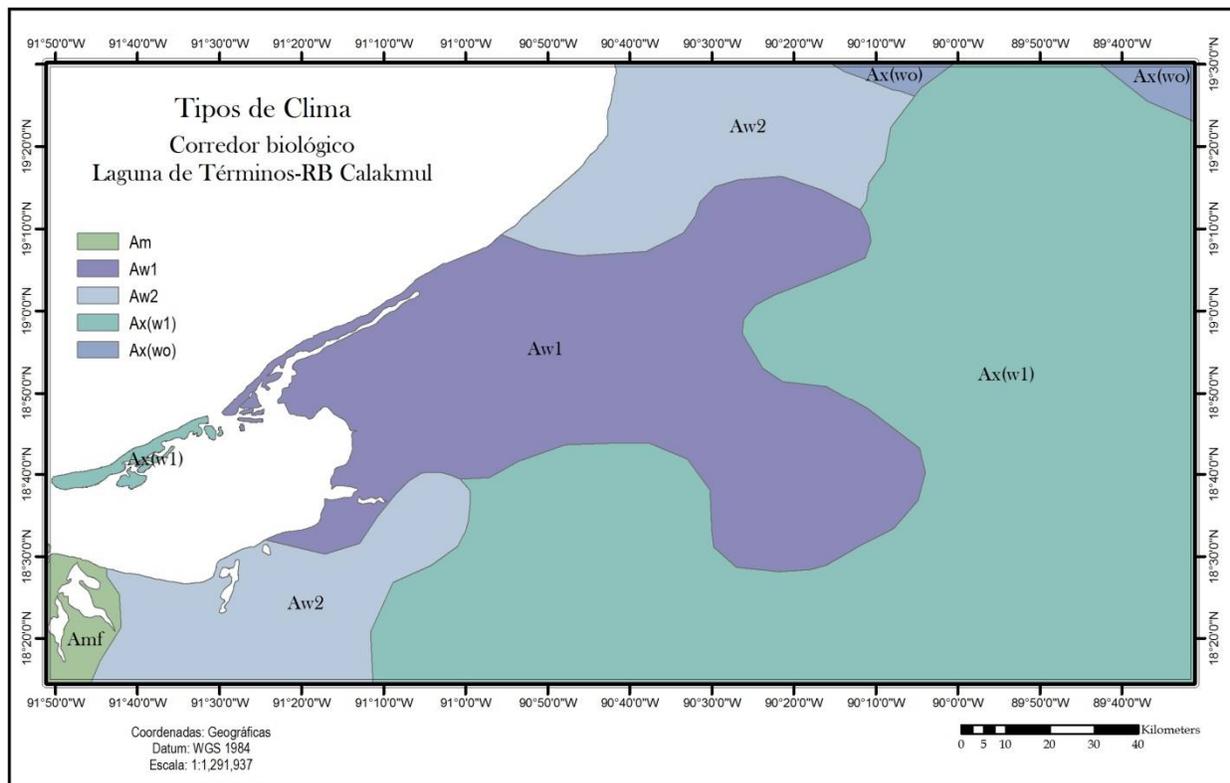


Figura 10. Tipos de clima en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-Reserva de la Biosfera Calakmul en el estado de Campeche, México.

VI. MÉTODOS

El modelado de los patrones geográficos de la abundancia poblacional del venado cola blanca y el pecarí de collar implicó 4 pasos principales: 1) obtención, generación y selección de la información necesaria para construir los modelos de nicho ecológico y de distribución de la abundancia poblacional; 2) modelado del nicho ecológico de las especies y validación de las predicciones para determinar los límites de su distribución potencial dentro del área de estudio y para identificar la influencia de las variables ecológicas conforme a los modelos; 3) implementación del enfoque de la distancia al centroide del nicho para estimar los patrones geográficos de la abundancia poblacional de las especies; y 4) evaluación de la relación abundancia-distancia al centroide a través de análisis de regresión para finalmente producir mapas de abundancia poblacional para cada especie.

6.1 Obtención, generación y selección de información

6.1.1 Obtención de registros de presencia

La información sobre la presencia de las especies fue proporcionada por el equipo de trabajo del Programa de Monitoreo de jaguar (*Panthera onca*) en el corredor biológico APFF Laguna de Términos–RB Calakmul con énfasis en la Región Prioritaria Chenkan. Los registros se obtuvieron a través de trabajo de campo mediante la identificación de huellas. Entre agosto de 2008 y abril de 2010 se establecieron 217 transectos en franja (con una separación mínima entre sí de 500 m) divididos en 28 zonas a través del corredor biológico (Fig. 11). Cada transecto tuvo un largo de 500 m, un ancho de franja de 3 m y fue revisado de manera única, en cada ocasión se registraron e identificaron las huellas de las especies encontradas. Solamente se contaron series de huellas, es decir, “cruces”, y no huellas individuales, por lo tanto, en el caso del pecarí de collar que se traslada en manada no se tomó en cuenta el número de integrantes del grupo. Se consideraron como cruces distintos las series de huellas con una separación mínima de 100 m entre sí (Contreras-Moreno, 2012).

Para reducir el efecto de la autocorrelación espacial, el área de estudio se dividió en una cuadrícula con resolución espacial de 0.0083° ($\approx 1\text{km}^2$) por pixel en coordenadas geográficas (Datum WGS-84), de esta manera cuando en un pixel se encontró más de un registro para la misma especie, los puntos duplicados se eliminaron y sólo se utilizó un registro por celda para generar de manera independiente una base de datos de presencia para cada especie.

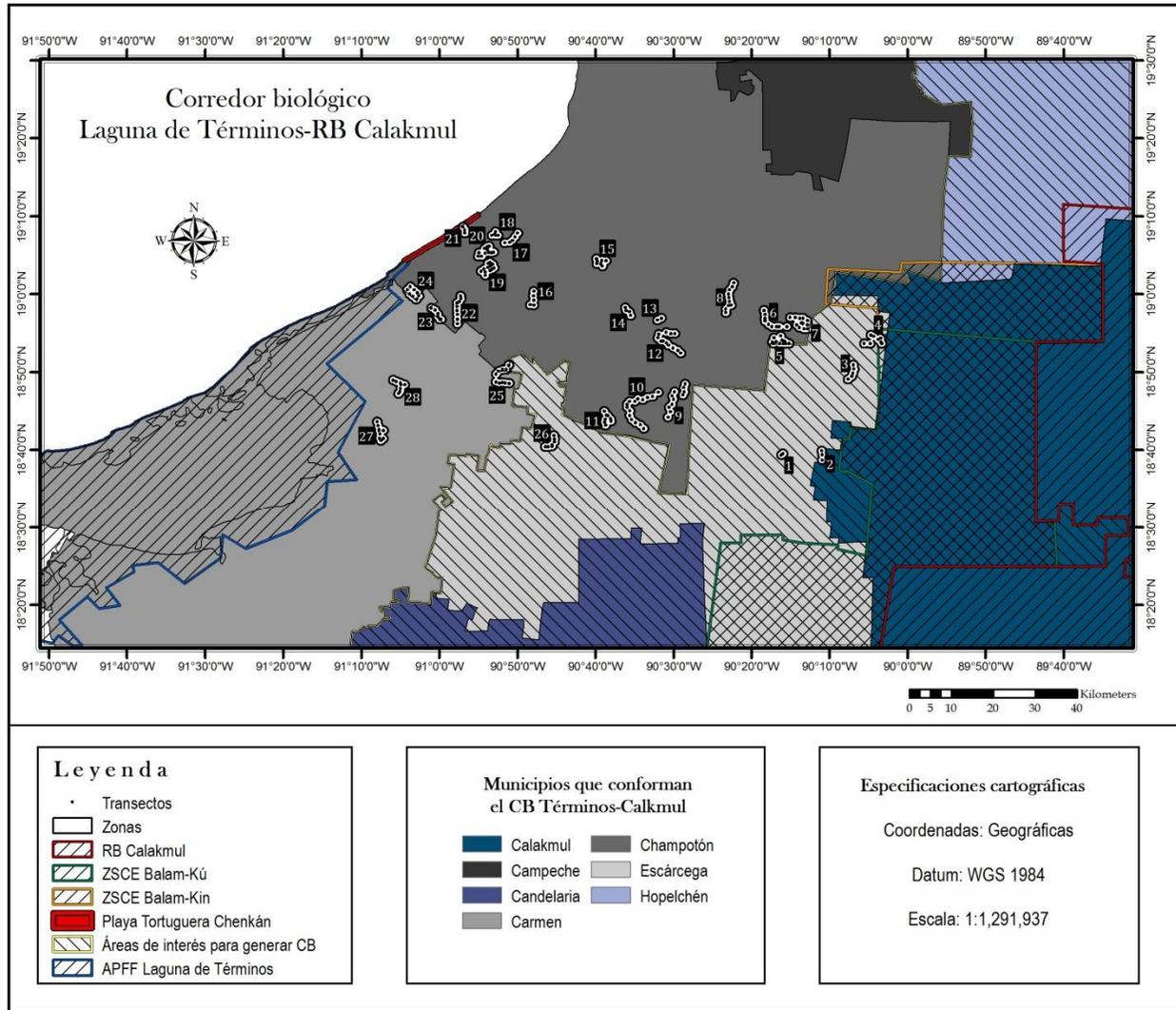


Figura 11. Zonas y transectos de muestreo en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-Reserva de la Biosfera Calakmul en el estado de Campeche, México.

6.1.2 Estimación de la abundancia poblacional

Para homogenizar la escala del estudio, el cálculo de la abundancia se realizó con la misma cuadrícula del paso anterior ($0.0083^\circ \approx 1\text{km}^2$) y con el número total de huellas registradas por especie, como:

$$AR = \frac{NH}{NP}$$

donde AR es la abundancia relativa, NH es el número de huellas registradas por zona y NP es el número de píxeles que componen la zona. Dado que cada transecto se revisó una única vez y que los datos de ausencia a menudo son difíciles de obtener con precisión (Anderson, 2003; Braunisch *et al.*, 2008; por ejemplo Kéry [2002] encontró que son necesarias de 12 a 34 visitas no exitosas antes

de poder asumir con 95% de confianza que algunas especies de serpientes están ausente de un sitio determinado), solamente se tomaron en cuenta los transectos en donde las especies fueron registradas.

6.1.3 Obtención y generación de variables ecológicas

En primera instancia se utilizaron 23 capas de información (Anexo I) reportadas como potencialmente importantes para determinar la distribución del venado cola blanca y del pecarí de collar (Bolívar-Cimé, 2009; Coronel-Arellano *et al.*, 2009; Delfín-Alfonso *et al.*, 2009; Yáñez-Arenas, 2009; Ortiz-García y Mandujano, 2011; Yáñez-Arenas *et al.*, 2012*a,b*). Estas fueron: 19 capas climáticas relacionadas con la temperatura y precipitación generadas por Cuervo-Robayo *et al.* (2013, <http://idrisi.uaemex.mx/>), 3 topográficas derivadas del modelo de elevación SRTM (Jarvis *et al.*, 2008; <http://srtm.csi.cgiar.org>). Adicionalmente, debido a que la vegetación influye fuertemente en la distribución y dinámica de las poblaciones animales (Pettorelli *et al.*, 2005), se generó una capa del Índice de Vegetación Diferencial Normalizado (NDVI, por sus siglas en inglés). El NDVI describe la relación que existe entre la biomasa verde de un área y su firma espectral en grandes escalas temporales y espaciales (Coronel-Arellano *et al.*, 2009) proporcionando una medida bruta de la abundancia relativa de la vegetación fotosintética activa por pixel mediante la relación de la reflectancia de la luz roja e infrarroja (Stefanov y Netzband, 2005) como:

$$\text{NDVI} = \frac{\text{NIR} - \text{RED}}{\text{NIR} + \text{RED}}$$

donde el NIR y el RED son la cantidad de luz del infrarrojo cercano y rojo, respectivamente, reflejada por la vegetación y capturada por el sensor del satélite. Esto se basa en el hecho de que la clorofila absorbe RED mientras que la estructura interna de la hoja dispersa NIR (Pettorelli *et al.*, 2005). De tal forma que la vegetación sana o vigorosa absorbe la mayor parte de la luz roja que llega, y refleja una gran proporción de la luz infrarroja. Mientras que la vegetación escasa o no saludable refleja más luz roja y menos luz infrarroja (Weier y Herring, 2000; Osborne *et al.*, 2001). Los valores del NDVI van de -1 a +1. Los sitios con ausencia de vegetación toman valores negativos, los valores más cercanos a 1 (0.8-0.9) indican la mayor densidad posible de vegetación verde (Weier y Herring, 2000; Pettorelli *et al.*, 2005).

El NDVI se generó a partir de imágenes satelitales Landsat 7 ETM adquiridas del USGS (<http://landsat7.usgs.gov/index.php>). Para cubrir la totalidad del corredor se necesitaron dos escenas (mosaicos) correspondientes a los Path/Row 020/047 y 021/047. La selección de las escenas

se realizó con base en su disponibilidad. En total se utilizaron 12 imágenes (6 mosaicos) de marzo de 2009 a mayo de 2010. Debido a que las imágenes Landsat 7 ETM tienen una buena precisión de geolocalización no fue necesario aplicar ningún procesamiento geométrico (Shirley *et al.*, 2013), sin embargo, a partir del 2003 todas las escenas cuentan con un bandeo (o gaps) que resulta en la falta de aproximadamente el 22% de la escena (Chen *et al.*, 2011). Para eliminar este efecto se utilizó la herramienta Replace Bad Values del software ENVI 5.0 que rellena los píxeles malos (o faltantes) mediante una triangulación a partir de los píxeles buenos de los alrededores (EVIS, 2009). Posteriormente se aplicó una corrección atmosférica por el método ARM (Apparent Reflectance Model) que convierte los DN (Números Digitales) a valores de reflectancia aproximados. Se calculó el NDVI para cada mosaico, y finalmente se realizó un compuesto de valor máximo del NDVI para eliminar el efecto de las nubes y para obtener una única capa de NDVI con ayuda del software IDRISI 17.0 Edición Selva (Eastman, 2012).

Todas las capas de información se trabajaron en formato raster con una resolución espacial de 0.0083° ($\approx 1\text{km}^2$) por pixel en coordenadas geográficas (Datum WGS-84). Se eligió este tamaño de celda ya que se ha utilizado en otros estudios para estimar el área de distribución potencial del venado cola blanca y pecarí de collar con buenos resultados (Yáñez-Arenas, 2009; Yáñez-Arenas *et al.*, 2012a,b).

6.1.4 Selección de variables ecológicas

La selección de variables se realizó de forma independiente para cada especie de la siguiente manera: 1) Se realizó un modelo con ENFA incluyendo las 23 variables iniciales. Se eligieron únicamente aquellas que hicieron una contribución ≥ 0.1 a la marginalidad o a la especialización (lo que indica evasión o preferencia por la variable; Braunisch y Suchant, 2007). 2) Para disminuir la multicolinealidad y por tanto la información redundante proporcionada al algoritmo, con las variables previamente seleccionadas se realizaron pruebas de correlación de Pearson entre pares de variables. Cuando algún par estuvo altamente correlacionado ($r_p > 0.7$) la variable con la menor contribución en el ENFA fue descartada (Gormley *et al.*, 2011).

6.2 Modelado de nicho ecológico

6.2.1 Modelos de nicho ecológico e influencia de las variables ecológicas

Para generar los modelos de nicho ecológico para cada especie se utilizaron las variables seleccionadas. De la base de datos de presencia se eligieron de manera aleatoria el 80% de los

registros como datos de calibración y el 20% restante como datos de validación y se aplicaron dos métodos de modelación que únicamente requieren datos de presencia: un enfoque de máxima entropía (MaxEnt, Phillips *et al.*, 2006) y un Análisis de Factor de Nicho Ecológico (ENFA, Hirzel *et al.*, 2002).

MaxEnt utiliza datos del entorno (background) para estimar la distribución de las combinaciones ambientales. Esta distribución proporciona un modelo nulo que se utiliza para encontrar una distribución de máxima entropía (lo más cercana posible al modelo nulo) sujeta a la condición de que el valor medio esperado coincide con el valor medio de la distribución de los ambientes en los puntos de ocurrencia (Elith *et al.*, 2011). Para este algoritmo se utilizó un número máximo de iteraciones de 1000, el límite de convergencia se estableció en 0.00001 y el valor de regularización en 1. De acuerdo con Phillips *et al.* (2006), estos valores son adecuados para garantizar la convergencia del algoritmo. Para identificar las variables de mayor influencia MaxEnt realiza un estimado heurístico de la contribución porcentual de cada variable al modelo, adicionalmente se configuró el programa para que generara curvas de respuesta para las variables utilizadas así como una prueba de Jackknife (para una descripción más detallada del algoritmo MaxEnt, véase el Anexo II).

ENFA compara la distribución de los puntos de presencia en el espacio multidimensional de variables contra el entorno que describe toda el área de estudio. De esta manera calcula una media de la idoneidad del hábitat basado en el factor de marginalidad (diferencia entre la media global y la media de la especie) y los factores de especialización (proporción de la desviación estándar de la distribución global a la distribución de la especie) (Hirzel *et al.*, 2002). Para los modelos generados mediante el ENFA, las variables seleccionadas fueron normalizadas utilizando la transformación Box-Cox. Para generar los mapas de idoneidad del hábitat se utilizaron los tres primeros factores y el algoritmo media geométrica incluido en el software Biomapper 4.0. La relevancia de las variables se determinó por su contribución a los factores de marginalidad y especialización (Braunisch y Suchant, 2007) (para una descripción más detallada del algoritmo ENFA, véase el Anexo III).

La salida logística de MaxEnt así como los mapas de idoneidad del hábitat del ENFA se convirtieron en mapas binarios (1-0; presencia-ausencia) utilizando como umbral de corte el valor mínimo de probabilidad de condiciones adecuadas que se presentó en los datos de calibración (MTP, por sus siglas en inglés) con el programa ArcGis 10.2.

6.2.2 Validación de los modelos de nicho ecológico

Una de las técnicas más utilizada para estimar la exactitud predictiva de los MNE es el área bajo la curva (AUC) de la llamada Receiver Operating Characteristic (ROC) (Lobo *et al.*, 2007; Peterson *et al.*, 2008). El gráfico de la ROC implica trazar la sensibilidad (tasa de identificación correcta de presencias, en el eje y) frente a 1-especificidad (tasa de ausencias predichas como presencias=tasa de errores de comisión, en el eje x) para cada umbral de idoneidad del modelo (de 0 a 1; Fig. 12A). Entonces, el área bajo la curva ROC (AUC) se compara contra un modelo nulo (línea que une el origen con la esquina superior derecha de la gráfica=0.5). Si los datos de validación son ≤ 0.5 (en o por debajo de la línea diagonal) se indica que el modelo no es mejor que un modelo aleatorio, por el contrario, un valor cercano a 1 indicaría un muy buen modelo (Peterson *et al.*, 2008). Sin embargo, la curva ROC presenta algunos inconvenientes: 1) requiere de datos de ausencia verdadera, de lo contrario, la abscisa de la de la ROC no es la tasa de falsos positivos, sino la proporción de área predicha por el modelo; 2) presupone que el algoritmo genera valores de idoneidad en el rango de 0 a 1, lo cual no siempre es cierto; y 3) da igual importancia a los errores de omisión y de comisión, entre otros (Lobo *et al.*, 2007; Peterson *et al.*, 2008).

En años recientes se ha desarrollado un método alternativo para hacer frente a estos problemas, la ROC parcial (Peterson *et al.*, 2008). En la ROC parcial, el eje de las abscisas no se calibra con base en puntos de ausencia predichos correcta o incorrectamente, en su lugar se basa en la superficie total predicha como presente por el algoritmo. Los cálculos de la AUC se restringen en ambos ejes. En el eje de las abscisas la curva se limita al dominio de predicción del algoritmo. Mientras que en el eje vertical la línea definida por $1-E$ cruza con la curva trazando un área umbral clave para el modelo. El valor $1-E$ se refiere a la tasa de errores de omisión mínima tolerada y es definida por el usuario (por ejemplo, $E=0$ implica que los datos de presencia de la especie son de la más alta calidad, por otro lado, si se conoce que los datos sobre la especie pueden incluir cierta cantidad de error podría utilizarse una $E=5$). De tal forma que el estadístico no es el área bajo la curva completa, sino la proporción del área bajo la curva observada al área bajo el trapecoide definido por la línea del modelo nulo y el intervalo X_A (Fig. 12B), por lo que un modelo aleatorio daría un valor de 1 y un muy buen modelo daría un valor mayor a 1 (Peterson *et al.*, 2008). Dados los inconvenientes con la tradicional ROC (AUC) los MNE para el venado cola blanca y el pecarí de collar se evaluaron mediante la técnica de ROC parcial utilizando el programa Partial-ROC 1.0 (Barve, 2008). La proporción de puntos en bootstrap fue de 50, con un número de repeticiones de 1000, el parámetro $1-E$ se estableció en 0.95.

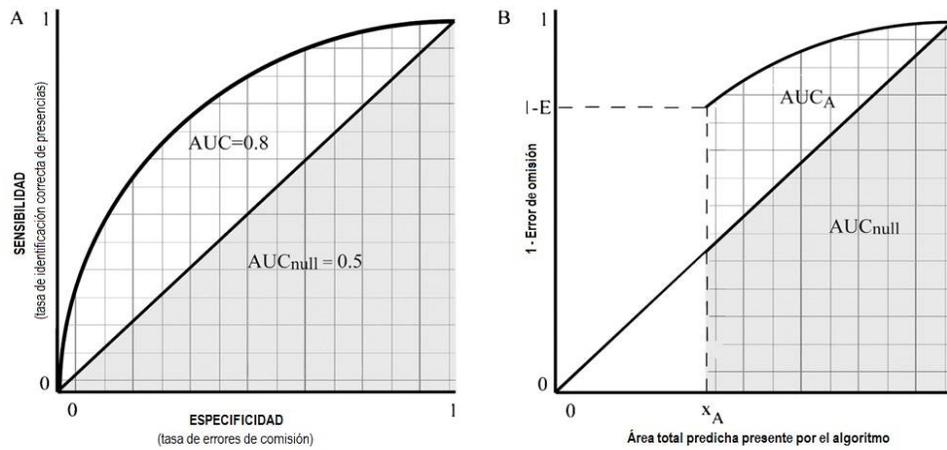


Figura 12. ROC tradicional y ROC parcial. A) una ROC tradicional comparando el AUC de la curva de validación con 0.5, la cual es la AUC del modelo nulo. B) ROC parcial, la tasa de errores de omisión mínima tolerada (1-E) traza un área umbral clave para el modelo X_A (Tomado de Peterson *et al.*, 2008).

6.3 Patrones geográficos de la abundancia poblacional

6.3.1 Implementación del enfoque de Distancia al Centroide del Nicho

Para modelar la distribución de la abundancia poblacional del venado cola blanca y el pecarí de collar se implementó el enfoque de la distancia al centroide del nicho (DNC, por sus siglas en inglés) siguiendo la metodología propuesta por Yañez-Arenas *et al.* (2012b) y Martínez-Meyer *et al.* (2013). Se combinaron los mapas binarios de distribución obtenidos y las mismas capas de información con que estos fueron construidos en ArcGis 10.2, esto generó una cuadrícula con una tabla de atributos que resume las combinaciones ambientales únicas a través de la región de estudio. Para permitir comparaciones directas entre dimensiones y evitar sesgos introducidos por las diferentes escalas de medición entre las dimensiones ecológicas (p. ej., °C para temperatura y mm para precipitación), cada una de las variables ecológicas se transformó restando a cada valor su media y dividiéndolo por la desviación estándar, produciendo una variable normal z-estándar (media =0, varianza =1). De esta manera, el centroide del nicho multidimensional es el punto en el cual el valor de todas las variables es 0. Finalmente, se calculó la distancia Euclidiana multidimensional de todos los pixeles al centroide del nicho de la siguiente manera:

$$DNC = \sqrt{\sum (\bar{\mu}_j - a_{ij})^2}$$

donde DNC es la distancia al centroide del nicho ecológico, $\bar{\mu}_j$ es la media de la variable j y a_{ij} es el valor de la variable j en la población i , es decir, se realizó la sumatoria de los valores de la

distancia de cada variable a su media en cada punto para así obtener la distancia al centroide del nicho para cada especie.

6.3.2 Evaluación de la relación abundancia-Distancia al Centroide del Nicho

Para evaluar la relación abundancia-distancia al centroide del nicho, se realizó un análisis de regresión con base en las cinco principales funciones elementales: lineal, logarítmica, cúbica, potencial y exponencial con el software SPSS Statistics 22 entre la distancia al centroide del nicho promedio por zona como variable independiente y la abundancia poblacional promedio por zona como variable dependiente. La ecuación y los coeficientes de regresión que describieron con mayor precisión la relación entre las variables se utilizaron para generar modelos espaciales de la abundancia poblacional para cada especie con ayuda del programa ArcGis 10.2.

VII. RESULTADOS

7.1 *Obtención de registros de presencia y estimación de la abundancia poblacional*

Después de eliminar los puntos que caían en una misma celda se obtuvieron 111 registros de presencia para el venado cola blanca y 48 para el pecarí de collar, esto se retomará más adelante. Los transectos se localizaron en caminos madereros o senderos poco transitados por personas (Contreras-Moreno, 2012), en ellos se contó un total de 198 huellas de venado cola blanca a lo largo de 120 transectos (111 píxeles) y 25 zonas (Fig. 14). La abundancia relativa varió de 1 a 6 huellas de venado por zona (Anexo IV). Únicamente se localizaron huellas de pecarí de collar en 20 de las 28 zonas establecidas (Fig. 16). El registro total fue de 65 huellas en 51 transectos (48 píxeles) con una abundancia relativa mínima y máxima de 1 y 2.33 huellas de pecarí por zona respectivamente (Anexo V).

7.2 *Selección de variables ecológicas*

De las 23 variables ecológicas consideradas inicialmente, se seleccionaron 7 variables para generar los modelos de nicho ecológico del venado cola blanca (Cuadro 1; Anexo VI y VII) y 9 para el pecarí de collar (Cuadro 1; Anexo VIII y IX), el resto de las variables fueron descartadas. En el caso del venado cola blanca, se eligieron 5 variables climáticas, de las cuales, cuatro se relacionan con la precipitación. Para el pecarí de collar 7 de las nueve variables seleccionadas son climáticas. Para ambas especies, también se utilizó la elevación y el NDVI generado. La precipitación del mes más seco (Bio_14) se descartó de los análisis ya que su valor en todos los píxeles fue de 0.

7.3 *Modelos de nicho ecológico*

Las variables seleccionadas para cada especie se utilizaron para generar los modelos de nicho ecológico. De los 111 registros de presencia del venado cola blanca, se eligieron 89 puntos al azar para entrenar los modelos y 22 para validarlos (Fig. 14). Para el pecarí de collar se seleccionaron 38 registros para entrenamiento y los 10 restantes para validación (total de 48; Fig. 16).

Los formatos de salida que generan los algoritmos MaxEnt y ENFA (Fig. 13 y 15) proporcionan un estimado de la probabilidad de que las condiciones sean adecuadas para las especies. Sin embargo, para apreciar los límites de su distribución potencial dentro del área de estudio es necesario realizar

una reclasificación de estos valores de probabilidad. Esta reclasificación se realizó con base en el valor mínimo de probabilidad de condiciones adecuadas que se presentó en los datos de presencia (MTP). La distribución espacial del venado cola blanca con base en el modelo MaxEnt y ENFA cubre un área de 12,880 km² (51% del área) y 14,644 km² (58% del área), respectivamente (Fig. 14). Mientras que para el pecarí de collar fue de 9,342 km² equivalente al 37% del área con base en las predicciones de MaxEnt y del 53% del área, es decir 13,386 km² según el modelo ENFA (Fig. 16). Para ambas especies, los mapas binarios obtenidos con ENFA son muy similares entre sí (Fig. 14 y 16), y cubren la parte oeste-centro de norte a sur con excepción de una pequeña parte en la región noroeste del corredor. Los resultados también muestran que MaxEnt produjo las predicciones de menor superficie y, aunque las áreas predichas también se restringen a la parte oeste-centro como en el ENFA, el rango del pecarí de collar no cubre la porción norte.

7.4 Validación de los modelos de nicho ecológico

De acuerdo con el método ROC parcial, todos los modelos tuvieron un desempeño mejor que el azar (AUC >1). En general, MaxEnt mostró el mejor rendimiento, proporción promedio del AUC=1.73 (rango=1.71-1.94, SD=0.05), pero también el más bajo, proporción promedio del AUC=1.29 (rango=1.24-1.94, SD=0.26) para el pecarí de collar. Los modelos generados con ENFA obtuvieron valores similares para ambas especies. La proporción promedio del AUC fue de 1.30 (rango=1.28-1.59, SD=0.04) para el venado y de 1.35 (rango=1.31-1.86, SD=0.15) para el pecarí.

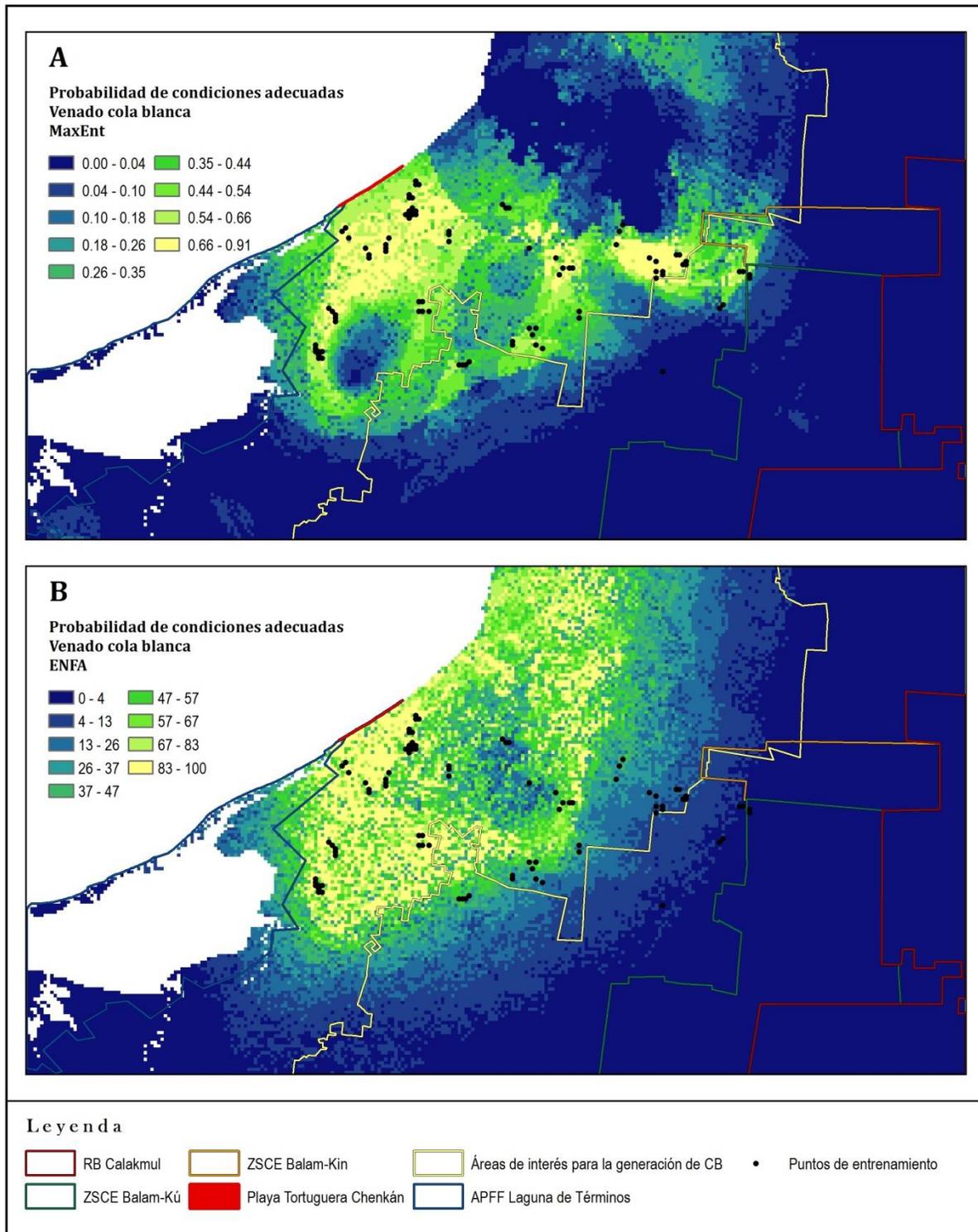


Figura 13. Modelos predictivos para el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul en el estado de Campeche, México. Los valores representan la probabilidad de que las condiciones sean adecuadas para la especie de acuerdo al algoritmo MaxEnt (A) y al modelo generado con ENFA (B).

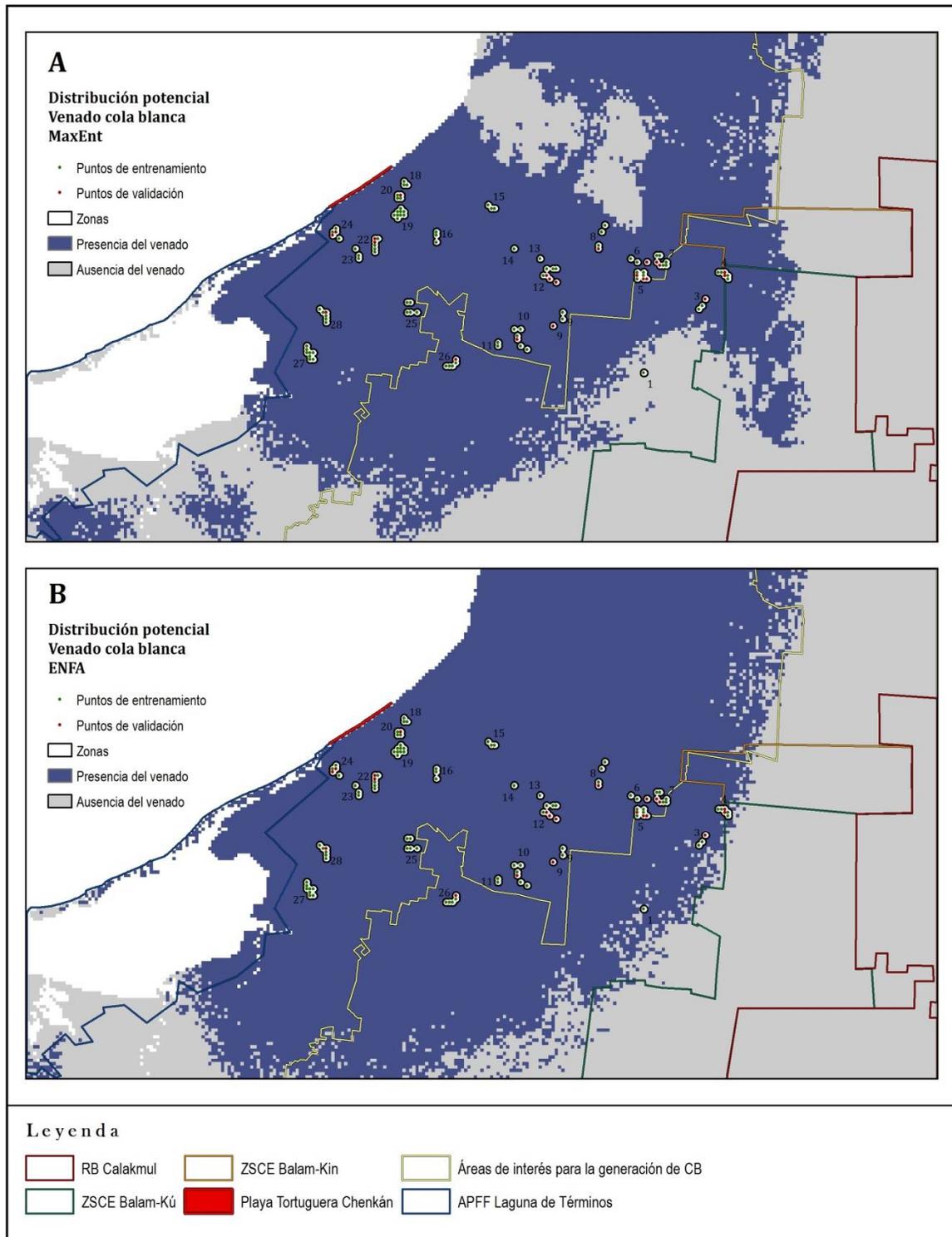


Figura 14. Distribución potencial del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul en el estado de Campeche, México. Se muestran las zonas donde se localizaron huellas del venado cola blanca así como los puntos utilizados para generar (calibración) y validar los modelos. (A) Área predicha como presente/ausente por el algoritmo MaxEnt utilizando como umbral de corte MTP=0.02. (B) Área predicha como presente/ausente por el ENFA utilizando como umbral de corte MTP=1.

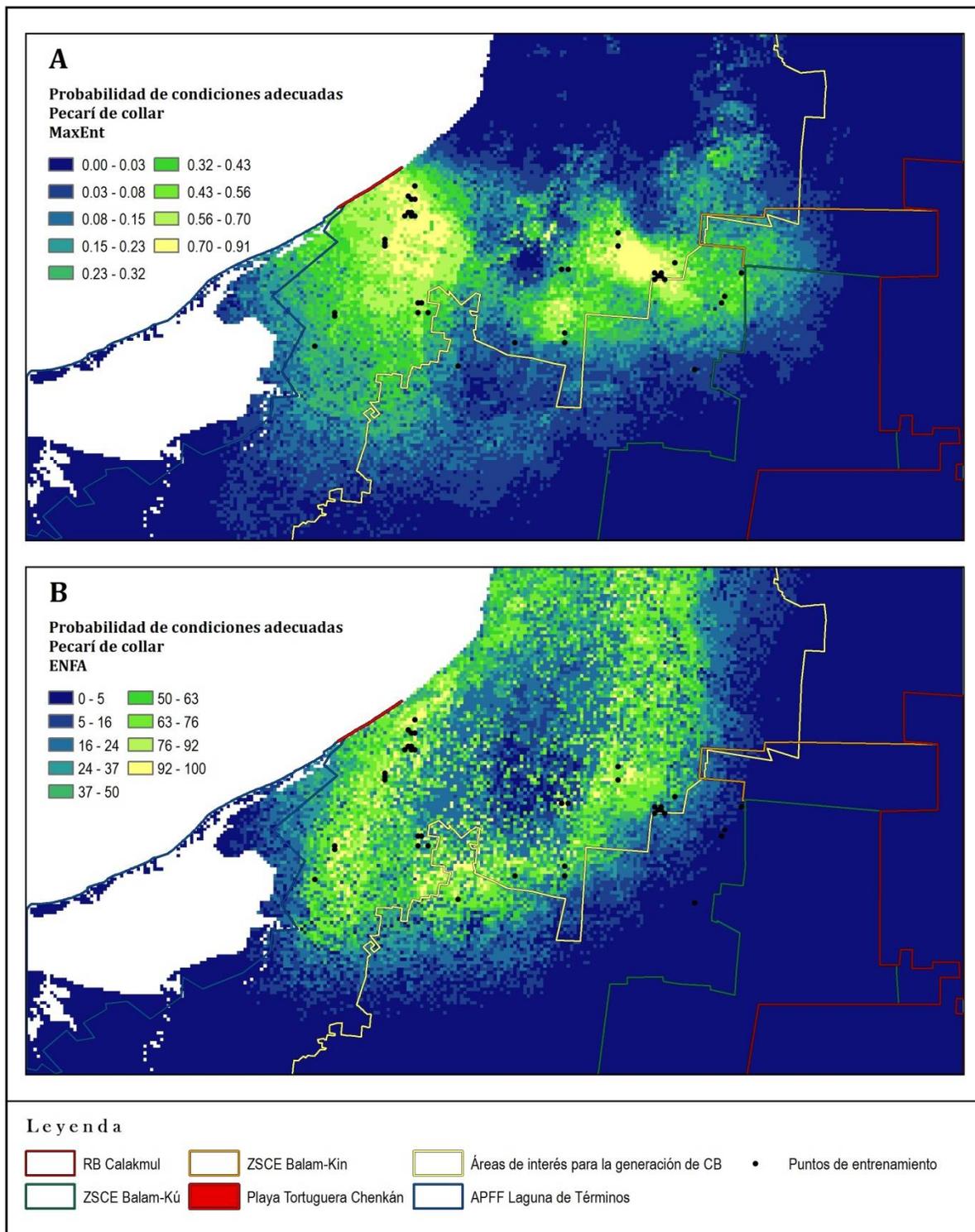


Figura 15. Modelos predictivos para el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul en el estado de Campeche, México. Los valores representan la probabilidad de que las condiciones sean adecuadas para la especie de acuerdo al algoritmo MaxEnt (A) y al modelo generado con ENFA (B).

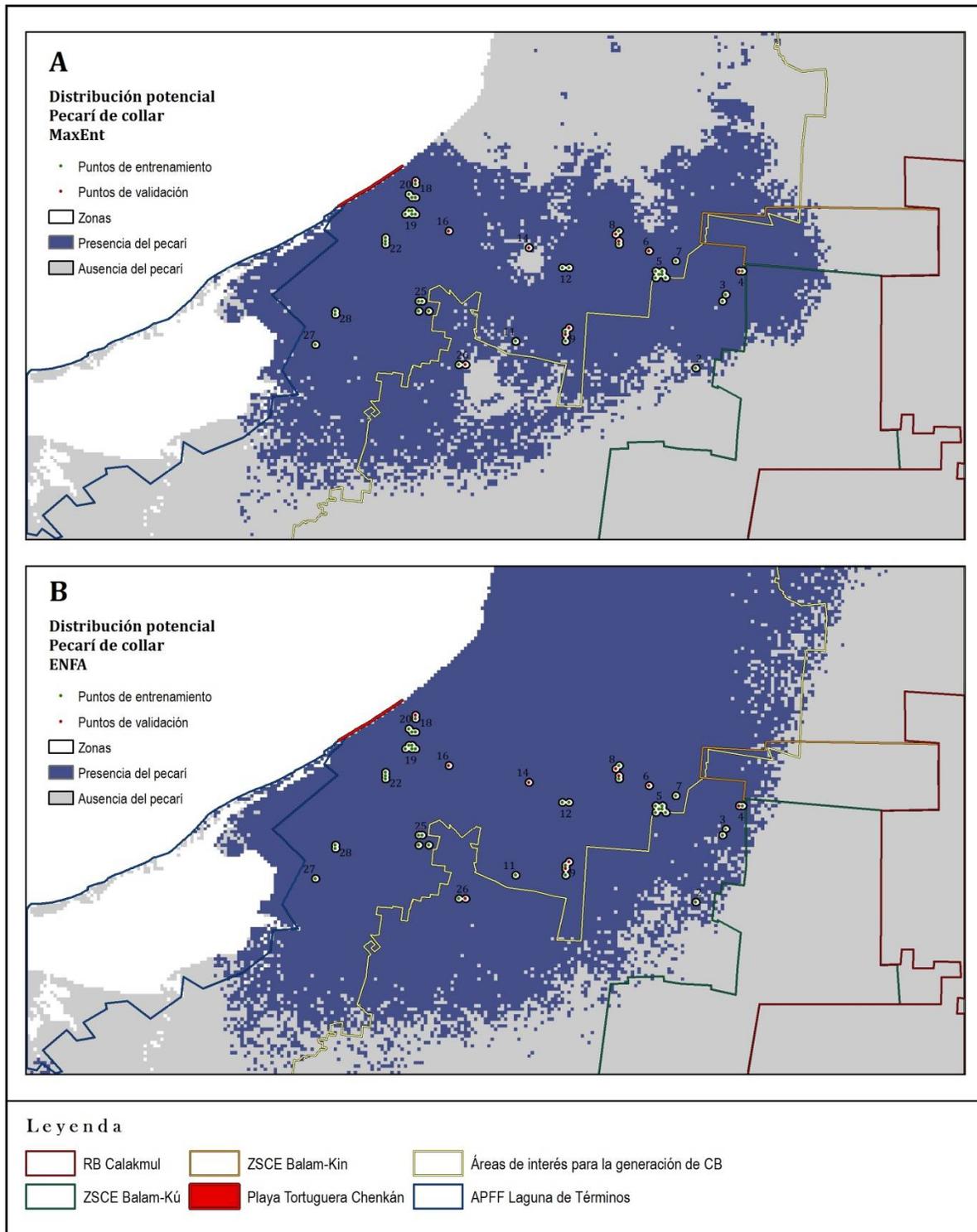


Figura 16. Distribución potencial del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul en el estado de Campeche, México. Se muestran las zonas donde se localizaron huellas del pecarí de collar así como los puntos utilizados para generar (calibración) y validar los modelos. (A) Área predicha como presente/ausente por el algoritmo MaxEnt utilizando como umbral de corte MTP=0.06. (B) Área predicha como presente/ausente por el ENFA utilizando como umbral de corte MTP=3.

7.5 *Influencia de las variables ecológicas*

Las variables ecológicas que determinan la distribución potencial del venado cola blanca y del pecarí de collar en el corredor biológico Laguna de Términos-RB Calakmul se muestran en el cuadro 1. En general la influencia de las variables conforme al estimado heurístico de MaxEnt varió más que entre la prueba de Jackknife y el ENFA. Para el estimado heurístico las variables que aportaron más a la construcción del modelo del venado cola blanca (Cuadro 2) fueron la estacionalidad de la precipitación, la precipitación del trimestre más húmedo y la estacionalidad de la temperatura. Para el pecarí de collar (Cuadro 3) fueron la estacionalidad de la precipitación, la precipitación del trimestre más frío y la estacionalidad de la temperatura. La prueba del Jackknife (Figs. 17 y 18) y el ENFA (Cuadro 4 y 5) coincidieron en que las variables más relevantes para ambos ungulados fueron la estacionalidad de la precipitación, la precipitación del trimestre más húmedo y la precipitación del mes más húmedo.

Las pruebas revelaron que existe gran similitud entre las variables que están definiendo la distribución potencial del venado cola blanca y del pecarí de collar en el corredor. La variable que contribuyó más a los modelos de ambas especies conforme a todas las pruebas es la estacionalidad de la precipitación. El valor positivo de la marginalidad (venado=0.50, Cuadro 4; pecarí=0.53, Cuadro 5) indica que las especies prefieren sitios con valores superiores a la media del área (73.63 coeficiente de variación). Por otro lado, esta variable presenta los valores de especialización más alto de todos (venado=0.51, Cuadro 4; pecarí=0.55, Cuadro 5), lo que implica que no toleran grandes variaciones en las características del hábitat que en su mayoría determinan esa dimensión, esto se refleja en dos aspectos.

Primero, las curvas de respuesta (Fig. 19 y 20) muestran que en los valores mínimos y máximos la probabilidad de presencia de las especies es 0. Su presencia será más probable en los sitios con un coeficiente de variación alto de 74.5 a 82.5 para el venado y de 70-83 para el pecarí. Segundo, la estacionalidad de la precipitación se vincula directamente con la precipitación del trimestre y del mes más húmedo que también contribuyeron de manera importante a los modelos; y con la precipitación del trimestre más seco que es la cuarta variable que aportó más al modelo del venado cola blanca. Mientras que la precipitación del trimestre más frío, fue la segunda en aportación para el pecarí de collar según el estimado heurístico de MaxEnt. La probabilidad de presencia para ambas especies se incrementa conforme aumenta la precipitación del trimestre y del mes más húmedo (marginalidad positiva; Cuadro 4 y 5) y disminuye antes de llegar a su valor máximo (Fig. 19 y 20). Por el contrario, por el valor negativo de la marginalidad (-0.30, Cuadro 4) en la precipitación

del trimestre más seco, el venado cola blanca prefiere valores inferiores a la media (72.4 mm). Mientras que el pecarí de collar tiene preferencia por sitios donde la precipitación es menor a 100 mm durante el trimestre más frío del año (Fig. 20), lo que concuerda con el valor negativo de la marginalidad (-0.25; Cuadro 5).

Para la construcción de los modelos de ambas especies se utilizó la estacionalidad de la temperatura, que presenta dos picos (cerca de los valores mínimos y máximos 0.58 y 0.78 del área; Cuadro 1) en la probabilidad de encontrar condiciones adecuadas apartándose de los valores medios dentro del área. El primero se presenta en los valores bajos cercanos a 0.62 (coeficiente de variación) y el segundo entre los valores más altos cercanos a 0.76 (Fig. 19 y 20). Para el pecarí de collar, además, se utilizó el rango medio diurno y la isothermalidad. En general, la probabilidad de condiciones adecuadas para el pecarí aumenta en los rangos de temperatura diurnos de 12.5 y 14.5°C. De manera similar, la isothermalidad disminuye desde su valor mínimo=0.53, aumenta al llegar a 0.625 hasta alcanzar un pico máximo de 0.655, en donde vuelve a disminuir.

En cuanto al NDVI, la tendencia es similar para ambas especies, aunque con algunas diferencias. Para ambos ungulados la probabilidad de presencia se incrementa al aumentar el NDVI, para el venado cola blanca esta probabilidad es mayor al llegar a NDVI=0.65 en donde el aumento es casi vertical (aunque con ciertas irregularidades) alcanzando un máximo de probabilidad de presencia de 0.65 en NDVI=0.85 y entonces vuelve a disminuir (Fig. 19). Para el pecarí de collar el incremento en la probabilidad de presencia se presenta de manera más uniforme hasta llegar a una probabilidad de 0.75 en el máximo del NDVI=0.89 encontrado en la zona (Fig. 20). Esta probabilidad también se incrementa para ambas especies en sitios de baja elevación o planicies como lo indica el valor negativo de la marginalidad (venado= -0.35, Cuadro 4; pecarí= -0.31, Cuadro 5) y las curvas de respuesta (Fig. 19 y 20).

Cuadro 1. Variables ecológicas utilizadas para modelar el nicho ecológico del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en el corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul.

Clave	Descripción	Venado cola blanca	Pecarí de collar	Promedio	Desviación Estándar	Mínimo	Máximo	Moda
Bio_02	Rango medio diurno (Media mensual [Temperatura máx-Temperatura mín])		*	13.36	0.81	9.50	15.20	13.70
Bio_03	Isotermalidad (Bio_02/Bio_07)*(100)		*	0.61	0.02	0.53	0.68	0.59
bio_04	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación)	*	*	0.69	0.04	0.58	0.78	0.73
bio_13	Precipitación del mes más húmedo	*	*	56.84	5.53	39.00	74.00	60.00
bio_15	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)	*	*	73.63	6.61	58.00	84.00	83.00
bio_16	Precipitación del trimestre más húmedo	*	*	596.33	87.11	428.00	750.00	663.00
bio_17	Precipitación del trimestre más seco	*		72.40	9.37	54.00	129.00	68.00
Bio_19	Precipitación del trimestre más frío		*	114.36	20.64	89.00	243.00	118.00
tp_elev	Elevación	*	*	93.20	78.72	-13.00	346.00	-1.00
NDVI	Índice de Vegetación Diferencial Normalizado	*	*	0.74	0.09	-0.11	0.89	0.78

Cuadro 2. Estimado heurístico del porcentaje de contribución relativa de las variables ecológicas al modelo MaxEnt del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*).

Clave	Descripción	% de contribución
Bio_15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)	64.5
Bio_16	Precipitación del trimestre más húmedo	11.5
Bio_04	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación)	8.8
Bio_17	Precipitación del trimestre más seco	4.5
NDVI	Índice de Vegetación Diferencial Normalizado	4.3
tp_elev	Elevación	3.8
Bio_13	Precipitación del mes más húmedo	2.6

Cuadro 3. Estimado heurístico del porcentaje de contribución relativa de las variables ecológicas al modelo MaxEnt del pecarí de collar (*Pecari tajacu*).

Clave	Descripción	% de contribución
Bio_15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)	59.7
Bio_19	Precipitación del trimestre más frío	23.9
Bio_04	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación)	6.7
Bio_02	Rango medio diario (Media mensual [Temperatura máx-Temperatura mín])	4.5
NDVI	Índice de Vegetación Diferencial Normalizado	3.3
tp_elev	Elevación	1.1
Bio_16	Precipitación del trimestre más húmedo	0.6
Bio_03	Isotermalidad (Bio_02/Bio_07)*(100)	0.2
Bio_13	Precipitación del mes más húmedo	0

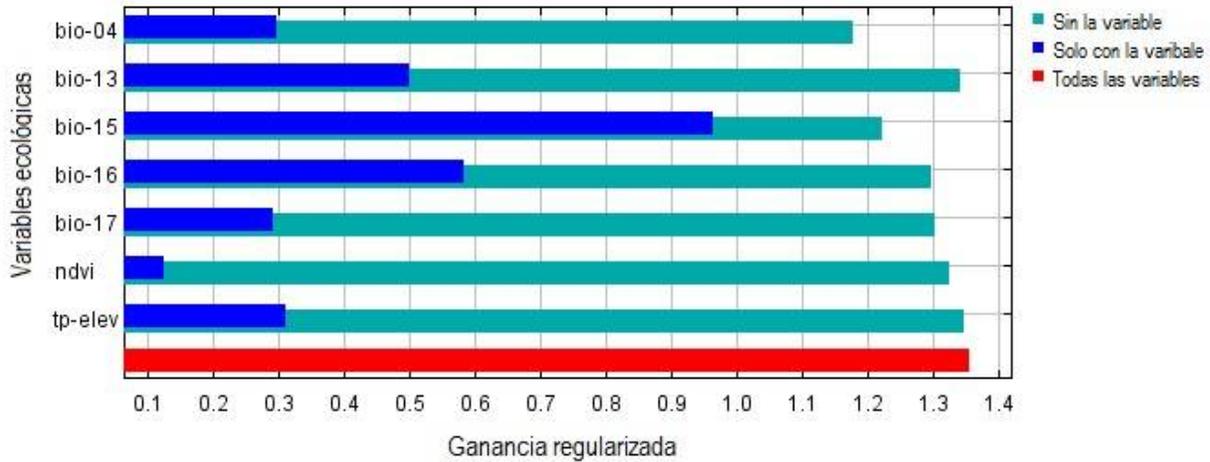


Figura 17. Importancia de cada variable ecológica de acuerdo con la prueba Jackknife para el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Clave de las variables: bio-04 = estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación), bio-13 = precipitación del mes más húmedo, bio-15 = estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación), bio-16 = precipitación del trimestre más húmedo, bio-17 = precipitación del trimestre más seco, ndvi = Índice de Vegetación Diferencial Normalizado y tp-elev = elevación.

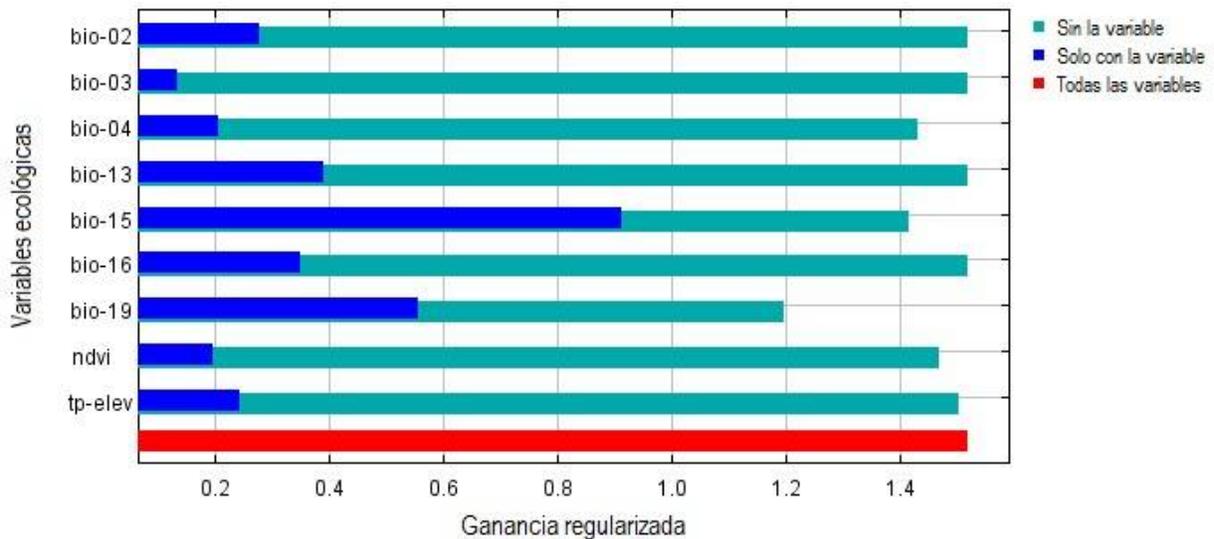


Figura 18. Importancia de cada variable ecológica de acuerdo con la prueba Jackknife para el pecarí de collar (*Pecari tajacu*). Clave de las variables: bio-02 = rango medio diurno de la temperatura, bio-03 = isothermalidad, bio-04 = estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación), bio-13 = precipitación del mes más húmedo, bio-15 = estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación), bio-16 = precipitación del trimestre más húmedo, bio-19 = precipitación del trimestre más frío, ndvi = Índice de Vegetación Diferencial Normalizado y tp-elev = elevación.

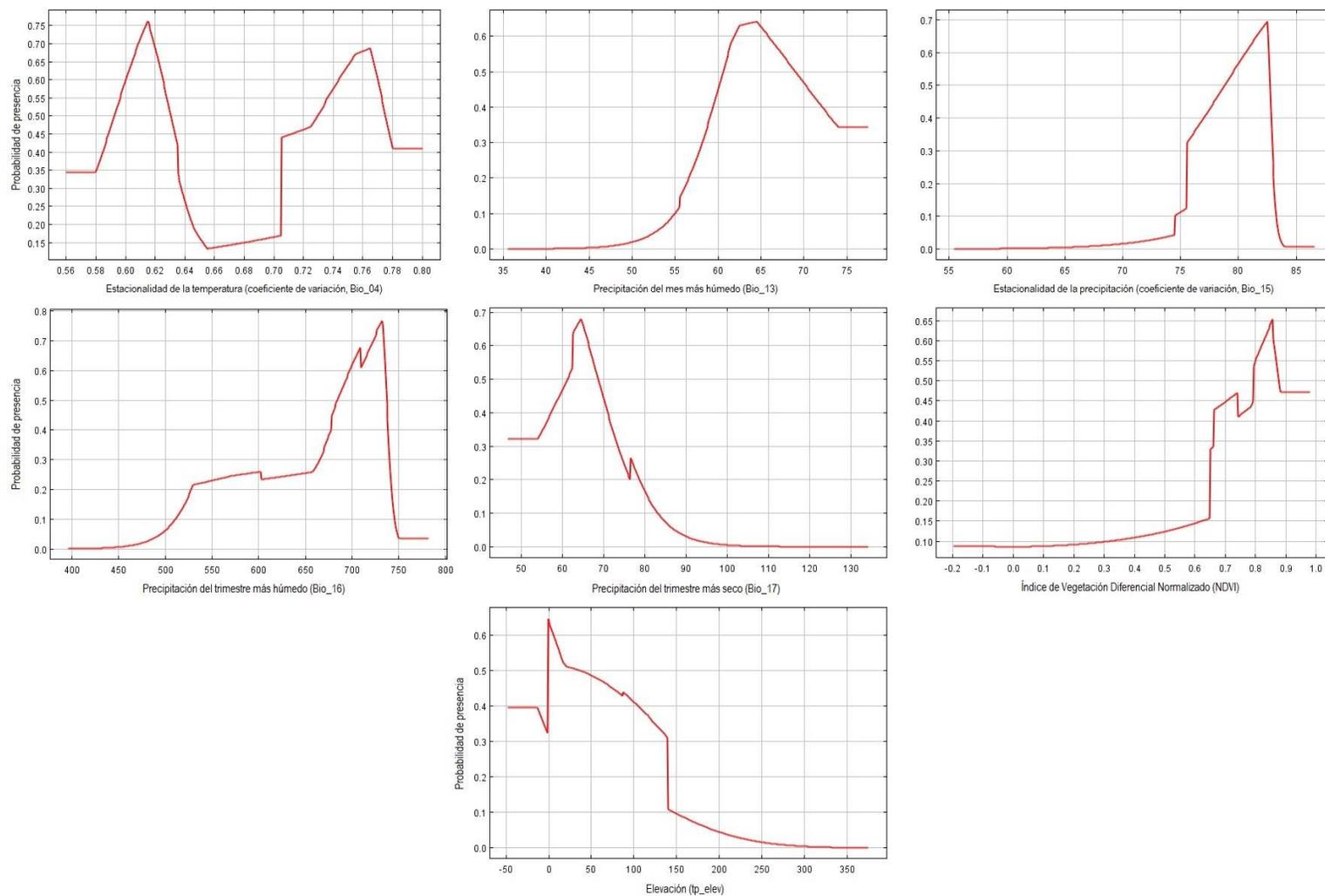


Figura 19. Curvas de respuesta generadas por MaxEnt para cada una de las variables ecológicas utilizadas en la construcción del modelo para el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Los gráficos muestran cómo afecta cada variable a la predicción de MaxEnt de forma que el eje de las ordenadas es la probabilidad predicha de condiciones adecuadas (probabilidad de presencia) ante los valores de cada variable ecológica que aparece en el eje de las abscisas.

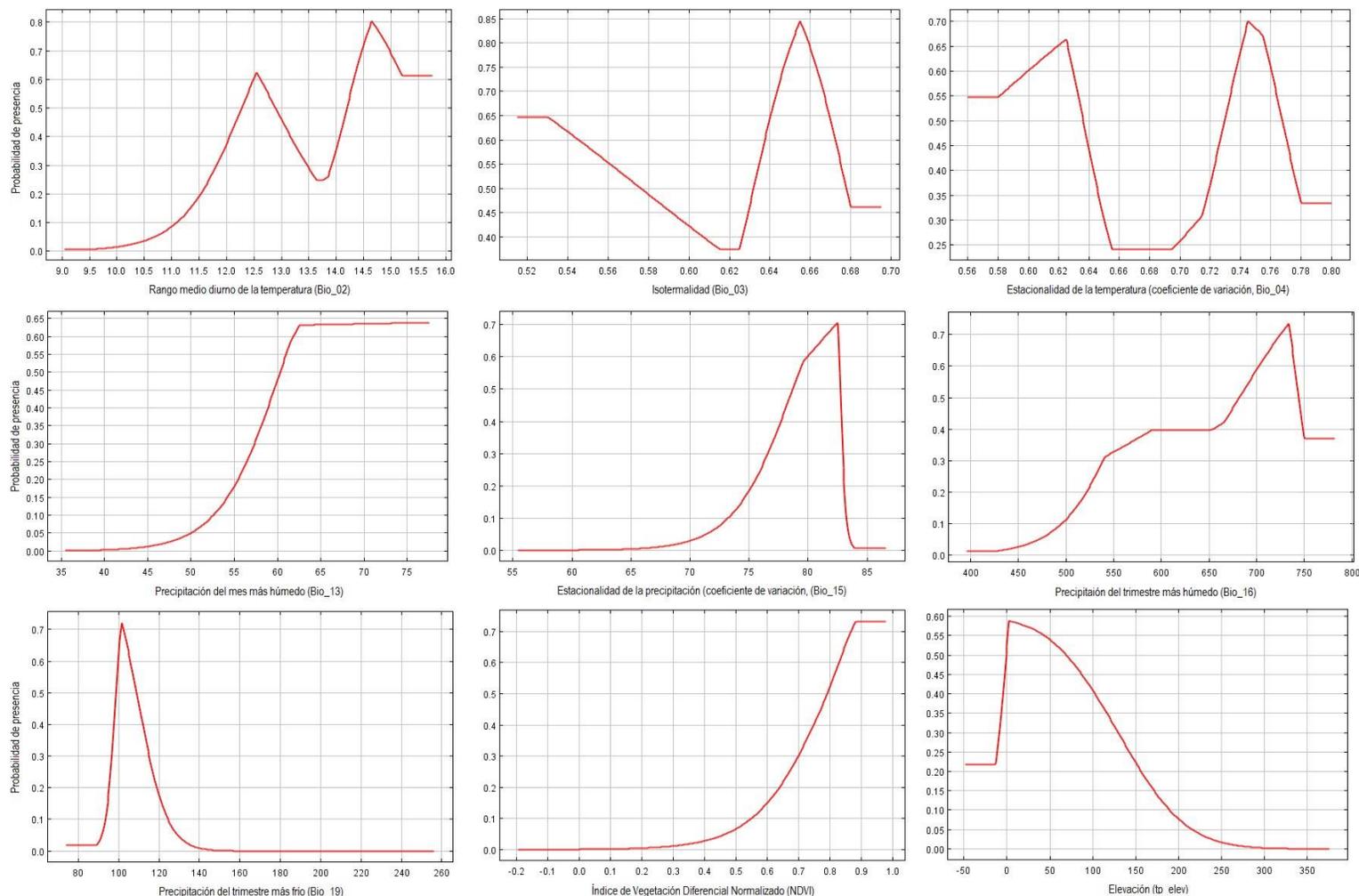


Figura 20. Curvas de respuesta generadas por MaxEnt para cada una de las variables ecológicas utilizadas en la construcción del modelo para el pecarí de collar (*Pecari tajacu*). Los gráficos muestran cómo afecta cada variable a la predicción de MaxEnt de forma que el eje de las ordenadas es la probabilidad predicha de condiciones adecuadas (probabilidad de presencia) ante los valores de cada variable ecológica que aparece en el eje de las abscisas.

Cuadro 4. Contribución de las variables ecológicas a la marginalidad (F1), a la especialización (F1-F3) y a la información explicada (F1-F3) para el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Se utilizaron los tres primeros factores (de 7) del modelo ENFA que en conjunto explican el 96.1%¹ de la información. Las variables están ordenadas de manera decreciente por su valor absoluto en el factor de marginalidad. El primer factor (F1) explica el 100% de la marginalidad, los coeficientes positivos indican preferencia y los negativos evasión por valores superiores a la media del área. Los factores F1 a F3 dan cuenta del 92.2% de la especialización (F1-F3)², los signos en estos coeficientes no tienen ningún significado.

Variab ecológicas	F1 Marginalidad (53.3%)	F2 Especialización (33.2%)	F3 Especialización (5.7%)	F1-F3 Contribución a la Especialización (92.2%)	F1-F3 Contribución para explicar la Información (96.1%)
Bio_15	0.50	0.59	-0.17	0.51	0.51
Bio_16	0.49	-0.40	0.81	0.48	0.48
Bio_13	0.44	0.10	-0.31	0.31	0.37
tp_elev	-0.35	-0.21	0.25	0.29	0.32
Bio_17	-0.30	0.66	0.08	0.41	0.35
NDVI	0.24	0.02	0.09	0.15	0.19
Bio_04	0.23	-0.09	-0.38	0.19	0.21

¹Información explicada = $\frac{1}{2} (1 \cdot \text{contribución a la marginalidad} + 0.922 \cdot \text{contribución a la especialización})$.

²Contribución a la especialización = $(0.533 \cdot \text{contribución a F1} + 0.332 \cdot \text{contribución a F2} + 0.057 \cdot \text{contribución a F3}) / 0.922$.

Cuadro 5. Contribución de las variables ecológicas a la marginalidad (F1), a la especialización (F1-F3) y a la información explicada (F1-F3) para el pecarí de collar (*Pecari tajacu*). Se utilizaron los tres primeros factores (de 9) del modelo ENFA que en conjunto explican el 91.8%¹ de la información. Las variables están ordenadas de manera decreciente por su valor absoluto en el factor de marginalidad. El primer factor (F1) explica el 100% de la marginalidad, los coeficientes positivos indican preferencia y los negativos evasión por valores superiores a la media del área. Los factores F1 a F3 dan cuenta del 83.6% de la especialización (F1-F3)², los signos en estos coeficientes no tienen ningún significado.

Variab ecológicas	F1 Marginalidad (24.8%)	F2 Especialización (43.1%)	F3 Especialización (15.7%)	F1-F3 Contribución a la Especialización (83.6%)	F1-F3 Contribución para explicar la Información (91.8%)
Bio_15	0.53	0.56	-0.55	0.55	0.54
Bio_16	0.44	-0.49	-0.05	0.39	0.42
Bio_13	0.44	0.02	0.39	0.21	0.33
NDVI	0.35	-0.01	-0.02	0.11	0.24
tp_elev	-0.31	-0.08	-0.10	0.15	0.24
Bio_19	-0.25	0.60	-0.47	0.47	0.35
Bio_03	0.14	0.18	0.34	0.20	0.17
Bio_02	0.14	-0.09	-0.44	0.17	0.15
Bio_04	0.14	0.21	0.10	0.17	0.15

¹Información explicada = $\frac{1}{2} (1 \cdot \text{contribución a la marginalidad} + 0.836 \cdot \text{contribución a la especialización})$.

²Contribución a la especialización = $(0.248 \cdot \text{contribución a F1} + 0.431 \cdot \text{contribución a F2} + 0.157 \cdot \text{contribución a F3}) / 0.836$.

7.6 Patrones geográficos de la abundancia poblacional

Como se esperaba, los coeficientes de regresión indicaron una relación negativa entre la abundancia del venado cola blanca y la DNC (Cuadro 6). La relación fue más fuerte con el modelo generado por MaxEnt ($R^2=0.716$, $p<0.001$) que con el modelo ENFA ($R^2=0.518$, $p=0.001$) (Fig. 21). La relación entre abundancia-DNC para *P. tajacu* también fue significativa pero más débil que para el venado y contrario a éste, la relación más fuerte se encontró con ENFA ($R^2=0.486$, $p=0.011$) mientras que con MaxEnt se obtuvo la relación más débil de todas ($R^2=0.326$, $p=0.040$) (Fig. 21). En este último modelo también se encontraron las únicas excepciones a la relación abundancia-DNC con la regresión lineal ($R^2=0.172$, $p=0.069$) y exponencial ($R^2=0.174$, $p=0.068$) siendo no significativas (Cuadro 6).

Los patrones geográficos de la abundancia poblacional para ambas especies (Fig. 22 a 25) se estimaron sustituyendo la Distancia al Centroides del Nicho de cada pixel dentro del área de distribución potencial (Fig. 22 a 25) en la ecuación de los coeficientes de regresión que describieron con mayor precisión la relación entre las variables dependiente (abundancia) e independiente (distancia al centroide) (Fig. 21), para todos los casos ésta fue la regresión cúbica (Cuadro 6). De tal forma que las estimaciones describen una relación inversa curvilínea entre la abundancia y la DNC para *O. virginianus* (Fig. 21). Aunque con mayor dispersión, este patrón también se observó para *P. tajacu* con ENFA, pero no con MaxEnt, donde la relación es más bien triangular, con valores altos de abundancia a menor y mayor DNC (Fig. 24).

Cuadro 6. Evaluación de la relación distancia al centroide del nicho-abundancia poblacional para el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en el corredor biológico Laguna de Términos-RB Calakmul. La evaluación se realizó con base en las cinco principales funciones elementales: lineal, logarítmica, cúbica, potencial y exponencial. Las ecuaciones y los coeficientes de regresión que describieron con mayor precisión la relación entre las variables se muestran en negritas y las relaciones no significativas en gris.

		MaxEnt			ENFA		
		R ²	p	Ecuación	R ²	p	Ecuación
Venado cola blanca (<i>Odocoileus virginianus</i>)	Lineal	0.308	0.004	y= -1.578x+5.492	0.246	0.012	y= -1.075x+4.532
	Logarítmica	0.388	0.001	y= -3.896Ln(x)+5.056	0.289	0.006	y= -2.918Ln(x)+4.463
	Cúbica	0.716	<0.001	y= 42.79-44.76x+15.77x²-1.80x³	0.518	0.001	y= 50.07-49.87x+16.73x²-1.84x³
	Potencial	0.310	0.004	y= 5.402x ^{-1.422}	0.308	0.004	y= 4.994x ^{-1.224}
	Exponencial	0.252	0.011	y= 6.443e ^{-0.583x}	0.262	0.009	y= 5.134e ^{-0.451x}
Pecarí de collar (<i>Pecari tajacu</i>)	Lineal	0.172	0.069	y= -0.302x+2.164	0.218	0.044	y= -0.282x+2.151
	Logarítmica	0.200	0.048	y= -0.983Ln(x)+2.319	0.259	0.026	y= -0.965Ln(x)+2.347
	Cúbica	0.326	0.040	y= -0.9+4.36x-2.05x²+0.27x³	0.486	0.011	y= 20.42-16.39x+4.56x²-0.42x³
	Potencial	0.204	0.046	y= 2.571x ^{-0.694}	0.261	0.025	y= 2.610x ^{-0.677}
	Exponencial	0.174	0.068	y= 2.298e ^{-0.213x}	0.220	0.043	y= 2.274e ^{-0.197x}

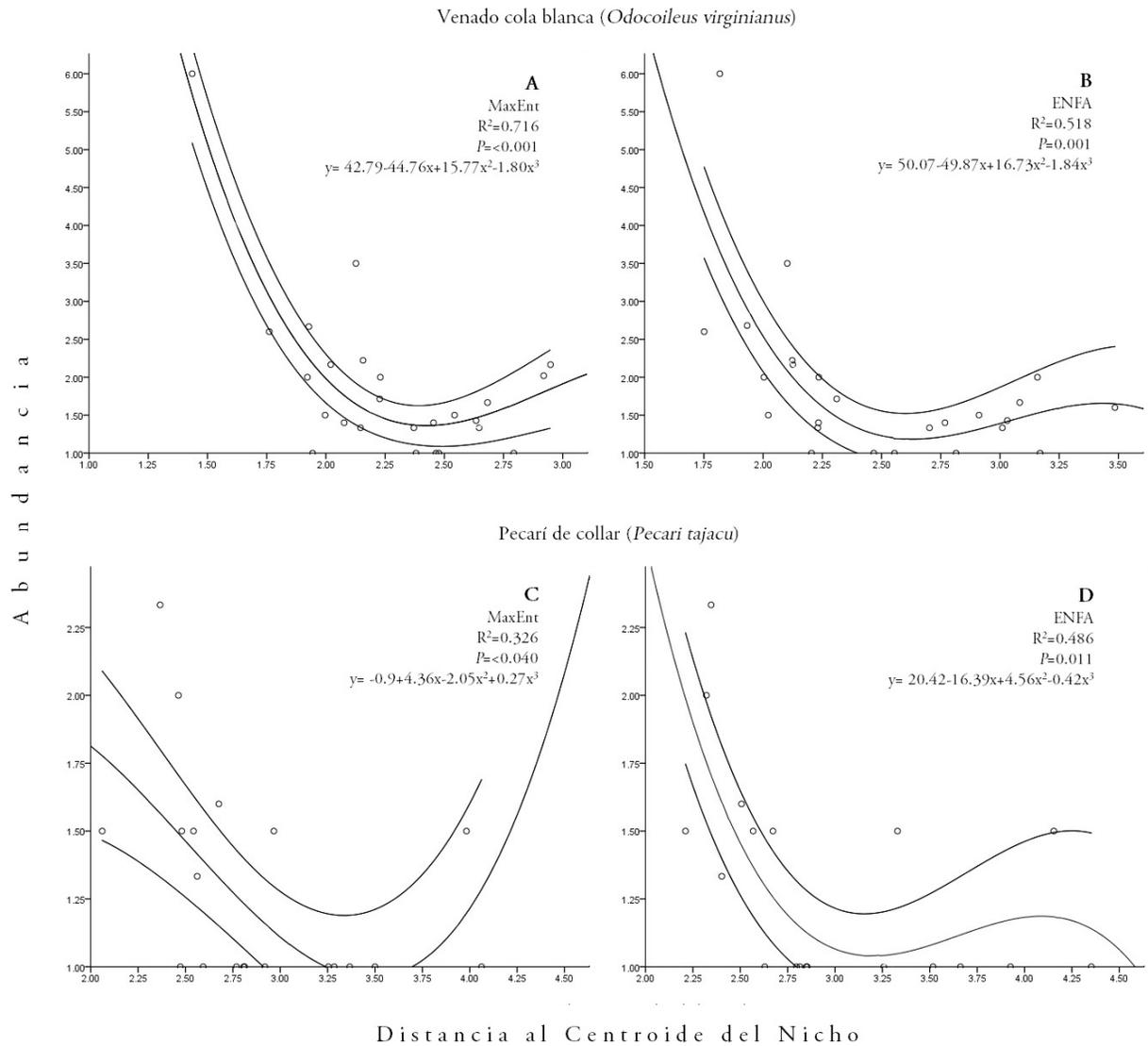


Figura 21. Abundancia poblacional como función de la distancia al centroide del nicho ecológico para el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*; A y B) y para el pecarí de collar (*Pecari tajacu*; C y D). Las estadísticas dentro de cada gráfico muestran la fuerza de la relación (R^2) así como la inclinación de la pendiente y el tipo de función que mejor se ajusta a cada especie.

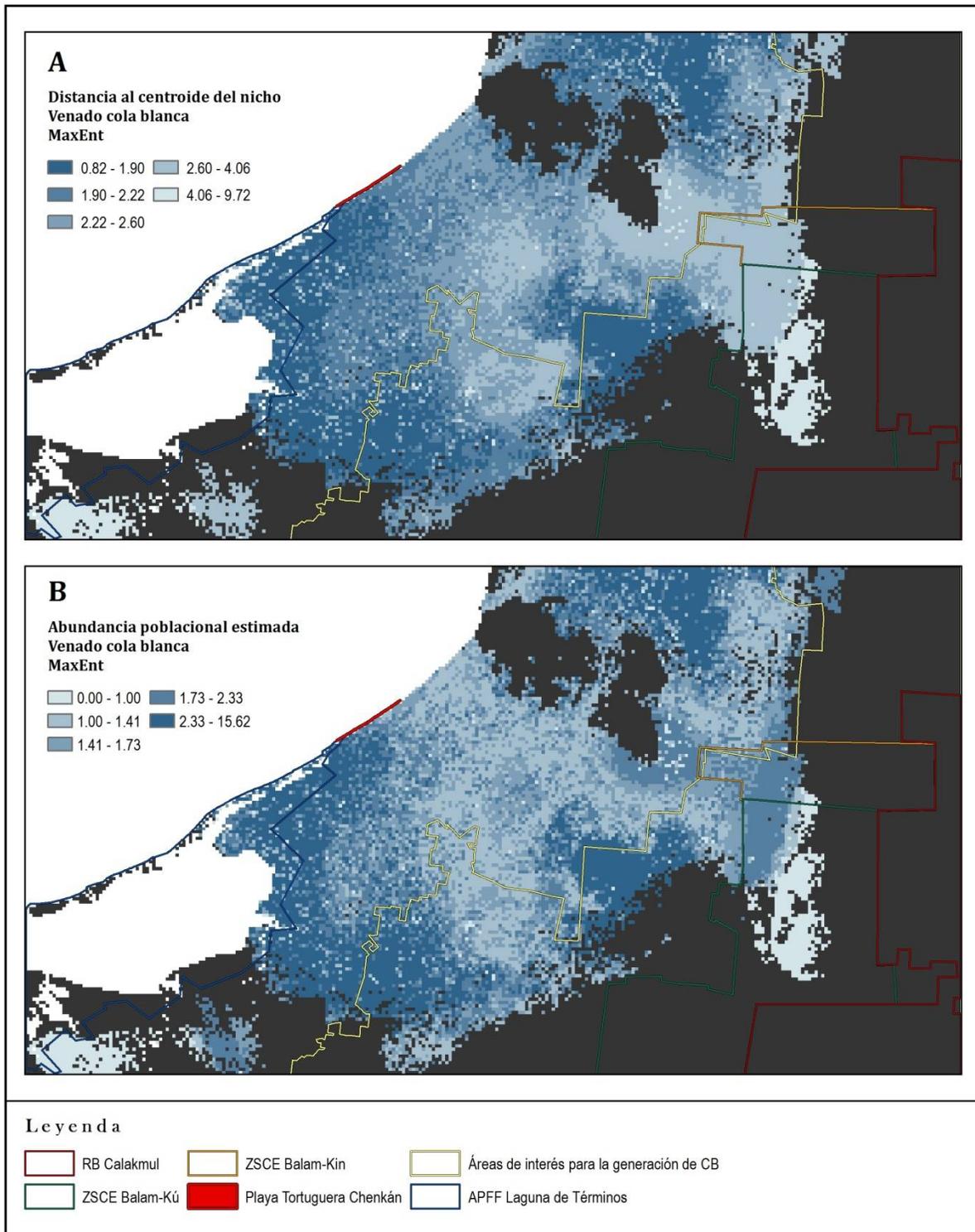


Figura 22. Distancia al Centroides del Nicho (A) y patrón geográfico de la abundancia poblacional estimada (B) del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) con base en la distancia al centroide y al área de distribución potencial predicha por el algoritmo MaxEnt en corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul en el estado de Campeche, México.

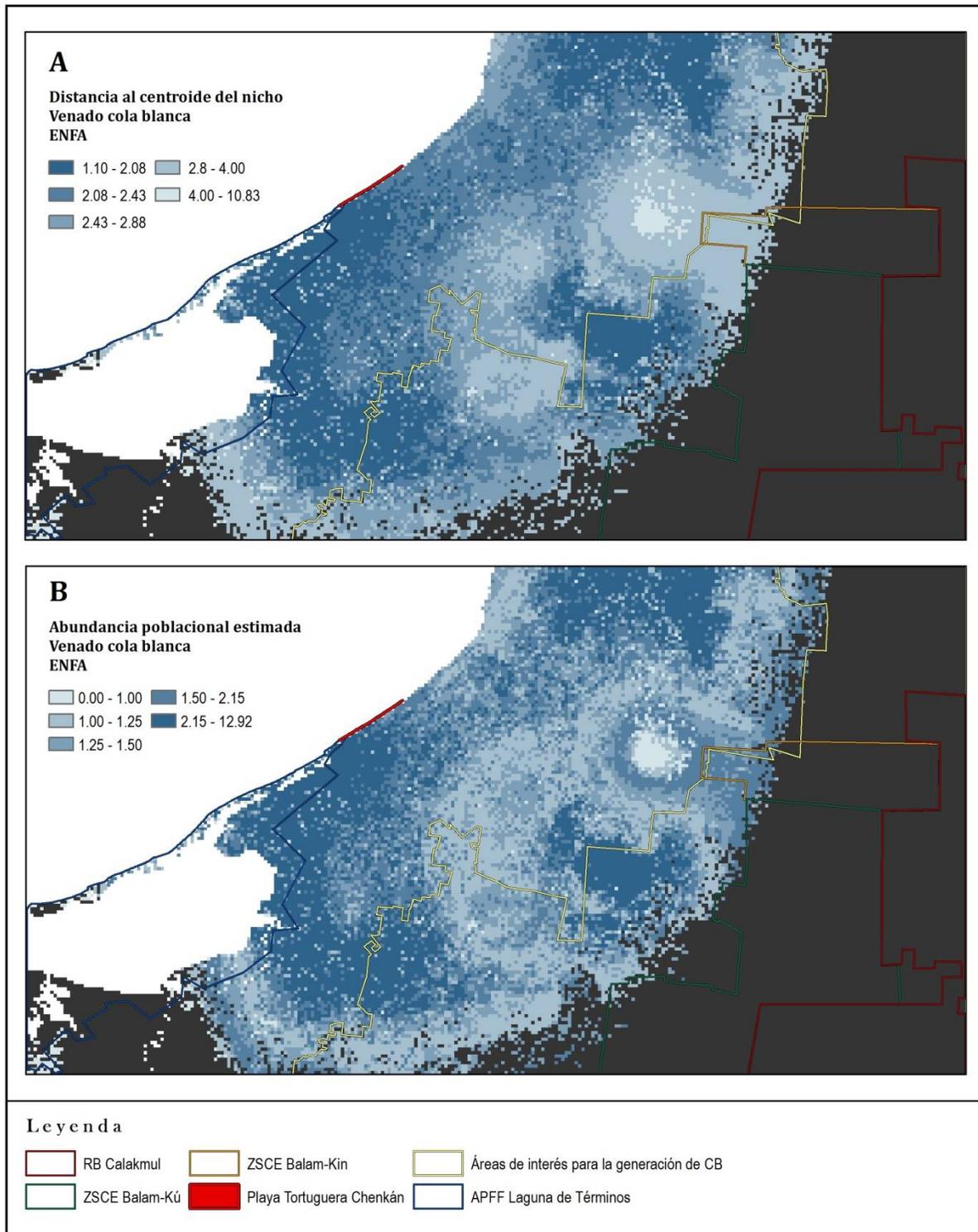


Figura 23. Distancia al Centroides del Nicho (A) y patrón geográfico de la abundancia poblacional estimada (B) del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) con base en la distancia al centroide y al área de distribución potencial predicha por el algoritmo ENFA en corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul en el estado de Campeche, México.

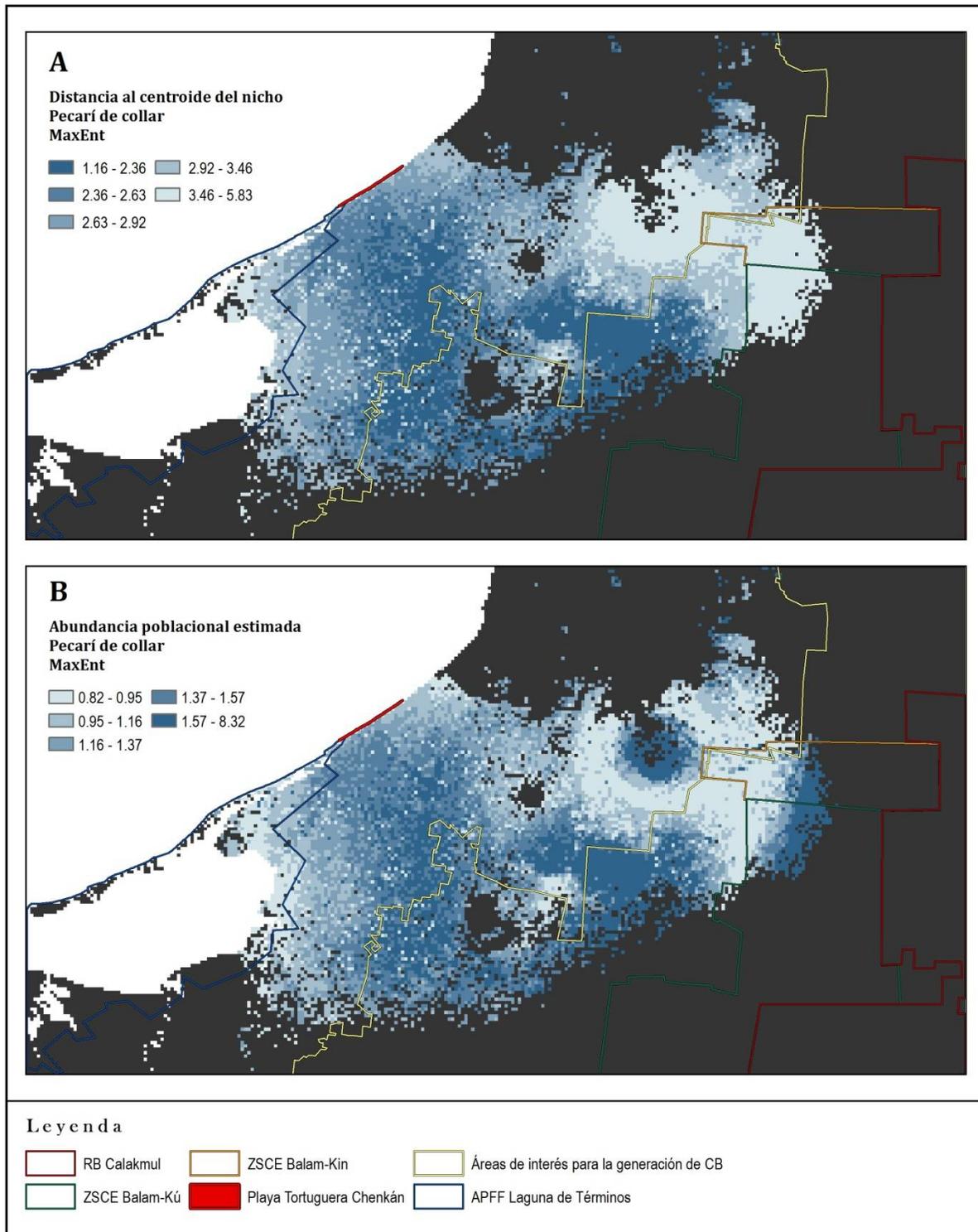


Figura 24. Distancia al Centroides del Nicho (A) y patrón geográfico de la abundancia poblacional estimada (B) del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) con base en la distancia al centroide y al área de distribución potencial predicha por el algoritmo MaxEnt en corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul en el estado de Campeche, México.

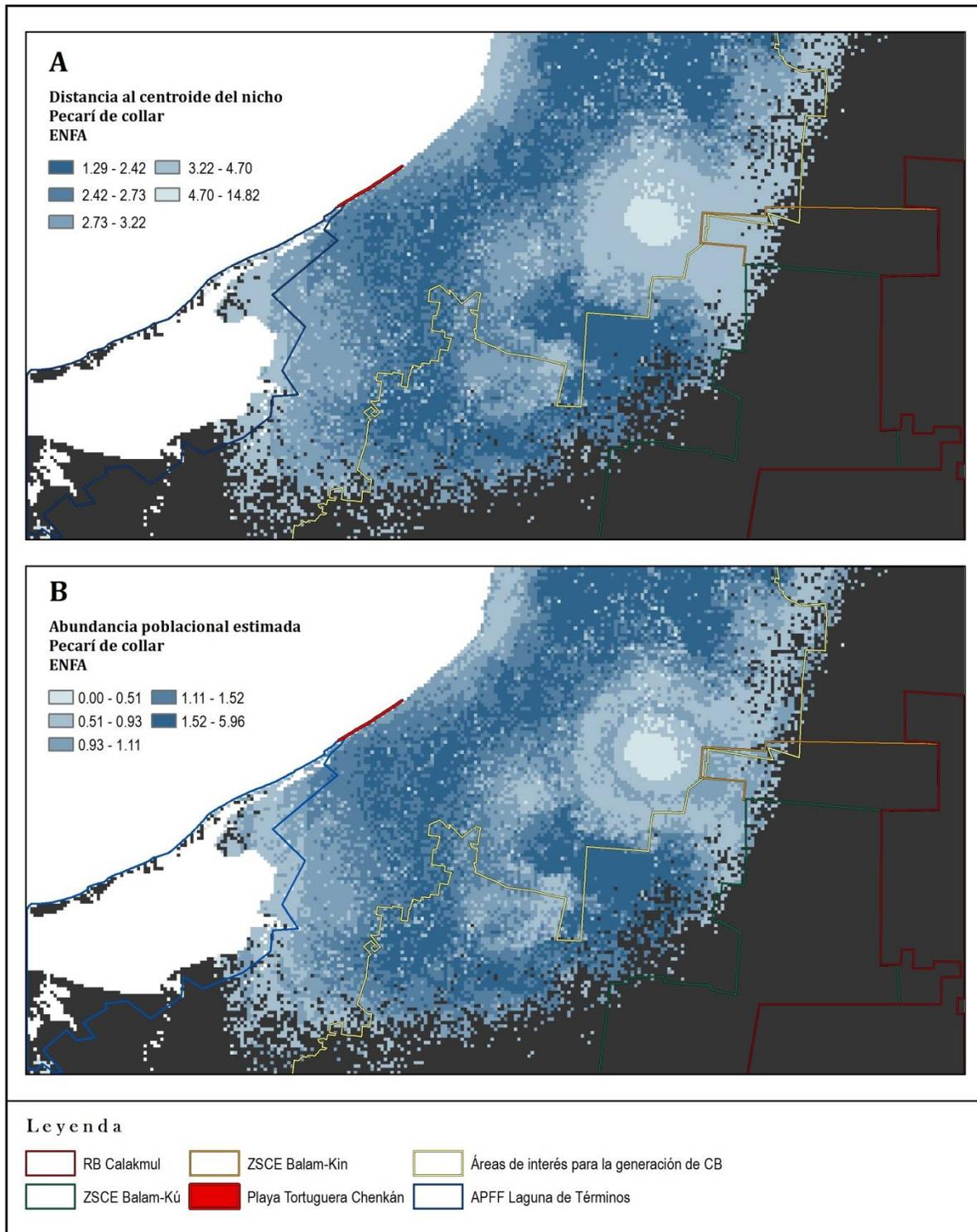


Figura 25. Distancia al Centroides del Nicho (A) y patrón geográfico de la abundancia poblacional estimada (B) del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) con base en la distancia al centroide y al área de distribución potencial predicha por el algoritmo ENFA en corredor biológico APFF Laguna de Términos-RB Calakmul en el estado de Campeche, México.

VIII. DISCUSIÓN

En este estudio se implementó el enfoque de la distancia al centroide del nicho (DNC) para predecir los patrones geográficos de la abundancia poblacional del venado cola blanca y el pecarí de collar en el corredor biológico APFF Laguna de Términos–RB Calakmul, Campeche. Todas las funciones de regresión mostraron una relación inversa y significativa (con excepciones para *P. tajacu* con el modelo MaxEnt), lo que sugiere que la variación geográfica de la abundancia poblacional para ambas especies puede explicarse, cuando menos en parte, por su ubicación en el espacio ambiental, es decir, por la distancia ambiental a las condiciones óptimas del área en que habitan y su proyección en el espacio geográfico.

De acuerdo con el enfoque de la distancia al centroide del nicho, las condiciones óptimas se encuentran hacia el centroide ambiental y disminuyen paulatinamente conforme se acercan a los bordes. Sin embargo, la función que describió mejor la relación abundancia-DNC para todos los casos fue la cúbica, en donde los sitios con mayor abundancia y menor DNC muestran una relación más sólida y una disminución abrupta, la mayor dispersión se encontró en sitios con mayor DNC que corresponden a diferentes abundancias. Esto podría implicar, como lo señalaron Martínez-Meyer *et al.* (2013), que la mayor abundancia se encuentra en el centroide ambiental que es el óptimo del hipervolumen, y que los sitios óptimos donde la tasa de natalidad y la probabilidad de supervivencia pueden ser maximizadas, se encuentran en intervalos de DNC muy estrechos. Aunque la mayor distancia no mostró el patrón esperado, es decir, menor abundancia a mayor DNC, los resultados concuerdan con la hipótesis de que la centralidad ambiental representa un factor importante en la abundancia poblacional para estas especies (Martínez-Meyer *et al.*, 2013).

Es probable que tanto la mayor dispersión en la parte inferior derecha de la curva, así como la excepción encontrada para el pecarí de collar con el modelo MaxEnt (donde la relación fue más bien triangular, con valores de abundancia altos a menor y mayor DNC) se deban a cuestiones metodológicas implicadas en la modelación de los nichos ecológicos y en la estimación de la abundancia, así como a otros factores que influyen en la abundancia poblacional de una especie y que no fueron contemplados en este estudio.

8.1 Extensión del área de estudio

Primero, consideremos que la extensión del área de estudio tiene fuertes efectos sobre las predicciones de los modelos de nicho ecológico (Soberón y Peterson, 2005; Barve *et al.*, 2011), y resulta crucial al estimar la distancia al centroide del nicho. Cuando el interés se centra en zonas particulares, como en este caso el corredor biológico, se corre el riesgo de subestimar el nicho. Si la extensión del área de estudio en el espacio ambiental no es representativa tanto del centroide como de sus extremos, la estimación de la DNC por sus tendencias centrales puede resultar muy engañosa. De lado contrario, estimar la DNC para todo el rango geográfico de las especies, también puede conducir a que las asociaciones reales entre el óptimo ambiental y la abundancia se pierdan, sobre todo para las especies de amplia distribución como el venado cola blanca y el pecarí de collar que abarcan gran parte del continente americano. La centralidad de un rango ambiental tan amplio, no puede esperarse que represente las condiciones óptimas en el extremo norte y sur de su distribución geográfica.

En cuanto a la forma de la función, los resultados son similares a los encontrados por Martínez-Meyer *et al.* (2013). Estos autores estimaron la DNC para 11 especies a través de toda su área de distribución. Encontraron que para 10 de las 11 especies la relación abundancia-DNC fue negativa y significativa, y sólo una no mostró relación. De éstas, 9 fueron curvilíneas ($R^2=0.074$ a 0.691), y una lineal ($R^2=0.444$). Sin embargo, la forma de la relación para algunas especies es extraña y no muestra el patrón esperado (Martínez-Meyer *et al.*, 2013, Material complementario). Por otro lado, Ureña-Aranda *et al.* (2015) obtuvieron buenos resultados al estimar la DNC para el rango entero de la tortuga del Bolsón (*Gopherus flavomarginatus*). Hay que señalar, que esta especie es micro endémica del centro del desierto de Chihuahua y su área de distribución es mucho más restringida que la de las especies analizadas por Martínez-Meyer *et al.* (2013). Para *Gopherus flavomarginatus*, la relación entre la abundancia de las madrigueras y la DNC fue inversa y significativa ($R^2=0.681$). Al igual que en el presente estudio, encontraron que la abundancia es mayor hacia el centroide ambiental y disminuye abruptamente, pero en su caso, la disminución de la abundancia fue relativamente más uniforme con el incremento de la DNC. Brown *et al.* (1995) sugirieron que el área de distribución de una especie puede verse como un mosaico de muchos sitios locales, y que la abundancia local está determinada por diferentes combinaciones de variables ambientales en diferentes partes de su rango geográfico (Brown, 1984). También se ha sugerido que la adaptación de las especies a las diferentes condiciones ambientales a través de su rango geográfico, probablemente contribuye a la

desviación del patrón de centro abundante (Sagarin *et al.*, 2006), y es posible que también influya en los resultados de la DNC.

A este respecto, la mayor capacidad predictiva entre los pocos estudios que han evaluado la relación abundancia/densidad-DNC, la obtuvieron Yañez-Arenas *et al.* (2012b) al estimar la DNC para el venado cola blanca en dos áreas de estudio por separado. En el presente estudio, la fuerza de la relación para los modelos de *P. tajacu* (MaxEnt $R^2=0.326$; ENFA $R^2=0.486$) y de *O. virginianus* con ENFA ($R^2=0.518$) fue más débil en comparación a lo reportado por estos autores para la Cuenca del Balsas ($R^2=0.902$), pero la DNC con el modelo MaxEnt para esta misma especie ($R^2=0.716$) fue similar a la que reportaron para el Valle de Tehuacán–Cuicatlán ($R^2=0.761$). Sin embargo, la forma de la función no es comparable ya que estos autores no utilizaron funciones de regresión no lineales.

Lo anterior puede implicar que para algunas especies es posible predecir la distribución de la abundancia estimando la DNC a través de toda su área de distribución, mientras que para otras es posible que exista más de un óptimo ambiental, y esto depende en gran medida de la heterogeneidad de los ambientes que ocupa a través de su rango geográfico y su adaptación diferencial a ellos. De manera que si bien es posible que se haya capturado, en alguna medida, la estructura ambiental (es decir, centroide-periferia ambiental) pertinente a las subespecies que habitan en esta área, también es posible que se hayan dejado fuera zonas ambientalmente relevantes e/o incluido zonas ambientalmente irrelevantes para estas subespecies.

8.2 Modelos de nicho ecológico

En segundo lugar, aunque todos los MNE fueron mejor que el azar ($AUC>1$), parecen presentar cierto sobreajuste. El rendimiento de los MNE depende mucho del tamaño de la muestra y del sesgo de muestreo. Cuando sólo se muestrea un subgrupo de la superficie total del área de estudio y/o las localidades están muy cercanas una de la otra, los registros de ocurrencia pueden presentar sesgo geográfico, que a su vez propicia que el modelo sobreajuste los sesgos ambientales, es decir, el modelo se ajusta a los datos de calibración produciendo caracterizaciones potencialmente incompletas (Soberón y Peterson, 2005; Veloz, 2009; Peterson y Soberón, 2012). Este efecto se observa en el hecho de que las probabilidades más altas de encontrar condiciones adecuadas están en y entre los puntos utilizados para calibrar los modelos, formando una especie de camino entre ellos, principalmente para MaxEnt. Además, la mayor parte del área predicha para ambas especies se restringe hacia la parte oeste-

centro de norte a sur donde se localizan los registros de ocurrencia y en donde el clima predominante es de sabana tropical (Aw), y con menor área predicha en la parte este donde el clima predominante es el Ax'(w₁)iw'' (Orellana *et al.*, 2009) y en donde se conoce que ambas especies están presentes (Reyna-Hurtado y Tanner, 2005, 2007). De tal forma que las predicciones parecen estar caracterizando mejor las condiciones ambientales dominantes en la zona donde se localizan los puntos de calibración. El uso de enfoques de partición de registros de calibración diferentes al tradicional aleatorio, puede conducir a la disminución del sobreajuste y a un mejor rendimiento de los modelos. Sin embargo, este campo aún se sigue explorando, los resultados han sido variables y dependen de las características propias de la especie, la configuración geográfica del área y de las variables ecológicas utilizadas en el análisis (Boria *et al.*, 2014; Tessarolo *et al.*, 2014; Varela *et al.*, 2014). En cualquier caso, se espera que la mayor cobertura en el espacio ambiental conduzca a la mejora de las predicciones (Soberón y Peterson, 2005; Peterson *et al.*, 2011).

También se observó que los modelos generados con ENFA son muy similares entre sí para ambas especies, mientras que MaxEnt produjo las predicciones de menor superficie, sobre todo para *P. tajacu*. Las diferencias entre las estimaciones de ambos métodos eran de esperarse, ya que los diferentes algoritmos pueden proporcionar diferentes predicciones (Soberón y Nakamura, 2009; Peterson *et al.*, 2011; Saupe *et al.*, 2012). Se ha mencionado que MaxEnt es muy susceptible al sesgo en los puntos de calibración y que es mejor para interpolar entre puntos de ocurrencia que para predecir áreas no observadas (Peterson *et al.*, 2007; Soberón, 2014). Lo que puede explicar la menor superficie predicha por este algoritmo para ambas especies en comparación al ENFA. Sin embargo, se ha argumentado que los métodos más complejos como MaxEnt, son preferibles a los más sencillos como ENFA (Elith *et al.*, 2006; Tsoar *et al.*, 2007). Jiménez-Valverde *et al.* (2008) colocan a ENFA entre los métodos simples que se encuentran más cercanos a predecir el nicho fundamental, y a MaxEnt entre los métodos complejos (que utilizan sólo puntos de presencia) que son más próximos a predecir el nicho realizado. En este estudio, ningún algoritmo mostró un rendimiento superior en general. MaxEnt obtuvo el mejor rendimiento (AUC=1.73) para el venado cola blanca, pero también el más bajo (AUC=1.29) para el pecarí de collar. Los modelos generados con ENFA obtuvieron valores similares para ambas especies (AUC=1.30 *O. virginianus*; AUC=1.35 *P. tajacu*).

Por otro lado, algunos estudios han mostrado que los resultados de MaxEnt varían en respuesta a diferentes configuraciones, en especial variando el nivel de regularización (la protección del algoritmo al sobreajuste). Sin embargo el valor de regularización óptimo varía

según la especie, el enfoque de partición de datos, las variables ambientales y la región de estudio (Anderson y Gonzalez, 2011; Radosavljevic y Anderson, 2014). Por ejemplo, Peterson *et al.* (2007) observaron que las predicciones de MaxEnt mostraron incapacidad para predecir en amplias regiones no muestreadas, al menos en niveles altos de probabilidad, y que los valores más altos de idoneidad se encontraban en los puntos de presencia aún al utilizar diferentes niveles de regularización. Sin embargo, estos autores también encontraron que cuando el objetivo es producir mapas binarios de presencia-ausencia, como en este caso, más que la idoneidad predicha por el algoritmo, el sesgo de muestreo se puede reducir y conseguir predicciones más generales aplicando valores de umbral de probabilidad bajos, de hecho, se ha recomendado usar como umbral de probabilidad la mínima de los puntos de ocurrencia (Soberón, 2014).

La diferencia entre el mayor rendimiento de MaxEnt para *O. virginianus* y el menor para *P. tajacu* también puede encontrarse en la cantidad de registros de presencia utilizados para calibrar los modelos. Para el venado cola blanca se utilizaron 89 puntos de presencia y tan sólo 38 para el pecarí de collar. Se ha argumentado que los modelos fiables se pueden desarrollar con tan sólo 50 a 100 puntos de presencia (Stockwell y Peterson, 2002). Por ejemplo, Varela *et al.* (2014) encontraron que con una partición de datos aleatoria se requieren al menos 50 puntos para lograr el rendimiento óptimo de MaxEnt. Esto se debe a que las muestras pequeñas corren el riesgo de no representar apropiadamente el espacio ambiental, y por lo tanto aumentar el sesgo de muestreo (Stockwell y Peterson, 2002). Esto sugiere, de acuerdo a la ROC parcial, que MaxEnt proporciona las estimaciones más precisas pero parece ser muy sensible al tamaño de muestra. Mientras que ENFA, si bien no logra las puntuaciones más altas, su capacidad predictiva parece estar menos influenciada por este factor. Esto contradice lo reportado por Wisz *et al.* (2008), quienes evaluaron las predicciones de 12 algoritmos para 46 especies con tres tamaños de muestra (100, 30 y 10 registros) mediante ROC tradicional. Ellos encontraron que algunos algoritmos, incluyendo MaxEnt eran mucho menos sensibles al tamaño de la muestra. Sin embargo, es muy probable que esta discrepancia sea el resultado de las diferentes técnicas de validación.

El efecto del sesgo de muestreo y el tamaño de la muestra sobre las predicciones de la DNC fueron evaluados por Yañez-Arenas *et al.* (2014a). Estos autores utilizaron una especie virtual para la cual los patrones de abundancia eran ideales y estrictamente controlados bajo este supuesto. Sus resultados indicaron una relación inversa y ligeramente curvilínea, y que la capacidad predictiva de la DNC se incrementaba con la intensidad de muestreo para dos

escenarios. El primero, que simulaba un muestreo aleatorio (que supone ausencia de sesgo) fue el que produjo las mejores predicciones de densidad, seguido de cerca por el escenario en donde el esfuerzo de muestreo era proporcional a la densidad local de la especie. El tercer escenario, que simuló muestreos al azar alrededor de áreas que no se relacionan con las características de las especies (como reservas y universidades) obtuvo el rendimiento más pobre, mostrando relaciones triangulares incluso para el mayor tamaño de muestra. Estos resultados coinciden con los de este estudio. Como ya se mencionó, la mayoría de las relaciones fueron curvilíneas; las relaciones más fuertes se encontraron para el venado cola blanca quien también tuvo el mayor tamaño de muestra en comparación al pecarí de collar cuyas relaciones abundancia-DNC fueron menos fuertes, y la relación para esta especie con el modelo MaxEnt fue más bien triangular. Para este último modelo, sólo tres (cúbica, potencial y logarítmica) de los cinco coeficientes de regresión fueron significativos. Es posible que, aunque se utilizó como umbral de corte el valor mínimo de los puntos de presencia, el menor tamaño de muestra y utilizar los parámetros predeterminados de MaxEnt, hayan conducido a un mayor sobreajuste para el pecarí de collar. Este modelo presenta la menor superficie predicha, de manera que sitios ambientalmente relevantes para la especie pudieron no ser contemplados en las estimaciones de la DNC. Los resultados sugieren que mientras mayor sea el rendimiento de los MNE, mayor será la capacidad predictiva de la DNC.

8.3 Variables ecológicas

Los MNE y la DNC dependen en gran medida de cuantas y cuales variables ambientales se consideran en los análisis. También es importante considerar que las condiciones ambientales a lo largo de toda el área de distribución de una especie pueden diferir en muchas variables, incluyendo las que tienen un fuerte impacto biológico sobre la especie de interés, y otras cuya influencia es débil o nula (Rödder y Lötters, 2009). Es de esperarse que las variables que parecen ser relevantes para una especie dentro de una determinada zona, puedan no serlo en otras, o bien no en el mismo sentido (Grinnell, 1914, 1917a; Brown, 1984; Peterson *et al.*, 2011).

Por ejemplo, la orientación de las laderas que ha sido reportada como importante para el venado cola blanca y la pendiente que se ha relacionado con la probabilidad de presencia para ambas especies (Sánchez-Rojas *et al.*, 1997; Delfín-Alfonso *et al.*, 2009; Ortíz-García *et al.*, 2012), no se incluyeron en este estudio ya que fueron dos de las variables con menor

aportación a la marginalidad y a la especialización. Además, contrario a este estudio, Yáñez-Arenas (2009) encontró que la probabilidad de presencia de *O. virginianus* fue mayor con niveles de lluvia altos durante el trimestre más seco en el Bajo Balsas, Michoacán. Sin embargo, los valores mínimos y máximos para esa zona durante secas fueron de 3 y 14 mm respectivamente, mientras que para el corredor biológico fueron de 54 y 129 mm. Estas diferencias se pueden atribuir a las características del área y a los requerimientos a nivel subespecie. En este estudio, la variable que aportó más a la construcción de los MNE de ambas especies de acuerdo con todas las pruebas, fue la estacionalidad de la precipitación. Para el venado cola blanca, la segunda fue la precipitación del trimestre más húmedo; y para el pecarí de collar, la precipitación del trimestre más frío. La aportación del resto de las variables difirió entre las pruebas. Sin embargo, en general, la tendencia de las variables coincidió entre las curvas de respuesta generadas por MaxEnt y el signo de la marginalidad de ENFA.

Para ambas especies, la probabilidad de presencia aumentó en zonas de baja elevación o planicies en donde la estacionalidad de la precipitación es superior a la media del área (73.63). Para *O. virginianus* esta probabilidad también aumentó con niveles pluviales altos durante el trimestre más húmedo y bajos durante el más seco. Mientras que para *P. tajacu* aumentó en sitios donde la precipitación es menor durante el trimestre más frío. Ambas variables, precipitación del trimestre más seco y precipitación del trimestre más frío, son equiparables entre sí en esta zona ya que las precipitaciones mínimas ocurren al final del invierno coincidiendo con una baja en la temperatura. Esto concuerda con las estimaciones de la distribución potencial para ambas especies que se ven restringidas a la parte oeste-centro del área, en donde el clima predominante de acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (2004) es de sabana tropical (Aw), es decir, cálido subhúmedo con lluvias en verano y bajo porcentaje de lluvia invernal (Orellana *et al.*, 2009) y con el hecho de que el área presenta un gradiente de elevación que aumenta de oeste a este.

La importancia de variables relacionadas con la precipitación no es de sorprenderse, ya que se ha reportado que gran parte de la actividad del venado cola blanca está determinada por la distribución y cantidad de precipitación (Gallina *et al.*, 2010), y es uno de los principales factores que modifican la conformación de las piaras del pecarí de collar (Hernández-Silva, 2013). Además, tanto la estacionalidad de la precipitación como la de la temperatura (que fue la tercera variable con mayor aportación a la construcción de los modelos de ambas especies, según el estimado heurístico de MaxEnt) se relacionan directamente con la disponibilidad de alimento y la cobertura vegetal (Ortiz-García *et al.*, 2012). Ambas especies pueden encontrarse

en todos los tipos de hábitats del sureste del país y con diferente grado de perturbación (Reyna-Hurtado y Tanner, 2005; Chablé-Montero y Bello-Gutiérrez, 2006; Méndez-León, 2008), pero dependen de la cobertura vegetal para descansar, protegerse de las condiciones climáticas extremas y de los depredadores (Ortíz-García *et al.*, 2012; Yañez-Arenas *et al.*, 2012a). Bello-Gutiérrez *et al.* (2004) encontraron que ambas especies usan sitios perturbados pero con una cobertura vegetal mayor al 80% en Tabasco. De manera que si bien pueden hacer uso de ciertos hábitats alterados, tienen requerimientos mínimos de cobertura.

En este estudio, la probabilidad de presencia para ambos ungulados es baja o nula en sitios con valores de NDVI inferiores a 0.6 y aumenta drásticamente a partir de este punto. Para *O. virginianus*, la probabilidad disminuye abruptamente con valores de NDVI > 0.85. En las selvas tropicales del sureste de México, las áreas relativamente conservadas, principalmente los acahuals, son los sitios en donde se distribuye con mayor frecuencia el venado cola blanca (González-Marín *et al.*, 2008) mostrando incluso selección (Bello-Gutiérrez *et al.*, 2004; Contreras-Moreno, 2008; Méndez-León, 2008) y mayor abundancia (Bello-Gutiérrez *et al.*, 2004; Chávez-Hernández *et al.*, 2011). Este comportamiento es atribuido a que estos sitios presentan una alta cobertura de protección a la vez que pueden encontrar mayor diversidad de especies vegetales para su alimentación. Además, su tamaño corporal y la conformación de las astas en los machos dificultan su desplazamiento en hábitats con vegetación demasiado densa (Bolaños y Naranjo, 2001; Chávez-Hernández *et al.*, 2011). La presencia y abundancia del pecarí de collar en el sureste del país también se ha asociado a sitios de vegetación secundaria (Lira y Naranjo, 2003; Bello-Gutiérrez *et al.*, 2004; González-Marín *et al.*, 2008; Chávez-Hernández *et al.*, 2011). Sin embargo, también se ha encontrado preferencia por sitios conservados, esto puede explicar porque el pecarí de collar alcanzó la mayor probabilidad de presencia en el valor máximo de NDVI para la zona (0.89). Chablé-Montero y Bello-Gutiérrez (2006) encontraron que en el municipio de Tacotalpa en Tabasco el pecarí de collar prefirió sitios conservados con una cobertura de vegetación densa y utilizó menos el acahual. También en Tabasco (Huimanguillo), Méndez-León (2008) encontró que esta especie prefirió el ambiente conservado (selva) con vegetación cerrada y densa cobertura de protección. La preferencia por áreas con cobertura vegetal densa puede deberse a que estos sitios le proporcionan mayor protección, principalmente contra la cacería, además, aunque el pecarí de collar es principalmente herbívoro, también consume una gran cantidad de frutos, raíces, y pequeños animales que puede encontrar en estos sitios (García-Castro, 2009; Peraza *et al.*, 2011).

Aunque el número "ideal" de variables ambientales no se conoce, se sabe que al incluir pocas (2 o 3) se pueden perder dimensiones importantes y subcaracterizar los nichos de las especies, pero el incluir demasiadas dimensiones (más de 10), puede conducir al sobreajuste del modelo (Peterson, 2007; Peterson, 2011). Además, a medida que más variables ambientales se incorporan a los modelos, los sitios más cercanos al óptimo ambiental pueden disminuir, debido a que es cada vez menos probable que se cumpla la centralidad ambiental en todas las dimensiones utilizadas (Brown, 1984). También es importante considerar que bajo el enfoque de la distancia al centroide del nicho los sitios en o cerca del óptimo ambiental son los que en general tiene los n -ejes más próximos a la centralidad. Sin embargo, los sitios ambientalmente más distantes pueden tener valores centrales (o cercanos a la centralidad) en algunos ejes, mientras que son ambientalmente distantes en una o más dimensiones. De manera que aumentar o eliminar una variable ecológica tendrá efectos sobre qué sitios son considerados cercanos o distantes al óptimo ambiental. Por ejemplo, el sitio (pixel) clasificado con la mayor DNC y por tanto la menor abundancia, puede contener valores cercanos a la centralidad ambiental en algunos ejes (p. ej. tp_elev , Bio_16), y ser clasificado como distante por presentar valores extremos en una variable (p. ej. $NDVI$). Si esta variable es eliminada, la DNC de este punto (y de varios más) cambiará, pudiendo incluso ser mucho más cercano al óptimo. Lo anterior puede explicar en parte porque la parte izquierda de la curva, es decir los sitios más cercanos al óptimo ambiental, se encuentran en intervalos muy estrechos, mientras que hay mayor dispersión en la parte inferior de la curva, es decir, que estos puntos en realidad pueden pertenecer a otra distancia ambiental (Fig. 26).

El efecto de la selección de variables ambientales se ha visto en otras aplicaciones de los MNE. Peterson y Nakazawa (2008) utilizaron seis conjuntos de variables ambientales para predecir el potencial de distribución de la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta*), una especie invasora. Demostraron que la elección de los conjunto de datos ambientales produce claras diferencias en la generalidad del modelo, y que pueden conducir tanto a predicciones bastante precisas como a conclusiones erróneas. Otro estudio, mostró que el grado de conservadurismo de nichos en el gecko casero del mediterráneo (*H. turcicus*) varía en gran medida entre los diferentes conjuntos de variables ambientales (Rödder y Lötters, 2009). En consecuencia, aunque se tomaron precauciones al seleccionar las variables ecológicas, y los resultados concuerdan con lo reportado en la literatura para ambas especies, si en el análisis se incluyó alguna variable que en realidad tiene poca o nula influencia sobre la abundancia y distribución de las especies, puede influir en los resultados.

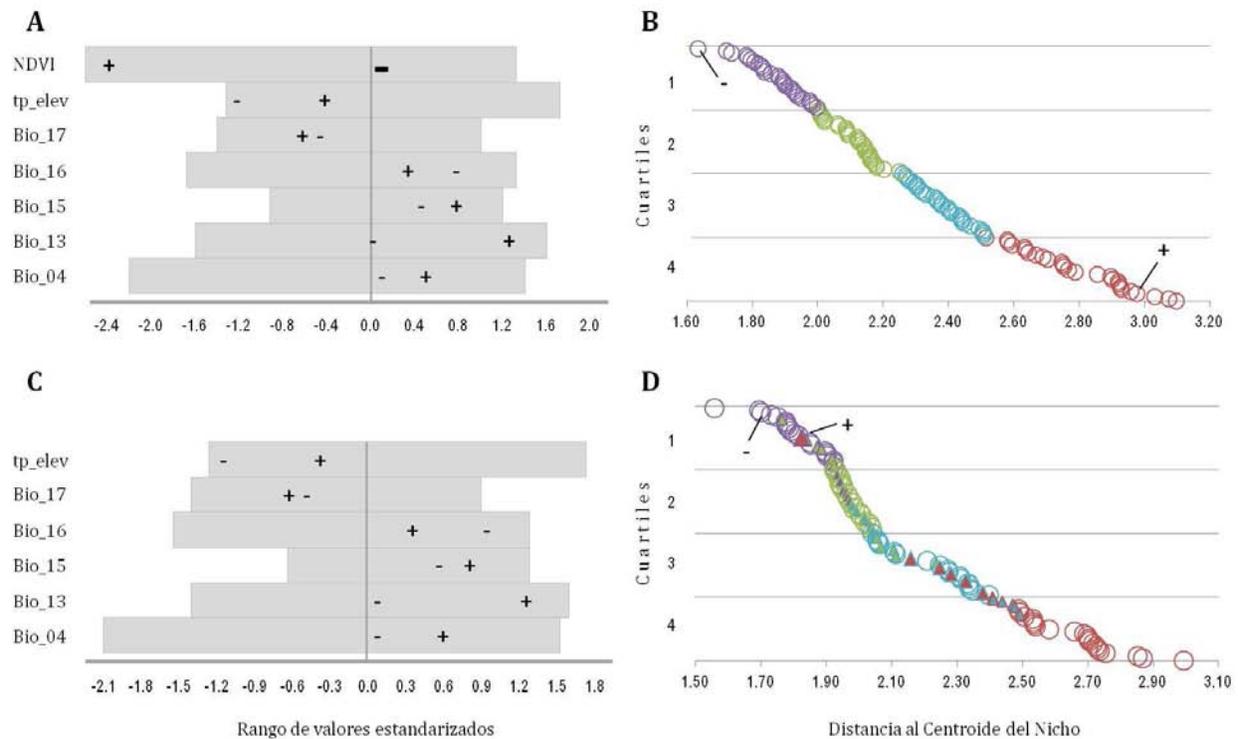


Figura 26. Efecto sobre la DNC al considerar diferentes conjuntos de variables ambientales. Los signos + y - representan 2 de los 111 registros de presencia del venado cola blanca clasificados con una de las mayores y menores DNC respectivamente, de acuerdo con el modelo MaxEnt al utilizar las 7 variables ecológicas seleccionadas para este estudio. Los paneles superiores se refieren al modelo MaxEnt al utilizar las 7 variables. A) Muestra la ubicación de los puntos + y - respecto a la centralidad ambiental de cada variable. B) DNC dividida en cuartiles para los 111 registros de presencia. Se indica la ubicación de los puntos + y -. Los paneles inferiores se refieren a un modelo MaxEnt en el que no se incluyó el NDVI. C) Muestra la ubicación de los puntos + y - respecto a la centralidad ambiental de cada variable. D) DNC dividida en cuartiles para los 111 registros de presencia. Los triángulos (en color diferente al de su cuartil correspondiente) indican el movimiento de puntos desde un cuartil a otro. Se marca la nueva posición de los puntos + y -. El punto + pasa del último al primer cuartil al eliminar el NDVI.

8.4 Estimación de la abundancia y otros factores

La abundancia poblacional de una especie refleja la medida, cuando menos en parte, en que un sitio reúne los requerimientos de su nicho ecológico (Brown, 1984). Sin embargo, la abundancia varía a través del tiempo y el espacio (Brown *et al.*, 1996; Sagarin *et al.*, 2006). A este respecto, el enfoque de la distancia al centroide del nicho presenta una desventaja, ya que se trata de un método estático que no captura la dinámica de las fluctuaciones temporales de las poblaciones. En principio, este desfase de tiempo entre la dinámica de poblaciones tenderá a disminuir la correspondencia entre la abundancia poblacional y las condiciones ambientales (Brown *et al.*, 1995). Aunque es posible que esta cuestión no influya en gran medida en el venado cola blanca y el pecarí de collar, ya que otros estudios no han encontrado diferencias

estacionales en la abundancia relativa y densidad de estas especies en el sureste del país (Bolaños y Naranjo, 2001; Lira y Naranjo, 2003; Méndez-León, 2008), para muchas otras especies, la abundancia puede variar de estación en estación o de año a año por efecto de la selección temporal de sitios (p. ej. para la reproducción, anidación, etc.), o por cambios en el ambiente.

Por otro lado, es claro que la abundancia no está determinada únicamente por las variables escenopoéticas de su nicho fundamenta Grinnelliano, sino también por otros factores, como la capacidad de dispersión, la historia evolutiva, y las variables Eltonianas de su nicho efectivo, como pueden ser la disponibilidad de recursos y las interacciones bióticas inter e intraespecíficas (Brown *et al.*, 1995; Brown *et al.*, 1996; Sagarin *et al.*, 2006), que pueden enturbiar la relación abundancia-DNC. Por ejemplo, aunque se ha mencionado que el venado cola blanca no es una especie territorial, también se ha observado que en la época de apareamiento puede presentar territorialidad facultativa de acuerdo a cambios en la estructura de las poblaciones o variaciones del hábitat (Álvarez-Romero y Medellín, 2005; Rojo-Curiel *et al.*, 2007). De manera que la dispersión no selectiva de los individuos menos aptos puede llevar a que la especie alcance mayor abundancia en sitios ambientalmente no idóneos que en los más cercanos al centroide ambiental (Brown *et al.*, 1995; Nielsen *et al.* 2005). Por el contrario, se esperaría que en las especies gregarias los grupos más grandes se encuentren en sitios ambientalmente óptimos (Brown *et al.*, 1995). Esto es de particular importancia para el pecarí de collar, ya que sólo se contaron “cruces” y no huellas individuales, por lo que no se tomó en cuenta el tamaño de la piara en la estimación de la abundancia. El tamaño de la piara varía de acuerdo al tipo de vegetación predominante, la presión de caza, la precipitación y en general con la calidad del hábitat (Hernández-Silva, 2013). Por ejemplo, en los sitios donde la vegetación es escasa, los grupos grandes pueden dividirse en grupos pequeños durante el día para buscar alimento y así disminuir la competencia (Hernández-Silva, 2013). Aunado a lo anterior, la cantidad de zonas utilizadas en las ecuaciones de regresión también pudo influir en la menor fuerza predictiva de la DNC para el pecarí de collar en comparación con el venado cola blanca, ya que para esta especie únicamente se contemplaron 20 zonas, mientras que para *O. virginianus* fueron 25; y de acuerdo con Lira-Noriega y Manthey (2014) el potencial estadístico de la relación diversidad genética-DNC aumenta a medida que se consideran 25 o más poblaciones.

Por otro lado, aunque la los MNE basados en variables escenopoéticas han demostrado un considerable poder predictivo (Soberón y Nakamura, 2009; Peterson *et al.*, 2011), y se ha

mencionado que los efectos de las variables Eltonianas son apreciables a escala local, algunos estudios han mostrado que los efectos locales se pueden sentir a escalas espaciales gruesas, y que la inclusión de factores bióticos mejora las predicciones de los MNE (Heikkinen *et al.*, 2007). Bajo la hipótesis de que los factores climáticos son más importantes a resoluciones gruesas y los bióticos a resoluciones finas para explicar el área de distribución del muérdago parásito *Phoradendron californicum*, Lira-Noriega *et al.* (2013) encontraron que los MNE mejoraron cuando se agregaron capas bióticas en comparación con los modelos en los que solo se utilizaron capas climáticas. En este sentido, es lógico pensar que al incluir variables Eltonianas es probable que el valor medio no represente el óptimo. En algunos casos la mayor abundancia se esperaría en valores altos de alguna variable, como puede ser el alimento, la presencia de especies con cuya interacción es beneficiosa, etc; por el contrario, la mayor abundancia puede estar determinada por niveles bajos de variables como la competencia. Incluso es probable que las condiciones óptimas para una especie no estén alrededor de los valores centrales para todas las variables escenopoéticas debido a la compleja interacción entre ellas. Por ejemplo, una especie puede desempeñarse bien a altas temperaturas, siempre y cuando se mantenga la humedad a cierto nivel (Hirzel y Le Lay, 2008).

Otro factor importante que puede afectar la distribución y abundancia de las especies, son los impactos antropogénicos como la urbanización, la perturbación, transformación y fragmentación del hábitat (Channell y Lomolino, 2000; Sagarin *et al.*, 2006). Además, estos factores pueden determinar puntos faltantes al recoger los registros de presencia y abundancia, y excluir sitios ambientalmente relevantes para las especies. En consecuencia, las estimaciones de los MNE y de la DNC pueden estar sesgadas. Las presiones ejercidas por el hombre también pueden forzar a los individuos de una especie a concentrarse en hábitats ambientalmente marginales. Aunque el venado cola blanca y el pecarí de collar pueden tolerar cierto grado de perturbación, su distribución y abundancia también se ve influenciada por factores antropogénicos. Bolívar-Cimé (2009) encontró que los sitios considerados de buena calidad para el venado cola blanca en el centro de Veracruz se presentaron en zonas donde el impacto antropogénico fue nulo o bajo. Para esta misma especie, Mandujano *et al.* (2013) observaron que las densidades más altas en un bosque tropical seco de la RB Zicuirán-Infiernillo se encontraban en sitios con baja actividad humana. Mientras que los sitios con menor densidad presentaban alta actividad humana como la ganadería y la agricultura. De manera similar, Ortíz-García y Mandujano (2011) encontraron que en la RB de Tehuacán-Cuicatlán la presión antropogénica tuvo un efecto en la categorización de los tipos de calidad del hábitat para el

pecarí de collar. Los sitios de mejor calidad y donde se encontraron más rastros fueron aquellos donde los valores de la huella humana fueron bajos. Además, en el área se presenta una fuerte presión de caza hacia ambas especies (CONANP, 2011), y se sabe que la presión de caza puede afectar su conducta e incluso modificar sus preferencias de hábitat (Reyna-Hurtado y Tanner, 2005; Gallina *et al.*, 2010), y por lo tanto, los sitios en donde se puede encontrar mayor abundancia de estas especies.

En suma, ya que muchos otros factores además de las variables escenopoéticas pueden influir en la abundancia, no es de sorprender que el enfoque de la distancia al centroide del nicho pueda explicar sólo en parte la distribución de la abundancia para estas especies. Idealmente, para comprender completamente la distribución de la abundancia de una especie se necesitan las variables escenopoéticas que conforman su nicho fundamental, las variables dinámicamente vinculadas de su nicho efectivo, de información sobre los parámetros básicos poblacionales, así como de factores antropogénicos; ya que cada uno de estos factores interactúan con los demás para moldear la variación de la abundancia a través del espacio y del tiempo (Maurer y Brown, 1989; Brown *et al.*, 1996; Sagarin *et al.*, 2006). Sin embargo, actualmente es difícil obtener toda esta información, sobre todo a través de grandes extensiones espaciales.

8.5 Ventajas y aplicaciones del enfoque de la distancia al centroide del nicho

Las limitaciones y factores no contemplados en la estimación de la DNC no desvirtúan la capacidad predictiva del enfoque, ya que todas las funciones de regresión mostraron una relación inversa y significativa para ambas especies con ambos algoritmos. La excepción se encontró para el pecarí de collar con el modelo MaxEnt, para el cual sólo tres de los cinco coeficientes fueron significativos. Además, aunque pocos estudios han evaluado la relación abundancia/densidad–DNC (Yañez-Arenas *et al.*, 2012b; Martínez-Meyer *et al.*, 2013; Ureña-Aranda *et al.*, 2015), o su relación con otros aspectos (Lira-Noriega y Manthey, 2014; Yañez-Arenas *et al.*, 2014b), los resultados obtenidos hasta el momento son prometedores. Sin embargo, es claro que las estimaciones de la DNC se beneficiaran de la mejora en las predicciones de los MNE, de la selección de la extensión del área de estudio y de las variables escenopoéticas contempladas, así como de la consideración de otros factores que pueden influir en la abundancia poblacional de las especies.

Los estudios sobre la variación geográfica de la abundancia poblacional son básicos y fundamentales en la evaluación del estado de las especies. No obstante, el conocimiento de tales patrones es inexistente para la mayoría de las especies en el mundo (Sagarin y Gaines, 2002*b*; Sagarin *et al.*, 2006), debido en parte a las dificultades logísticas de estos estudios sobre amplias extensiones geográficas (Yi y He, 2014; Martin *et al.*, 2015). En relación a lo anterior, el enfoque de la distancia al centroide del nicho presenta una ventaja ya que se trata de un método sencillo que sólo requiere datos de presencia, un conjunto de variables ambientales y modelos de nicho ecológico para generar estimaciones de los patrones geográficos de la abundancia poblacional de las especies sobre amplias extensiones geográficas. Aún cuando no se cuente con datos sobre la abundancia de las especies, los valores de DNC proporcionan información sobre los sitios que potencialmente pueden albergar mayor cantidad de individuos. Otros estudios han usado MNE como un sustituto de la estimación de la abundancia bajo el supuesto de que los valores altos de idoneidad proporcionados por los modelos pueden interpretarse como áreas donde las condiciones ambientales cumplen los requerimientos del nicho ecológico de las especies. Sin embargo, los resultados han sido mixtos (Nielsen *et al.*, 2005; Jiménez-Valverde *et al.*, 2009; VanDerWal *et al.*, 2009; Kulhanek *et al.*, 2011). Por ejemplo, Tórres *et al.* (2012) probó la capacidad de 11 técnicas de modelado de nicho ecológico para predecir la densidad del jaguar (*Panthera onca*) a través de su rango. Sus resultados indicaron que sólo cuatro de las once técnicas presentaron una positiva, pero débil relación entre los valores de idoneidad y la densidad del jaguar. A este respecto, el enfoque de la DNC presenta otra ventaja. Para ambas especies, los patrones geográficos de la abundancia poblacional son similares con una u otra técnica de modelación, cuando menos para los sitios de alta a moderada abundancia.

Aunque la mayor distancia no mostró el patrón esperado, es decir menor abundancia a mayor DNC, las áreas de abundancia alta a moderada parecen predecirse con mayor exactitud, lo que tiene importantes implicaciones. En primer lugar, la conservación de especies a través del diseño de áreas de protección depende de la preservación de poblaciones con crecimiento positivo. Adicionalmente, el conocimiento de los sitios que potencialmente pueden albergar mejores condiciones ambientales es importante en los planes de reintroducción y traslocación de especies, así como en la selección de áreas para el manejo sustentable y en la evaluación de áreas potencialmente amenazadas por las actividades humanas. El enfoque de la DNC también puede aplicarse en la búsqueda de especies raras y/o elusivas, al igual que en el manejo y evaluación del impacto de especies invasoras y vectores de enfermedades, entre otras.

Finalmente, los resultados de este estudio muestran que una gran proporción del área mantiene condiciones adecuadas para la presencia del venado cola blanca y del pecarí de collar, sobre todo en la región no protegida que une las ANPs del oeste con las del este. Aunque no es posible comparar la abundancia relativa con otros estudios ya que se estimó como el número de huellas registradas por zona entre el número de píxeles que conforman la zona, el corredor biológico APFF Laguna de Términos–RB Calakmul cuenta con diversos sitios que potencialmente puede albergar altas abundancias de ambas especies, haciendo que esta zona sea importante para una variedad de especies vegetales y animales, entre ellas el jaguar.

IX. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- Una gran proporción del área de estudio muestra condiciones adecuadas para que potencialmente el venado cola blanca y el pecarí de collar ocurran, sobre todo en la región no protegida que une las ANPs del oeste con las del este.
- La probabilidad de presencia para ambas especies aumenta en zonas de baja elevación o planicies en donde existe una marcada estacionalidad climática con niveles altos de lluvia en la temporada húmeda y bajos durante la época seca, y con una densidad de vegetación de moderada a alta.
- A través del enfoque de la DNC fue posible predecir mejor las áreas de abundancia alta a moderada que las de menor abundancia para ambas especies.
- El corredor biológico APFF Laguna de Términos–RB Calakmul cuenta con diversos sitios que potencialmente puede albergar altas abundancias de ambas especies.
- El enfoque de la DNC es adecuado como el primer paso en la evaluación de los patrones geográficos de la abundancia poblacional del venado cola blanca y del pecarí de collar cuando se considera únicamente una porción de su área de distribución.
- Este enfoque es una primera aproximación práctica, económica y confiable para la planificación de estrategias de conservación y aprovechamiento de especies, así como en otras aplicaciones potenciales.
- Es un enfoque prometedor que requiere mayor investigación. Los futuros estudios deben considerar estimar la DNC no sólo a través del rango geográfico entero de las especies, sino desde algún agrupamiento climático o ecogeográfico, así como evaluar a qué escala los agrupamientos son pertinentes para la especie de interés.

- También debe considerarse incluir únicamente registros de ocurrencia (y abundancia, si se cuenta con ellos) y variables ambientales relacionadas con la temporada del año o etapa de desarrollo de interés para la especie de estudio.

- En vista de que la capacidad predictiva de la DNC tiende a incrementar con el mayor rendimiento de los MNE, las futuras investigaciones idealmente deberían contar con registros de presencia (y poblaciones, cuando sea posible) suficientes y representativos de los diferentes ambientes presentes en el área geográfica de estudio. Además, las variables ecológicas contempladas deben demostrar ser ejes esenciales del nicho de la especie. Así como incluir en la medida de lo posible otros factores que pueden influir en su abundancia poblacional. Finalmente, dadas las ventajas y desventajas de los diferentes algoritmos, es recomendable utilizar más de un método de modelación.

ANEXOS

ANEXO I. Variables ecológicas contempladas en primera instancia para el modelado de nicho ecológico del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el pecarí de collar (*Pecari de collar*).

Tipo de variable	Clave	Descripción
Climáticas	Bio_01	Temperatura media anual
	Bio_02	Rango medio diario (Media mensual [Temperatura máx-Temperatura mín])
	Bio_03	Isotermalidad (Bio_02/Bio_07)*(100)
	Bio_04	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación)
	Bio_05	Temperatura máxima del mes más cálido
	Bio_06	Temperatura mínima del mes más frío
	Bio_07	Rango de temperatura anual (Bio_05 – Bio_06)
	Bio_08	Temperatura media del trimestre más húmedo
	Bio_09	Temperatura media del trimestre más seco
	Bio_10	Temperatura media del trimestre más cálido
	Bio_11	Temperatura media del trimestre más frío
	Bio_12	Precipitación anual
	Bio_13	Precipitación del mes más húmedo
	Bio_14	Precipitación del mes más seco
	Bio_15	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
	Bio_16	Precipitación del trimestre más húmedo
	Bio_17	Precipitación del trimestre más seco
	Bio_18	Precipitación del trimestre más cálido
	Bio_19	Precipitación del trimestre más frío
Topográficas	tp_elev	Elevación
	tp_slope	Pendiente
	tp_aspect	Orientación de laderas
Vegetación	NDVI	Índice de Vegetación Diferencial Normalizado

ANEXO II. Máxima Entropía (MaxEnt)

Actualmente existen una gran variedad de algoritmos de modelación de nicho ecológico, uno de los más recientes y que ha mostrado buen desempeño es el algoritmo MaxEnt (www.cs.princeton.edu/~schapire/MaxEnt; Phillips *et al.*, 2006). El programa funciona con registros de presencia de la especie de interés georeferenciados y capas de información digital de variables ambientales y ecológicas. MaxEnt estima la probabilidad de ocurrencia buscando la distribución de máxima entropía (lo más uniforme posible) sujeta a la condición de que el valor esperado de cada variable ambiental según esta distribución coincida con su media empírica. Cuando se genera una corrida, el programa genera una ganancia, que es una medida de precisión de ajuste usada generalmente tanto en modelos aditivos como lineales. Comienza en cero e incrementa hacia una asíntota durante la corrida. Durante este proceso, MaxEnt genera una distribución de probabilidad de los píxeles en la cuadrícula, comenzando desde la distribución uniforme mejorando reiteradamente el ajuste de los datos. Entonces, la ganancia se define como la probabilidad logarítmica promedio de la muestra de presencia, menos una constante que hace que la distribución uniforme tenga cero ganancia. Al final de la corrida, la ganancia indica qué tan concentrado está el modelo alrededor de las muestras de presencia; por ejemplo, si la ganancia es dos, esto significa que la verisimilitud promedio de las muestras de presencia es $\exp(2) \approx 7.4$ veces más alta que un píxel aleatorio de fondo (Phillips *et al.*, 2006).

El programa tiene tres formatos de salida para los valores del modelo: crudo, acumulativo y logístico. Los tres están relacionados de manera monótona, pero se encuentran a diferentes escalas y tienen diferentes interpretaciones. La salida cruda la constituye el modelo exponencial de MaxEnt *per se*. La acumulativa se interpreta mejor en términos de la tasa de omisión predicha: si se configura un umbral acumulativo de c , la predicción binaria resultante tendrá una tasa de omisión de $c\%$ sobre las muestras deducidas a partir de la misma distribución de MaxEnt y se podrá predecir una tasa de omisión similar para muestras deducidas a partir de la distribución de la especie. Finalmente, la salida logística es la más fácil de conceptualizar, ya que proporciona un estimado entre 0 y 1 de probabilidad de presencia de condiciones adecuadas (Phillips *et al.*, 2006).

MaxEnt permite determinar qué variables son las de mayor influencia mediante dos análisis. En el primero, cada paso del algoritmo incrementa la ganancia mediante la modificación del coeficiente para una única característica: el programa asigna el incremento en la ganancia(s) de variable(s) ambiental(es) de las cuales depende dicha característica. Haciendo una conversión a porcentaje al final del proceso de entrenamiento, se obtiene un estado heurístico de la contribución porcentual de cada variable para el modelo. Estos valores dependen de la ruta particular que usa el código de MaxEnt para obtener la solución óptima y un algoritmo diferente podría obtener la misma

solución por medio de una ruta distinta, lo cual resultaría en valores de contribución porcentual diferentes. El otro análisis es una prueba de Jackknife. Para la realización de esta prueba MaxEnt crea un conjunto de modelos y en cada oportunidad se excluye una variable y se crea un modelo con las variables remanentes. Así, se crea un modelo usando cada variable de manera aislada. Adicionalmente, se crea un modelo usando todas las variables, tal y como se hizo anteriormente. Los resultados de la prueba de Jackknife aparecen como gráficos de barras, donde se expresa el ajuste o ganancia del modelo cuando fue excluida cada una de las variables (Phillips, 2010).

Este programa presenta grandes ventajas comparado con otras herramientas de modelado: 1) sólo requiere datos de presencia; 2) puede usar variables continuas y categóricas; 3) los algoritmos eficientes que desarrolla garantizan que convergen en la probabilidad óptima (máxima entropía) de distribución; 4) se sustenta en un robusto análisis matemático pero con interfase amigable; 5) se puede evitar la sobrepredicción usando un factor de regularización del programa; 6) también puede ser usado con datos de presencia/ausencia; 7) MaxEnt tiene un enfoque generativo más que discriminativo, lo que le da una ventaja cuando los datos son limitados; 8) el programa genera análisis estadísticos que evalúan la calidad del modelo generado; y 9) realiza análisis que permiten determinar qué variables resultan ser más importantes para la especie (Phillips *et al.*, 2006).

ANEXO III. Análisis de Factores de Nicho Ecológico (ENFA)

Otro método de modelación ampliamente utilizado (Chefaoui y Lobo, 2007; Long *et al.*, 2008; Praca y Gannier, 2008; Vega-Rivera *et al.*, 2008) es el Análisis de Factores de Nicho Ecológico (ENFA, por sus siglas en inglés) desarrollado por Hirzel *et al.* (2002) e implementado en el software Biomapper (<http://www2.unil.ch/biomapper/>). Se trata de un enfoque multivariante construido sobre los conceptos de Hutchinson del nicho ecológico y que solo requiere datos de presencia para generar mapas de idoneidad del hábitat.

Este enfoque espera que la especie de interés ocurra preferentemente en celdas situadas dentro de su rango óptimo, el cual se cuantifica comparando en el espacio multidimensional de variables ecológicas la distribución de los puntos donde la especie ha sido registrada con un conjunto de referencia que describe toda la zona de estudio. Así, cada celda es asociada a un vector cuyos componentes son los valores de las variables ecológicas en el área subyacente, y pueden ser representados por un punto en el espacio multidimensional ambiental (Hirzel *et al.*, 2002).

Debido a que el ENFA se basa en cálculos cuantitativos, la modelación de nicho ecológico mediante este método no admite variables categóricas, sin embargo, al igual que en un análisis de componentes principales los factores extraídos no están autocorrelacionados, pero en el caso del ENFA tienen significado biológico lo que permite determinar qué variables resultan ser más importantes para la especie. El primer factor representa la totalidad de la marginalidad (M) de la especie en cada variable y se define como la distancia ecológica entre el hábitat óptimo y el hábitat promedio de la especie dentro del área de referencia, es decir, la diferencia absoluta entre la media global (m_G) y la media de la especie (m_S) dividida por 1.96 desviaciones estándar (σ_G) (para remover cualquier sesgo introducido por la varianza de la distribución global) de la distribución global (Hirzel *et al.*, 2002).

$$M = \frac{|m_G - m_S|}{1.96 \sigma_G}$$

Cuanto mayor sea el valor absoluto de un coeficiente (cercano a uno), la especie se aparta más de la media del hábitat disponible con respecto a la variable correspondiente. Los coeficientes negativos indican que la especie prefiere valores que son inferiores a la media con respecto al área de estudio, mientras que los coeficientes positivos indican preferencia por valores más altos a la media (Hirzel *et al.*, 2002).

Los siguientes factores en ser extraídos maximizan la especialización (S) de la especie, definida como la proporción de la varianza ecológica en el hábitat promedio a lo observado para la

especie, en otras palabras, los factores de especialización son la proporción de la desviación estándar de la distribución global (σ_G) a la distribución de la especie (σ_S) (Hirzel *et al.*, 2002).

$$S = \frac{\sigma_G}{\sigma_S}$$

Cuanto mayor es el valor absoluto de especialización, más restringido es el rango de la especie sobre la variable correspondiente, es decir, cualquier valor que exceda la unidad indica alguna forma de especialización. Los valores propios usualmente disminuyen rápidamente desde el segundo factor, de modo que sólo los primeros ejes son útiles para calcular la idoneidad del hábitat (Hirzel *et al.*, 2002). Una vez obtenidos los factores de marginalidad y especialización, Biomapper ofrece cuatro algoritmos para calcular mapas de idoneidad del hábitat.

El algoritmo mediana divide el rango de la especie en una serie de clases para cada factor, de manera que la mediana separa exactamente dos clases. Así, un punto que pertenece a una de las dos clases directamente adyacentes a la mediana (hábitat más favorable) obtendrá un valor de uno, y un punto situado fuera de la distribución de los puntos de observación obtendrá un valor de cero. El índice general de la idoneidad de este punto se calcula por la media ponderada de sus puntuaciones en cada dimensión. Es un algoritmo preciso en la mayoría de las situaciones y tiene un buen poder de generalización, sin embargo, supone que la distribución de las especies en cada factor es unimodal y simétrica, lo cual no siempre es cierto. También puede generar resultados subóptimos cuando el área de estudio se encuentra en la frontera de la distribución de la especie (Hirzel *et al.*, 2002; Hirzel y Arlettaz, 2003a).

El algoritmo media geométrica calcula la idoneidad del hábitat en el espacio ambiental produciendo un conjunto de envolturas suavizadas alrededor de los puntos de observación de la especie. El principio de este método consiste en calcular la distancia media geométrica de cada punto en el espacio ambiental a los puntos de observación de la especie. De manera que mientras más densos son los puntos (en el espacio ambiental) de la especie alrededor de una celda, mayor es su valor de idoneidad del hábitat. Tiene un buen poder de generalización y no hace suposiciones sobre la distribución de la especie, lo que permite ajustar distribuciones complejas (no gaussianas, bimodal, asimétricas, etc.), sin embargo, las observaciones deben ser representativas del nicho de la especie (Hirzel y Arlettaz, 2003a,b).

Finalmente el algoritmo distancia media armónica y el algoritmo distancia mínima, son menos utilizados. El primero se basa en la distancia media armónica cuyo efecto es dar un peso alto a todos los puntos de observación de la especie por lo que da mejores resultados cuando el tamaño de la muestra es muy pequeño. Es lento, tiende a sobreajustar los datos, su poder de generalización

es medio y no hace suposiciones acerca de la distribución de la especie. Es comúnmente utilizado para delinear rangos hogareños y centros de actividad a partir de ubicaciones de detección en el espacio geográfico (Hirzel y Arlettaz, 2003a). Mientras que el algoritmo distancia mínima únicamente considera la distancia a las observaciones más cercanas por lo que no toma en cuenta la densidad de las observaciones. Da un peso muy alto a cada observación individual, su velocidad es media, tiene un bajo poder de generalización y poca precisión predictiva. No hace suposiciones sobre la distribución de las especies (Hirzel y Arlettaz, 2003a).

ANEXO IV. Estimado de la abundancia poblacional relativa del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) para cada zona de muestreo en el corredor biológico Laguna de Términos-RB Calakmul. En la primera columna se presenta el identificador de cada zona en donde se registraron huellas de la especie, en la segunda el total de transectos establecidos (NT), en la tercera el número total de huellas registradas (NH) y en la cuarta la cantidad de pixeles que conforman cada zona (NP). Finalmente se presenta la abundancia relativa¹ y la desviación estándar.

Zona	NT	NH	NP	Abundancia Relativa huellas por zona	Desviación estándar
1	2	6	1	6.00	0.00
3	3	5	3	1.67	0.58
4	6	13	6	2.17	1.60
5	7	7	7	1.00	0.00
6	3	4	3	1.33	0.58
7	7	10	7	1.43	0.53
8	4	4	4	1.00	0.00
9	3	3	3	1.00	0.00
10	6	8	6	1.33	0.52
11	2	3	2	1.50	0.71
12	7	12	7	1.71	0.76
13	1	1	1	1.00	0.00
14	1	2	1	2.00	0.00
15	3	3	3	1.00	0.00
16	3	4	3	1.33	0.58
18	4	6	3	2.00	1.00
19	11	20	9	2.22	1.99
20	7	14	4	3.50	1.29
22	6	9	6	1.50	0.84
23	4	8	3	2.67	2.08
24	5	13	5	2.60	1.34
25	5	7	5	1.40	0.89
26	5	7	5	1.40	0.55
27	8	16	8	2.00	0.93
28	7	13	6	2.17	0.98

¹Abundancia relativa=NH(total de huellas registradas)/NP(cantidad de pixeles que conforman cada zona).

Anexo V. Estimado de la abundancia poblacional relativa del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) para cada zona de muestreo en el corredor biológico Laguna de Términos-RB Calakmul. En la primera columna se presenta el identificador de cada zona en donde se registraron huellas de la especie, en la segunda el total de transectos establecidos (NT), en la tercera el número total de huellas registradas (NH) y en la cuarta la cantidad de pixeles que conforman cada zona (NP). Finalmente se presenta la abundancia relativa¹ y la desviación estándar.

Zona	NT	NH	NP	Abundancia Relativa huellas por zona	Desviación estándar
2	1	1	1	1.00	0.00
3	2	3	2	1.50	0.71
4	2	2	2	1.00	0.00
5	6	6	6	1.00	0.00
6	1	1	1	1.00	0.00
7	1	1	1	1.00	0.00
8	4	6	4	1.50	1.00
9	4	6	4	1.50	0.58
11	1	1	1	1.00	0.00
12	2	2	2	1.00	0.00
14	1	1	1	1.00	0.00
16	1	2	1	2.00	0.00
18	2	2	2	1.00	0.00
19	5	8	5	1.60	0.89
20	4	4	3	1.33	0.58
22	4	7	3	2.33	0.58
25	5	6	4	1.50	0.58
26	2	3	2	1.50	0.71
27	1	1	1	1.00	0.00
28	2	2	2	1.00	0.00

¹Abundancia relativa=NH(total de huellas registradas)/NP(cantidad de pixeles que conforman cada zona).

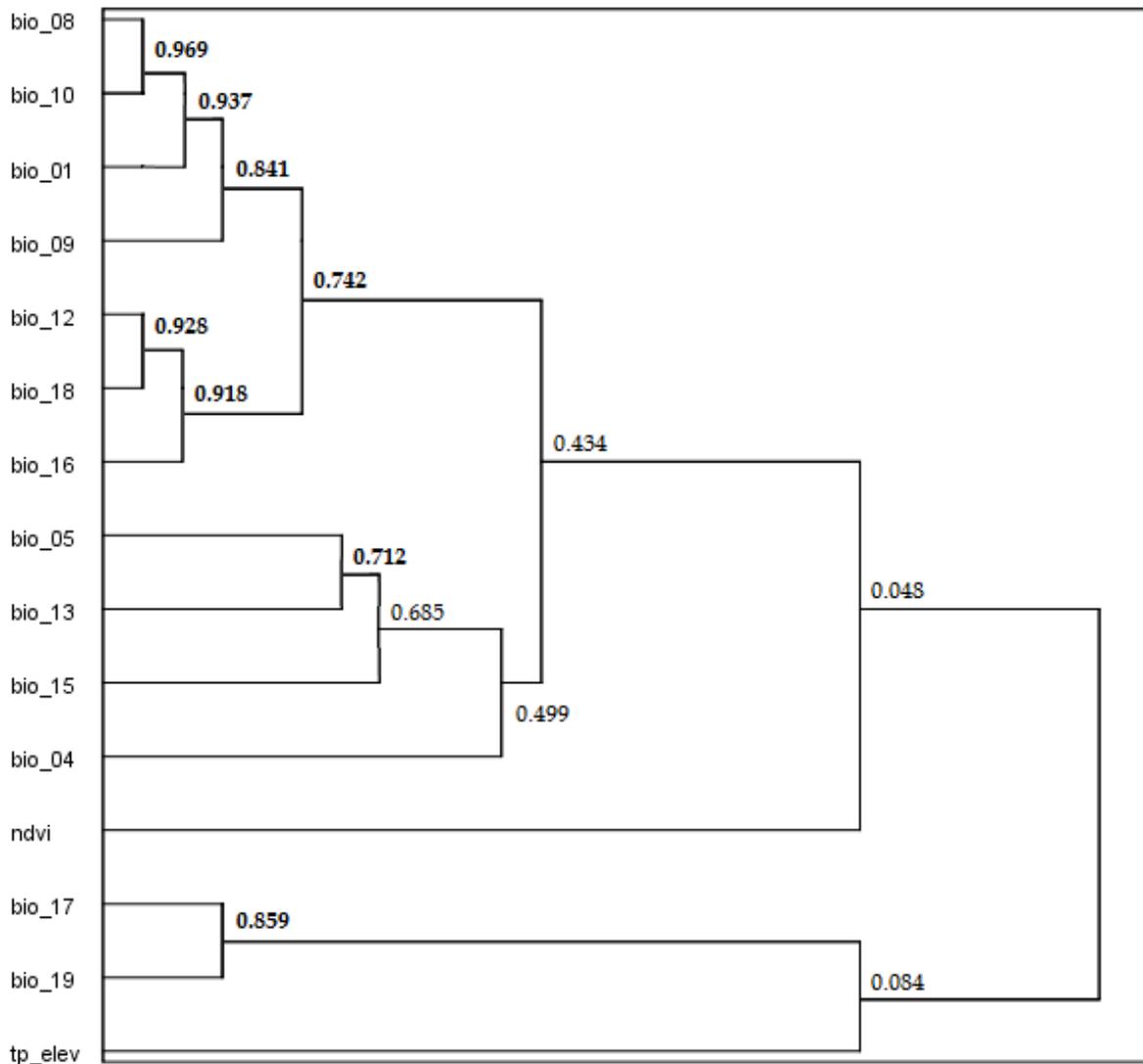
ANEXO VI. Selección de variables ecológicas según su contribución a la marginalidad (F1) y a la especialización (F1-F3) para el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Se utilizaron los tres primeros factores (de 22) del modelo ENFA que en conjunto explican el 91.2%¹ de la información. Las variables están ordenadas de manera decreciente por su valor absoluto en el factor de marginalidad. El primer factor (F1) explica el 100% de la marginalidad, los coeficientes positivos indican preferencia y los negativos evasión por valores superiores a la media del área. Los factores F1 a F3 dan cuenta del 82.3% de la especialización (F1-F3)², los signos en estos coeficientes no tienen ningún significado. Únicamente se eligieron las variables ecológicas que hicieron una contribución ≥ 0.1 a la marginalidad o a la especialización (en negritas). Las variables no seleccionadas se localizan bajo la línea punteada con excepción de la Bio_14 que fue descartada debido a que su valor en todos los píxeles fue de 0.

Variables ecológicas	F1 Marginalidad (27.6%)	F2 Especialización (38.1%)	F3 Especialización (16.6%)	F1-F3 Contribución a la Especialización (82.3%)	F1-F3 Contribución para explicar la Información (91.2%)
Bio_15	0.39	0.00	0.07	0.15	0.28
Bio_16	0.36	0.40	-0.59	0.42	0.39
Bio_13	0.35	-0.05	-0.03	0.15	0.26
Bio_18	0.29	0.09	-0.02	0.14	0.22
tp_elev	-0.26	-0.01	0.00	0.09	0.18
Bio_08	0.26	0.03	0.06	0.11	0.19
Bio_17	-0.25	-0.33	-0.06	0.25	0.25
Bio_12	0.24	-0.63	0.74	0.52	0.36
Bio_09	0.20	0.00	-0.06	0.08	0.14
Bio_05	0.20	0.02	0.08	0.09	0.15
Bio_10	0.19	0.02	-0.13	0.10	0.15
Bio_01	0.18	-0.05	-0.05	0.09	0.14
NDVI	0.17	0.00	0.00	0.06	0.12
Bio_19	-0.17	0.52	-0.24	0.35	0.25
Bio_04	0.13	0.03	-0.08	0.08	0.11
Bio_03	0.09	-0.04	-0.05	0.06	0.08
Bio_11	0.09	-0.10	0.01	0.08	0.08
tp_slope	-0.09	0.01	0.00	0.03	0.06
Bio_02	0.09	-0.10	0.00	0.08	0.08
Bio_06	0.07	0.01	0.05	0.04	0.06
Bio_07	0.05	0.16	-0.01	0.09	0.07
tp_aspect	0.02	0.00	0.00	0.01	0.01

¹Información explicada = $\frac{1}{2}$ (1*contribución a la marginalidad + 0.823 * contribución a la especialización).

²Contribución a la especialización= (0.276*contribución a F1 + 0.381*contribución a F2 + 0.166*contribución a F3)/ 0.823.

ANEXO VII. Selección de las variables ecológicas previamente seleccionadas por el ENFA mediante correlación Pearson para el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Cuando un par de variables estuvo altamente correlacionado ($r_p > 0.7$, se muestran en negritas) la variable con la menor contribución en el ENFA fue descartada.



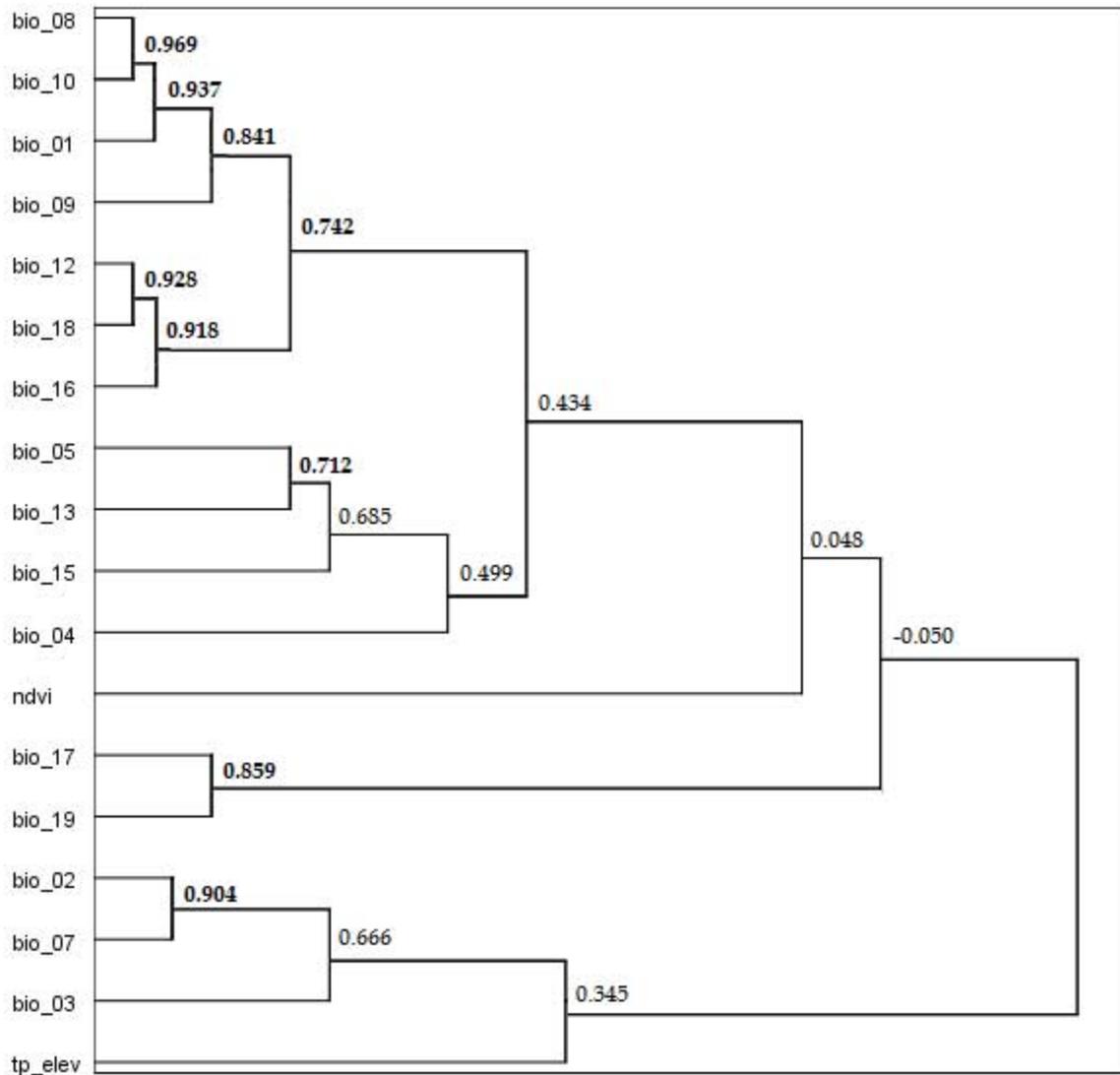
ANEXO VIII. Selección de variables ecológicas según su contribución a la marginalidad (F1) y a la especialización (F1-F3) para el pecarí de collar (*Pecari tajacu*). Se utilizaron los tres primeros factores (de 22) del modelo ENFA que en conjunto explican el 94.3%¹ de la información. Las variables están ordenadas de manera decreciente por su valor absoluto en el factor de marginalidad. El primer factor (F1) explica el 100% de la marginalidad, los coeficientes positivos indican preferencia y los negativos evasión por valores superiores a la media del área. Los factores F1 a F3 dan cuenta del 88.5% de la especialización (F1-F3)², los signos en estos coeficientes no tienen ningún significado. Únicamente se eligieron las variables ecológicas que hicieron una contribución ≥ 0.1 a la marginalidad o a la especialización (en negritas). Las variables no seleccionadas se localizan bajo la línea punteada con excepción de la Bio_14 que fue descartada debido a que su valor en todos los píxeles fue de 0.

Variables ecológicas	F1 Marginalidad (28.0%)	F2 Especialización (35.4%)	F3 Especialización (25.1%)	F1-F3 Contribución a la Especialización (88.5%)	F1-F3 Contribución para explicar la Información (94.3%)
Bio_15	0.43	0.06	0.10	0.19	0.31
Bio_13	0.37	0.00	-0.05	0.13	0.26
Bio_16	0.34	-0.46	-0.61	0.46	0.40
Bio_17	-0.28	0.22	-0.06	0.19	0.24
NDVI	0.28	0.00	0.00	0.09	0.19
Bio_18	0.24	-0.10	0.00	0.12	0.18
Bio_19	-0.22	-0.41	-0.22	0.29	0.25
Bio_08	0.20	-0.03	0.02	0.08	0.15
tp_elev	-0.20	0.00	0.00	0.07	0.14
Bio_12	0.20	0.71	0.73	0.55	0.36
Bio_05	0.20	0.02	0.07	0.09	0.14
Bio_02	0.18	0.09	-0.03	0.10	0.14
Bio_03	0.17	0.01	-0.05	0.07	0.12
Bio_09	0.17	-0.02	-0.03	0.07	0.12
Bio_10	0.11	0.03	-0.09	0.07	0.09
Bio_01	0.11	0.03	-0.06	0.06	0.09
Bio_04	0.11	-0.09	-0.08	0.09	0.10
Bio_07	0.11	-0.17	0.04	0.11	0.11
tp_aspect	0.09	0.00	0.00	0.03	0.06
Bio_11	0.04	0.04	0.03	0.03	0.03
tp_slope	0.03	0.00	0.00	0.01	0.02
Bio_06	0.01	-0.06	0.01	0.03	0.02

¹Información explicada = $\frac{1}{2}$ (1*contribución a la marginalidad + 0.885 * contribución a la especialización).

²Contribución a la especialización= (0.280*contribución a F1 + 0.354*contribución a F2 + 0.251*contribución a F3)/ 0.885.

ANEXO IX. Selección de las variables ecológicas previamente seleccionadas por el ENFA mediante correlación Pearson para el pecarí de collar (*Pecari tajacu*). Cuando un par de variables estuvo altamente correlacionado ($r_p > 0.7$, se muestran en negritas) la variable con la menor contribución en el ENFA fue descartada.



LITERATURA CITADA

- Aguilera-Reyes, U., Sánchez-Cordero, V., Ramírez-Pulido, J., Monroy-Vilchis, O., García, L.G.I. y Janczur, M. 2013. Hábitos alimentarios del venado cola blanca *Odocoileus virginianus* (Artiodactyla: Cervidae) en el Parque Natural Sierra Nanchititla, Estado de México. *Revista de Biología Tropical*, 61(1):243-253.
- Álvarez-Romero, J. y Medellín, R.A. 2005. *Odocoileus virginianus*. Vertebrados superiores exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto U020. México, D.F.
- Anderson, R.P. & Gonzalez Jr., I. 2011. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. *Ecological Modelling*, 222:2796-2811.
- Anderson, R.P., 2003. Real vs. artefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 30:591–605.
- Aranda, M. 1994. Importancia de los pecaríes (*Tayassu* spp.) en la alimentación del jaguar (*Panthera onca*). *Acta Zoológica Mexicana*, 62:11-22.
- Arenas-Baéz, P. 2011. El fotoperiodo y su relación con la reproducción del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus miquihuanensis*) en el Altiplano Potosino. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Instituto de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas, Edo. de México, México.
- Ávila-Nájera, D.M. 2009. Abundancia del jaguar (*Panthera onca*) y sus presas en el municipio de Tamasopo, San Luis Potosí. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Instituto de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas, Edo. de México, México.
- Barve, N. 2008. Tool for Partial-ROC (biodiversity Institute, Lawrence, KS), ver 1.0.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S.P., Peterson, A.T., Soberón, J. & Villalobos, F. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222:1810-1819.
- Bello, J., Gallina, S. & Equihua, M. 2004. Movements of the white-tailed deer and their relationship with precipitation in northeastern Mexico. *Interciencia*, 29(7):357-361.
- Bello-Gutiérrez, J., Guzmán-Aguirre, C. y Chablé-Montero, C. 2004. Caracterización del hábitat de tres especies de artiodáctilos en un área fragmentada de Tabasco México. VI congreso internacional sobre manejo de fauna silvestre en la Amazonia y Latinoamérica. Universidad de Kent at Canterbury, Wildlife Conservation Society Universidad Nacional de la Amazonia Peruana. Septiembre de 2004.
- Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Quinn, R.M. & Gregory, R.D. 1999. Do local abundances of British birds change with proximity to range edge? *Journal of Biogeography*, 26:493-505.

- Bolaños, J.E. y Naranjo, E.J. 2001. Abundancia, densidad y distribución de las poblaciones de ungulados en la cuenca del río Lacantún, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 5:45-57.
- Bolívar-Cimé, B. del S. 2009. Análisis del hábitat óptimo y modelado de nicho ecológico para la conservación del venado cola blanca en el centro de Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Boria, R.A., Olson, L.E., Goodman, S.M. & Anderson, R.P. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, 275:73-77.
- Braden, A.W., Lopez, R.R., Roberts, C.W., Silvy, N.J., Owen, C.B. & Frank, P.A. 2008. Florida Key deer *Odocoileus virginianus clavium* underpass use and movements along a highway corridor. *Wildlife Biology*, 14(1):155-163.
- Braunisch, V. & Suchant, R. 2007. A model for evaluating the 'habitat potential' of a landscape for capercaillie *Tetrao urogallus*: a tool for conservation planning. *Wildlife Biology*, 13(1):21-33.
- Braunisch, V., Bollmann, K., Graf, R.F. & Hirzel, A.H. 2008. Living on the edge-Modelling habitat suitability for species at the edge of their fundamental niche. *Ecological Modelling*, 214:153-167.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124(2):255-279.
- Brown, J.H., Mehlman, D. W.&y Stevens, G. C. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology*, 76(7):2028-2043.
- Brown, J.H., Stevens, G. C. & Kaufman, D. M. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27:597-623.
- Chablé-Montero, C. y Bello-Gutiérrez, J. 2006. Ecología del venado temazate (*Mazama americana*) y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), en el Ejido de Agua Blanca, Tacotalpa, Tabasco. En: Memorias de la semana de divulgación y video científico UJAT 2006. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco, México.
- Channell, R. & Lomolino, M.V. 2000. Trajectories to extinction: spatial dynamics of the contraction of geographical ranges. *Journal of Biogeography*, 27:169-179.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. 2003. *Ecological Niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chávez-Hernández, C., Moguel-Acuña, J.A., González-Galván, M. y Guiris-Andrade, D.M. 2011. Abundancia relativa de tres ungulados en la Reserva de la Biosfera "La Sepultura" Chiapas, México. *Therya*, 2(2):111-124.
- Chen, J., Zhu, X., Vogelmann, J.E., Gao, F. & Jin, S. 2011. A simple and effective method for filling gaps in Landsat ETM+ SLC-off images. *Remote Sensing of Environment*, 115:1053-1064.
- Chunco, A.J., Phimmachak, S., Sivongxay, N. & Stuart, B.L. 2013. Predicting environmental suitability for a rare and threatened species (Lao newt, *Laotriton laoensis*) using validated species distribution models. *PLoS ONE*, 8(3): e59853. DOI:10.1371/journal.pone.0059853.

- Colwell, R.K. & Rangel, T.F. 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(2):19651-19658.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2012. Descripción de las áreas de interés para la generación de corredores biológicos. Coordinación de Corredores y Recursos Biológicos, Dirección de Análisis Territorial.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2011. Protocolo de Monitoreo No. 35: Jaguar (*Panthera onca*) en el Corredor Laguna de Términos – Calakmul con énfasis en la región prioritaria para la conservación de Chenkan. Programa de Monitoreo Biológico (PROMOBI).
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2012. Protocolo de Monitoreo No. 28: Monitoreo de Jaguar (*Panthera onca*) en el Corredor Laguna de Términos – Calakmul, con énfasis en la Región Prioritaria para la Conservación Chenkan, en el estado de Campeche. Programa de Monitoreo Biológico (PROMOBI).
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2013. Protocolo de Monitoreo No. 23. Monitoreo de jaguar (*Panthera onca*) en el Corredor Laguna de Términos – Calakmul, con énfasis en la región de Chenkan. Programa de Monitoreo Biológico (PROMOBI).
- Contreras-Medina, R., Luna-Vega, I. y Ríos-Muñoz, C. A. 2010. Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: Modelos ecológicos de nicho, efectos del cambio del uso de suelo y conservación. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83:421-433.
- Contreras-Moreno, F. 2008. Ecología poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus thomasi*) en la R/A San Joaquín Municipio de Balancán, Tabasco, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco, México.
- Contreras-Moreno, F. 2012. Características del hábitat de ungulados en el corredor biológico Reserva de la Biosfera de Calakmul-Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos, Campeche, México. Tesis de Maestría. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco, México.
- Coronel-Arellano, H., López-González, C.A. y Moreno-Arzate, C. 2009. ¿Pueden las variables del paisaje predecir la abundancia de venado cola blanca? El caso del noroeste de México. *Tropical Conservation Science*, 2(2):229-236.
- Cuervo-Robayo, A.P., Téllez-Valdés, O., Gómez-Albores, M.A., Venegas-Barrera, C.S., Manjarrez, J. & Martínez-Meyer, E. 2013. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*. DOI: 10.1002/joc.3848.
- Curnutt, J.L., Pimm, S.L. & Maurer, B.A. 1996. Variability of sparrow in space and time. *Oikos*, 76(1):131-144.
- Delfín-Alfonso, C.A., Gallina, S. y López-González, C.A. 2009. Evaluación del hábitat del venado cola blanca utilizando modelos espaciales y sus implicaciones para el manejo en el centro de Veracruz, México. *Tropical Conservation Science*, 2(2):215-228.
- Denoël, M. & Lehmann, A. 2006. Multi-scale effect of landscape processes and habitat quality on newt abundance: Implications for conservation. *Biological Conservation*, 130:495-504.

- Díaz-Porras, D.F. 2006. El Nicho Ecológico y la Abundancia de las Especies. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Eastman, J.R. 2012. IDRISI Selva-Guía para SIG y procesamiento de imágenes. Clark University.
- Elith, J., Graham, H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. Overton, J., Peterson, T.A., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E. Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S. & Zimmermann, N. E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2):129-151.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E. & Yates, C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17:43-57.
- Elton, C. 1927. Animal community. Pp. 50-70. In: *Animal ecology*. New York, Macmillan Co.
- Escamilla, A., Sanvicente, M., Sosa, M. & Galindo-Leal, C. 2000. Habitat mosaic, wildlife availability, and hunting in the tropical forest of Calakmul, Mexico. *Conservation Biology*, 14(6):1592-1601.
- EVIS (Exelis Visual Information Solutions). 2009. ENVI EX User's Guide. Boulder, Colorado: Exelis Visual Information Solutions.
- Figueiredo, M.S.L. & Grelle, C.E.V. 2009. Predicting global abundance of a threatened species from its occurrence – Implications for conservation planning. *Diversity and distributions*, 15:117-121.
- FIR (Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar). 2003a. Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). Ciudad del Carmen, Campeche, México.
- FIR (Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar). 2003b. Playa Tortuguera Chenkán. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). Campeche, Campeche, México.
- Fraga, J., Khafash, L. y Villalobos, G. 2014. Turismo y sustentabilidad en la Península de Yucatán. Universidad Autónoma de Campeche, CINVESTAV-Unidad Mérida, México.
- Fuller, H.L., Harcourt, A.H. & Parks, S.A. 2009. Does the population density of primate species decline from centre to edge of their geographic ranges? *Journal of Tropical Ecology*, 25(4):387-392.
- Gallina, S. y Lopez-Arevalo H. 2008. *Odocoileus virginianus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2013.1. <www.iucnredlist.org>. Consultado 15 Agosto 2013.
- Gallina, S., Mandujano, S., Bello, J. López-Arevalo, H. & Weber, M. 2010. White-tailed deer *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780). Pp. 101-118. In: *Neotropical Cervidology*. Barbanti, J.M. y González, S. (eds.) Funep/IUCN, Jaboticabal.
- García-Castro, M. 2009. Caracterización y uso de hábitat de pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en Capulálpam de Méndez, Sierra Norte, Oaxaca. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad-Oaxaca, Instituto Politécnico nacional, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca.

- Garner, T.W.J., Pearman, P.B. & Angelone, S. 2004. Genetic diversity across a vertebrate species' range: a test of central-peripheral hypothesis. *Molecular Ecology*, 13:1047-1053.
- Gaston, K. J. & Blackburn, T. M. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Publishing.
- Gillingham, P.K., Alison, J., Roy, D.B., Fox, R. & Thomas, C.D. 2015. High abundance of species in protected areas in parts of their geographic distributions colonized during a recent period of climate change. *Conservation Letters*, 8(2):97-106.
- Gongora, J., Reyna-Hurtado, R., Beck, H., Taber, A., Altrichter, M. y Keuroghlian, A. 2011. *Pecari tajacu*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>. Consultado 15 Agosto 2013.
- González, G. y Briones-Salas, M. 2012. Dieta de *Odocoileus virginianus* (Artiodactyla: Cervidae) en un bosque templado del norte de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 60(1):447-457.
- González-Marín, R.M., Gallina, S., Mandujano, S. y Weber, M. 2008. Densidad y distribución de ungulados silvestres en la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, México. *Acta Zoológica*, 24(1):73-93.
- Gormley, A.M., Forsyth, D.M., Griffioen, P., Lindeman, M., Ramsey, D.S.L., Scroggie, M.P. & Woodford, L. 2011. Using presence-only and presence-absence data to estimate the current and potential distributions of established invasive species. *Journal of Applied Ecology*, 48:25-34.
- Grinnell, J. 1914. Barriers to distribution as regards birds and mammals. *The American Naturalist*, 48(568):248-254.
- Grinnell, J. 1917a. Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist*, 51(602):115-128.
- Grinnell, J. 1917b. The niche-relationships of the Californian Thrasher. *Auk*, 34:427-433.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology*, 5(3):225-229.
- Guo, Q., Taper, M., Schoenberger, M. & Brandle, J. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: From centre to margin. *Oikos*, 108(1):47-57.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R.G. & Körber, JH. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal birds distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography*, 16:754-763.
- Hengeveld, R. y Haeck, J. 1982. The distribution of abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography*, 9(4):303-316.
- Hernández-Silva, D.A. 2013. Pecarí de collar (*Pecari tajacu* L.) en la región Nopala-Hualtepec, Hidalgo, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.
- Hirzel, A.H. & Le Lay, G. 2008. Habitat suitability modeling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45:1372-1381.
- Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. 2002. Ecological-Niche Factor Analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*. 83(7):2027-2036.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22:415-427.

- Hutchinson, G.E. 1978. What is a niche? In: An introduction to population ecology. Yale University Press.
- Illoldi-Rangel, P., Fuller, T., Linaje, M., Pappas, C., Sánchez-Cordero, V. & Sarkar, S. 2008. Solving the maximum representation problem to prioritize areas for the conservation of terrestrial mammals at risk in Oaxaca. *Diversity and Distributions*, 14:493-508.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 1997. Programa de Manejo del Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos. SEMARNAP, México D. F. 166 p.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 1999. Programa de Manejo del de la Reserva de la Biosfera Calakmul. SEMARNAP, México D. F. 272 p.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2010a. Calakmul, Campeche. Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2010b. Campeche, Campeche. Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2010c. Candelaria, Campeche. Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2010d. Carmen, Campeche. Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2010e. Champotón, Campeche. Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2010f. Escácega, Campeche. Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2010g. Hopelchén, Campeche. Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2011. Conjunto de datos vectoriales de uso del suelo y vegetación escala 1:250 000, Serie V (Capa Unión).
- IUCN. 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>. Consultado 15 August 2013.
- Ives, A.R. & Klopfer, E.D. 1997. Spatial variation in abundance created by stochastic temporal variation. *Ecology*, 78(6):1907-1913.
- Jackson, S.T. & Overpeck, J.T. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late quaternary. *Paleobiology*, 26(4):194-220.
- Jarvis, A., Reuter, H.I., Nelson, A. & Guevara, E. 2008. Hole-filled SRTM for the globe Version 4. Disponible en CGIAR-CSI SRTM 90m Database (<http://srtm.csi.cgiar.org>).
- Jiménez-Valverde, A., Diniz, F., de Azevedo, E.B. y Borges, P.A. V. 2009. Species distribution models do not account for abundance: The case of arthropods on Terceira Island. *Annales Zoologici Fennici*, 46(6):451-464.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M. y Hortal, J. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modeling. *Diversity and Distributions*, 14:885-890.

- Kéry, M. 2002. Inferring the absence of a species—a case study of snakes. *The Journal of Wildlife Management*, 66(2):330-338.
- Kulhanek, S. A., Leung, B. & Ricciardi, A. 2011. Using ecological niche models to predict the abundance and impact of invasive species: application to the common carp. *Ecological Applications*, 21(1):203-213.
- Lara-Díaz, N.E., Coronel-Arellano, H., González-Bernal, A., Gutiérrez-González, C. y López-González, C. A. 2011. Abundancia y densidad de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus couesi*) en Sierra de San Luis, Sonora, México. *Therya*, 2(2):125-137.
- Lawton, J.H. 1996. Population abundances, geography ranges and conservation: 1994 Witherby Lecture. *Birds Study*, 43:3-19.
- Leibold, M. A. y Geddes, P. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral*, 15:117-129.
- Lira, I. Naranjo, E. 2003. Abundancia, preferencia de hábitat e impacto del ecoturismo sobre el puma y dos de sus presas en la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas, México. *Revista mexicana de Mastozoología*, 7:20-39.
- Lira-Noriega & Manthey, J.D. 2014. Relationship of genetic diversity and niche centrality: a survey and analysis. *Evolution*, 68(4):1082-1093.
- Lira-Noriega, A., Soberón, J. & Miller, C.P. 2013. Process-based and correlative modeling of desert mistletoe distribution: a multiscalar approach. *Ecosphere*, 4(8):99. <http://dx.doi.org/10.1890/ES13-00155.1>.
- Lira-Torres, I. y Briones-Salas, M. 2012. Abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos de los Chimalapas, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 28(3):566-585.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. 2007. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x.
- Lomolino, M.V. & Channell, R. 1995. Splendid isolation: Patterns of geographic range collapse in endangered mammals. *Journal of Mammalogy*, 76(2):335-347.
- Maguire, B. Jr. 1973. Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *The American Naturalist*, 107(054):213-246.
- Mandujano, S. 2011. Consideraciones ecológicas para el manejo del venado cola blanca en UMA extensivas en bosques tropicales. Pp. 249-275. En: *Temas sobre conservación de vertebrados silvestres en México*. Sánchez, O., Zamorano, P., Peters, E. y Moya, H. (eds). SEMARNAT, México, D.F.
- Mandujano, S. y Gallina, S. 1993. Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana*, 56:1-37.
- Mandujano, S., Delfín-Alfonso, C.A. & Gallina, S. 2010. Comparison of geographic distribution models of white-tailed deer *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780) subspecies in Mexico: biological and management implications. *Therya*, 1(1):41-68.

- Mandujano, S., Yañez-Arenas, C.A., González-Zamora, A. & Pérez-Arteaga, A. 2013. Habitat-population density relationship for the White-tailed deer *Odocoileus virginianus* during the dry season in a Pacific Mexican tropical dry forest. *Mammalia*, 77(4):381-389.
- Martin, J., Edwards, H.H., Fonnesebeck, C.J., Koslovsky, S.M., Harmak, C.W. & Dane, T.M. 2015. Combining information for monitoring at large spatial scales: First statewide abundance estimate of the Florida manatee. *Biological Conservation*, 186:44-51.
- Martínez-Gutiérrez. 2007. Detección de áreas potenciales para la reintroducción del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) en México. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Martínez-Meyer, E., Díaz-Porras, D., Peterson, A. T. & Yañez-Arenas, C. 2013. Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. *Biology Letters*, 9:1-5.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, T. A., Servín, J. I. & Kiff, L. F. 2006. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*, 40(4):411-418.
- Martínez-Romero L.E. y Mandujano, S. 1995. Hábitos alimentarios del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana*, 64:1-20.
- Mason-Romo, E.D., Villa-Mendoza, E.P., Rendón, A.G. y Valenzuela, G.D. 2008. Primer registro del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en el estado de Morelos. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 12:170-175.
- Maurer, B.A. & Brown, J.H. 1989. Distributional consequences of spatial variation in local demographic processes. *Annales Zoologici Fennici*, 26:121-131.
- Maurer, B.A. & Taper, M.L. 2002. Connecting geographical distributions with population processes. *Ecology Letters*, 5:223-231.
- Méndez-León, M. 2008. Parámetros ecológicos de venados y pecaríes en un gradiente de perturbación en la Sierra de Huimanguillo, Tabasco. Tesis de Licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco, México.
- Milesi, F.A. y Lopez de Casenave, J. 2005. El concepto de nicho en ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral*, 15:131-148.
- Murphy, H.T., VanDerWal, J. & Lovett-Doust, J. 2006. Distribution of abundance across the range in Eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography*, 15:63-71.
- Nielsen, S.E., Johnson, C.J., Heard, D.C. & Boyce, M.S. 2005. Can models of presence-absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life history. *Ecography*, 28(2):197-208.
- Odum, E.P. *Ecología*. 3ª edición. Edit. Interamericana, México.
- Orellana, R., Espadas, C., Conde, C. y Gay, C. 2009. Atlas: Escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán. Unidad de Recursos Naturales (CICY), Centro de Investigación Científica de Yucatán y Centro de Ciencias de la Atmósfera de la Universidad Nacional Autónoma de México. 111 p.

- Ortíz-García, A.I. y Mandujano, S. 2011. Modelando la calidad del hábitat para el pecarí de collar en una Reserva de Biosfera de México. *Suiform Soundings*, 11(1):14-27.
- Ortíz-García, A.I., Ramos-Robles, M.I., Pérez-Solano, L.A. y Mandujano, S. 2012. Distribución potencial de los ungulados silvestres en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Therya*, 3(3):333-348.
- Ortíz-Martínez, T. Gallina, S., Biones-Salas, M. y González, G. 2005. Densidad poblacional y caracterización del hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus oaxacensis*, Goldman y Kellog, 1940) en un bosque templado de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 21(3):65-78.
- Osborne, P.E., Alonso, J.C. & Bryant, R.G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use using GIS and remote sensing: a case study with great bustards. *Journal of Applied Ecology*, 38:458-471.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12:361-371.
- Peraza, E.M.J., Hernández, V., Pérez, F.J. y Vázquez, S.M.M. 2011. Plan de manejo tipo para pecarí de collar (*Pecari tajacu*) manejo intensivo. DGVS, SEMARNAT, Quintana Roo, México. Publicación electrónica.
- Peterson, A.T. & Nakazawa, Y. 2008. Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, 17:135-144.
- Peterson, A.T. & Soberón, J. 2012. Integrating fundamental concepts of ecology, biogeography, and sampling into effective ecological niche modeling and species distribution modeling. *Plant Biosystems*, 146(4):789-796.
- Peterson, A.T. 2007. Why not WhyWhere: The need for more complex models of simpler environmental spaces. *Ecological Modelling*, 203:527-530.
- Peterson, A.T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38: 817-827.
- Peterson, A.T., Ortega-Huerta, M.A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J. Buddemeier, R.H. y Stockwell, D.R.B. 2002. Future projections for Mexican fauna under global climate change scenarios. *Nature*, 416:626-629.
- Peterson, A.T., Papeş, M. & Eaton, M. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30:550-560.
- Peterson, A.T., Papeş, M. & Soberón, J. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213:63-72.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. & Bastos Araújo, M. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press.
- Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.M., Tucker, C.J. & Stenseth, N.C. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(9):503-510.

- Phillips, S. 2010. A brief tutorial on Maxent. Exercise, American Museum of Natural History, New York.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231-259.
- Rabinowitz, A. & Zeller, K.A. 2010. A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. *Biological Conservation*, 143(4):939-945.
- Radosavljevic, A. & Anderson, R.P. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41:629-643.
- Ramírez-Lozano, R. 2012. Alimentación del venado cola blanca: Biología y ecología nutricional. Palibrio. EEUU. 368 pp.
- Ramírez-Silva, J.P. 2000. Composición de la dieta del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en la Reserva de la Biosfera de Mapimi, Durango. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Campus Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Estado de México, México.
- Raxworthy, C.J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R.A., Scheneider, G.E., Ortega-Huerta, M.A. & Peterson, A.T. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, 426:837-841.
- Rebolledo, V.M. 2010. Hidrología. En: La Biodiversidad en Campeche: Estudio de Estado. Villalobos-Zapata, G.J. y Mendoza-Vega, J. (coord). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México.
- Reyna-Hurtado, R. & Tanner, G.W. 2005. Habitat preferences of ungulates in hunted and nonhunted areas in the Calakmul forest, Campeche, Mexico. *Biotropica*, 37(4):676-685.
- Reyna-Hurtado, R. & Tanner, G.W. 2007. Ungulate relative abundance in hunted and non-hunted sites in Calakmul Forest (Southern Mexico). *Biodiversity and Conservation* (DOI: 10.1007/s10531-005-6198-7).
- Rivadeneira, M.M., Hernández, P., Baeza, J.A., Boltaña, S., Cifuentes, M., Correa, C., Cuevas, A., del Valle, E., Hinojosa, I., Ulrich, N., Valdivia, N., Vásquez, N., Zander, A. & Thiel, M. 2010. Testing the abundant-centre hypothesis using intertidal porcelain crabs along the Chilean coast: linking abundance and life-history variation. *Journal of Biogeography*, 37:486-498.
- Rödger, D. & Lötters, S. 2009. Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography*. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00477.x.
- Rojo-Curiel, A., Cruz, R.J.L., Solano, C.G. y Hernández, L.R. 2007. Plan de manejo tipo de venado cola blanca en zonas templadas y tropicales de México. DGVS, SEMARNAT, México. D.F. Publicación electrónica.
- Sagarin R.D. & Gaines, S.D. 2002a. Geographical abundance distributions of coastal invertebrates: using one-dimensional ranges to tests biogeographic hypotheses. *Journal of Biogeography*, 29:985-997.

- Sagarin R.D. & Gaines, S.D. 2002b. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5:137-147.
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D. & Gaylord, B. 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(9):524-530.
- Sánchez-Carrillo, B. 2011. Plan de manejo del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus mexicanus*), en la comunidad de Aguacatitla, Hgo. Tesis de Ingeniería. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Estado de México, México.
- Sánchez-Rojas, G., Gallina, S. y Mandujano, S. 1997. Área de actividad y uso del hábitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de la costa de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 72:39-54.
- Saupe, E.E., Barve, V., Myers, C.E., Soberón, J., Barve, N., Hensz, C.M., Peterson, A.T., Owens, H.L. & Lira-Noriega, A. 2012. Variation in niche ad distribution models performance: The need for a priori assessment of key causal factors. *Ecological Modelling*, 237-238:11-22.
- SE (Secretaría de Ecología). 2009a. Programa de conservación y manejo de la zona sujeta a conservación ecológica Balam-kin. Gobierno del estado de Campeche. 282 p.
- SE (Secretaría de Ecología). 2009b. Programa de conservación y manejo de la zona sujeta a conservación ecológica Balam-kú. Gobierno del estado de Campeche. 282 p.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, segunda sección, jueves 30 de diciembre de 2010.
- Shirley, S.M., Yang, Z., Hutchinson, R.A., Alexander, J.D., McGarigal, K. y Betts, M.G. 2013. Species distribution modelling for the people: unclassified landsat TM imagery predicts bird occurrence at fine resolutions. *Diversity and Distributions*. DOI: 10.1111/ddi.12093.
- Soberón, J. & Nakamura, M. 2009. Niches and distributions areas: Concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106:19644-19650.
- Soberón, J. & Peterson, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2:1-10.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10:1115-1123.
- Soberón, J. 2014. Nichos y áreas de distribución. <http://nicho.conabio.gob.mx/>. Consultado 15 Abril 2014.
- Sosa-Escalante, J.E., Pech-Canché, J.M., MacSwiney, M.C. y Hernández-Betancourt, S. 2013. Mamíferos terrestres de la península de Yucatán, México: riqueza, endemismo y riesgo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84:949-969.
- Stefanov, W.L. & Netzband, M. 2005. Assessment of ASTER land cover and MODIS NDVI data at multiple scale for ecological characterization of an arid urban center. *Remote Sensing of Environment*, 99:31-43.

- Stockwell, D.R.B. & Peterson, A.T. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 14:1-13.
- Tessarolo, G., Rangel, T.F., Araújo, M.B. & Hortal, J. 2014. Uncertainty associated with survey design in species distribution models. *Diversity and Distributions*, 20:1258-1269.
- Toribio, M. & Peterson, T. A. 2008. Prioritisation of Mexican lowland rain forest for conservation using modelled geographic distributions of birds. *Journal for Nature Conservation*, 16(2):109-116.
- Tórres, N.M., De Marco, P., Santos, T., Silveira, L., de Almeida Jácomo, A.T. & Diniz-Filho, J.A.F. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18(6): 615–627.
- Tsoar, A., Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D. & Kadmon, R. 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modeling species distribution. *Diversity and Distributions*, 13:397-405.
- Tuya, F., Wernberg, T. & Thomsen, M.S. 2008. Testing the 'abundant centre' hypothesis on endemic reef fishes in south-western Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 372:225-230.
- UNEP-WCMC. 2013a. UNEP-WCMC Species Database: CITES-Listed Species. Sobre el World Wide. <<http://www.unep-wcmc-apps.org/isdb/CITES/Taxonomy/tax-species-result.cfm/isdb/CITES/Taxonomy/tax-species-result.cfm?displaylanguage=esp&source=animals&Species=%25virginianus%25&SpeciesNo=30202&Country=>> Consultado 15 Agosto, 2013.
- UNEP-WCMC. 2013b. UNEP-WCMC Species Database: CITES-Listed Species. Sobre el World Wide. <<http://www.unep-wcmc-apps.org/isdb/CITES/Taxonomy/tax-species-result.cfm/isdb/CITES/Taxonomy/tax-species-result.cfm?displaylanguage=esp&source=animals&Species=%25tajacu%25&SpeciesNo=16457&Country=>> Consultado 15 Agosto, 2013.
- Ureña-Aranda, C.A., Rojas-Soto, O., Martínez-Meyer, E., Yáñez-Arenas, C., Landgrave Ramírez, R. & Espinosa de los Monteros, A. 2015. Using range-wide abundance modeling to identify key conservation areas for the micro-endemic Bolson toroise (*Gopherus flavomarginatus*). *PLOS ONE*, 10(6): e0131452. doi:10.1371/journal.pone.0131452.
- VanDerWal, J., Shoo, L.P., Johnson, C.N. & Williams, S.E. 2009. Abundance and the environmental niche: Environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. *The American Naturalist*, 174(2):282-291.
- Varela, S., Anderson, R.P., García-Valdés, R. & Fernández-González, F. 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37:001-008.
- Vázquez, D. P. 2005. Reconstruyendo el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral*, 15:149-158.
- Veloz, S.D. 2009. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *Journal of Biogeography*, 36:2290-2299.
- Ward, D.F. 2007. Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biol Invasions*, 9:723-735.

- Weber, M. 2008. Un especialista, un generalista y un oportunista: uso de tipos de vegetación por tres especies de venados en Calakmul, Campeche. Pp. 579-592. En Avances en el estudio de los mamíferos de México II. Lorenzo, C., Espinoza, E. y Ortega, J. (eds.). CIBNOR, ECOSUR, IPN, UAEM, UAM, UNICACH, Universidad Veracruzana de México, México, D.F.
- Weier, J. & Herring, D. 2000. Scientists use satellite remote sensors to measure and map the density of green vegetation over the Earth: Measuring vegetation (NDVI & EVI).
- Welsh, A.H., Cunningham, R.B., Donnelly, C.F. & Lindenmayer, D.B. 1996. Modelling the abundance of rare species: statistical models for counts with extra zeros. *Ecological Modelling*, 88:297-308.
- Wisz, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H., Guisan, A. & NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14:763-773.
- Yáñez-Arenas, C. 2009. Distribución y densidad poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en el Bajo Balsas, Michoacán, México. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Yáñez-Arenas, C., Guevara, R., Martínez-Meyer, E., Mandujano, S. & Lobo, J.M. 2014a. Predicting species' abundances from occurrence data: Effects of sample size and bias. *Ecological Modelling*, 294:36-41.
- Yáñez-Arenas, C., Mandujano, S., Martínez-Meyer, E., Pérez-Arteaga, A. y González-Zamora, A. 2012a. Modelación de la distribución potencial y el efecto del cambio de uso de suelo en la conservación de los ungulados silvestres del Bajo Balsas, México. *Therya*, 3(1):67-79.
- Yáñez-Arenas, C., Martínez-Meyer, E., Mandujano, S. & Rojas-Soto, O. 2012b. Modelling geographic patterns of population density of the white-tailed deer in central Mexico by implementing ecological niche theory. *Oikos*, 121:2081-2089.
- Yáñez-Arenas, C., Peterson, A.T., Mokondoko, P., Rojas-Soto, O. & Martínez-Meyer, E. 2014b. The use of ecological niche modeling to infer potential risk areas of snakebite in the Mexican State of Veracruz. *PLOS ONE*, 9(6): e100957. doi:10.1371/journal.pone.0100957.
- Yi, D. & He, F. 2014. A simple method for estimating species abundance from occurrence maps. *Methods in Ecology and Evolution*, 5:336-343.
- Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Menezes, N. & Peterson, A.T. 2006. Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63:1903-1910.